

574  
III 20

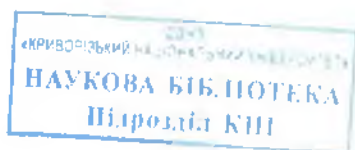
МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ  
ДВНЗ «КРИВОРІЗЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ»  
КРИВОРІЗЬКИЙ ПЕДАГОГІЧНИЙ ІНСТИТУТ

В. І. ШАНДА

882959

**ТЕОРЕТИЧНІ ПРОБЛЕМИ  
ЕКОЛОГІЇ  
ТА БІОГЕОЦЕНОЛОГІЇ**

МОНОГРАФІЯ



КРИВИЙ РІГ  
ВИДАВЕЦЬ РОМАН КОЗЛОВ  
2013

УДК 573.2+574.4 + 581.55

ББК 28.081+28.58

Ш 20

**Науковий редактор**

доктор біологічних наук, член-кор. НАН України,  
заслужений діяч науки та техніки, професор А. П. Травлєєв

**Рецензенти**

доктор біологічних наук, професор Н. А. Білова  
доктор біологічних наук, професор В. М. Звєрковський

*Друкується за рішенням*

*Вченої ради Криворізького педагогічного інституту  
ДВНЗ «Криворізький національний університет»  
(протокол № 11 від 25.06.2013 р.)*

**Шанда В. І.**

**Ш20** Теоретичні проблеми екології та біогеоценології : монографія / Володимир Іванович Шанда ; наук. ред. А. П. Травлєєв ; Криворізький педагогічний інститут ДВНЗ «КНУ». – Кривий Ріг : Вид. Р. А. Козлов, 2013. – 247 с.

ISBN 978-617-7104-10-9

Книга присвячена теоретичним проблемам екологічної науки. Викладені уявлення автора про фундаментальну екологію, екологічну нішу, особливості організованості, складу, будови та розвитку біогеоценозів, алелопатію та взаємовідносини рослин, агроекологію, охорону природи, надзвичайні екологічні ситуації, техногенну біогеоценологію, промислову ботаніку, парадигми екології людини та вчення про ноосферу.

Монографія може бути використана як навчальний посібник з курсу «Проблеми фундаментальної екології» та для поглиблення навчальних курсів «Основи екології» та «Загальна екологія» на природничих факультетах університетів.

Розрахована на широке коло біологів, екологів, студентів, магістрів, аспірантів.

УДК 573.2+574.4 + 581.55

ББК 28.081+28.58

ISBN 978-617-7104-10-9

© В. І. Шанда, 2013.

## ЗМІСТ

<b>ОГ НАУЧНОГО РЕДАКТОРА</b> .....	5
<b>Вступ</b> .....	9
<b>Частина 1</b>	
<b>Фундаментальна екологія та теорія екологічної ніші</b> .....	11
1.1 Сутність, проблематика, методологія фундаментальної екології .....	11
1.2 Структурованість і спеціальні напрями фундаментальної екології та аспекти теорії біорізноманіття .....	17
1.3 Екологічна ніша біологічного виду як об'єкт теорії фундаментальної екології .....	20
1.4 Аспекти загальної теорії екологічної ніші .....	30
1.5 Елементи факторіально-ресурсної сутності і періодичні системи екологічних ніш .....	33
1.6 Екологічна ніша біологічного виду як система .....	46
1.7 Екологічні спектри, толерантність, активність і реальні стани біологічних видів .....	57
<b>Частина 2</b>	
<b>Структура та розвиток біогеоценозів</b> .....	66
2.1 Організованість, хаос і організація біогеоценозів .....	66
2.2 Склад біогеоценозів як об'єкт теорії .....	75
2.2.1 Узагальнений підхід .....	75
2.2.2 Життєві форми, їхні прояви, таксономічні та екоморфічні спектри рослинних угруповань .....	82
2.3 Стереоєкологія та будова біогеоценозів .....	92
2.4 Розвиток біогеоценозів .....	104
<b>Частина 3</b>	
<b>Теоретичні проблеми алелопатії та взаємовідношень рослин</b> .....	118
3.1 Методологія та теорія алелопатії .....	118
3.2 Біохімічний простір біогеоценозу, його організованість і взаємозв'язки організмів .....	123
3.3 Взаємовідношення рослин у ґрунті .....	130

## **Частина 4**

<b>ТЕОРЕТИЧНІ АСПЕКТИ АГРОЕКОЛОГІЇ, КУЛЬТУР- І АГРОБІОГЕОЦЕНОЛОГІЇ ...</b>	<b>140</b>
4.1 Культурбіотопи, агроскотопи та періодична типологічна система їхніх едафотопів .....	140
4.2 Агро-: екологія, системологія, біогеоценологія .....	145
4.3 Культур- та агрофітоценологія .....	150
4.4 Системне бачення агрофітоценозів .....	157
4.5 Адаптивні землеробство та рослинництво .....	161

## **Частина 5**

<b>До теорії ноосферних стратегій людства .....</b>	<b>171</b>
5.1 Екологія людини та її екологічна ніша .....	171
5.2 Парадигми екології людини та вчення про біосферу .....	179

## **Частина 6**

<b>ПРОБЛЕМАТИКА ОХОРОНИ ПРИРОДИ ТА ТЕХНОГЕННА БІОГЕОЦЕНОЛОГІЯ ....</b>	<b>200</b>
6.1 Охорона природи: загальні аспекти .....	200
6.2 Надзвичайні екологічні ситуації як об'єкти теорії екології .....	209
6.3 Техногенна біогеоценологія та промислова ботаніка .....	213
6.3.1 Техногенна біогеоценологія та періодичні типологічні системи техногенних екотопів .....	213
6.3.2 Багатоаспектність промислової ботаніки .....	217

<b>Післямова .....</b>	<b>231</b>
------------------------	------------

<b>БІБЛІОГРАФІЯ .....</b>	<b>234</b>
---------------------------	------------

## ОТ НАУЧНОГО РЕДАКТОРА

Настоящая книга «Теоретические проблемы экологии и биогеоценологии» профессора Владимира Ивановича Шанды, широко известного в Украине и за рубежом как теоретика экологии, биогеоценологии и охраны природы, не только излагает, объясняет, но и обогащает экологическую науку новыми концепциями, методическими подходами, развивая и обогащая идеи В. В. Докучаева, В. Н. Сукачева, А. Л. Бельгарда, Н. В. Дылиса, К. А. Малиновского, М. А. Голубца и многих других продолжателей дела восстановления, охраны и разумного использования природных богатств планеты.

Истоки экологии и биогеоценологии изложены в трудах В. В. Докучаева – ученика и последователя гениального химика Дмитрия Ивановича Менделеева. Как отмечали Б. Б. Полынов, И. А. Крупеников, Л. А. Крупеников, В. В. Докучаев получил от своего учителя глубокие познания в области химии. Когда В. В. Докучаев был уже профессором, он в своих многократных письмах и обращениях к Д. И. Менделееву называл его своим учителем.

В. В. Докучаев в своей докторской диссертации «Русский чернозем» (1883) впервые в истории мировой науки изложил комплекс факторов, которые обусловили возникновение черноземного типа почвообразования. В. В. Докучаев является не только основателем генетического почвоведения, в своих идеях и размышлениях он шел дальше – к системному подходу в изучении природы.

В 1895 г. в работе «Место и роль современного почвоведения в науке и жизни» писал: «...Как известно, в самое последнее время все более и более формируется и обособляется одна из интереснейших дисциплин в области современного естествознания, именно: учение о тех многосложных и многообразных соотношениях и взаимодействиях, а равно и о законах, управляющих вековыми изменениями их, которые существуют между так называемыми живой и мертвой природой, между а) поверхностными горными породами, б) пластикой земли, с) почвами, д) животными организмами (в том числе, и даже главным образом, низшими) и человеком, гордым венцом творения... находясь по самой сути дела, можно сказать, в самом центре всех важнейших отделов современного естествознания, каковы – геология, орогидрография, климатология, ботаника, зоология и, наконец, учение о человеке, в обширнейшем смысле этого слова и, таким образом, естественно сближая и даже связывая их, – эта еще очень юная, но зато исполненная необычайного, высшего, научного интереса и значения, дисциплина с каждым годом делает все новые и новые успехи и завоевания, с каждым днем приобретает себе все более и более деятельных, энергичных и, главное, страстно любящих свою науку работников и адептов; и уже недалеко то время, когда она по праву... займет вполне самостоятельное и почетное место, со своими собственными, строго определенными задачами и методами, не смешиваясь с существующими отделами естествознания...»

Наиболее полно идеи В. В. Докучаева о цельной и неделимой природе были отражены в работах В. Н. Сукачева, который еще в 1915 г. создал учение о растительных сообществах, которые тесно связаны с животными, микроорганизмами и с теми внешними условиями существования, среди которых они живут. Была выдвинута идея о биоценозе и среде обитания как о едином комплексе.

Наступил 1942 год. В разгар Великой Отечественной войны в журнале «Советская ботаника», № 1–3, с. 5–17, публикуется статья В. Н. Сукачева «О развитии в фитоценологии», в которой впервые изложена новая научная теория «О биогеоценозе» и опубликован рисунок, который помещен в монографии профессора В. И. Шанды на с. 58.

В теории о биогеоценозе воплощены не только идеи В. В. Докучаева, но и научные мысли В. И. Вернадского о «живом веществе», которое характеризуется двумя основными признаками, отличающими их от мертвой природы: постоянным обменом веществом с окружающей внешней природой и стремлением занять любое пространство на земле «растеканием живого вещества», «давлением жизни», выражающимся в росте и размножении организмов.

Книга В. И. Шанды «Теоретические проблемы экологии и биогеоценологии» состоит из 6 частей, заключения и списка использованной литературы.

*Часть 1* посвящена фулдаментальной экологии и теории экологической ниши. Автор книги дает исчерпывающую всестороннюю информацию о сущности проблемы. Ученый создает теорию факториально ресурсной сущности и разрабатывает периодическую систему экологической ниши, экологические спектры, пути установления состояния биологических видов.

*Часть 2* раскрывает структуру и развитие биогеоценозов. Здесь изложены теоретические разработки, посвященные общим вопросам биогеоценологии, а также оригинальные подходы к стереоэкологии и особенностям строения биогеоценозов.

*Часть 3* «Теоретические проблемы аллелопатии». Автор книги является хорошо известным специалистом в области биологии и экологии, который развивал молодую науку «Аллелопатия» вместе с такими известными учеными, как А. М. Гродзинский, Г. Молиш, П. А. Костычев, Н. Г. Холодный, Н. А. Максимов, А. Л. Курсанов, Г. Грюмер, С. И. Чернобривенко, Э. Райс, А. Л. Бельгард, В. П. Иванов, Н. М. Матвеев и др.

Профессор В. И. Шанда в своей книге развивает методологию науки о химическом взаимодействии растений — аллелопатии. Здесь изложены проблемы фитоценологической роли физиологически активных веществ, аллелопатическое почвоугнетение и биологический потенциал почвы, роль корневых систем в химическом взаимодействии растений, биохимическое пространство биогеоценоза, его организованность и взаимоотношения с другими организмами. Делается попытка расшифровки механизма аллелопатических взаимодействий, принципы подбора культур для совместного

произрастания, разрабатываются подходы к расшифровке такого явления, как биополе, аллелопатическое подавление сорных растений, что имеет отрицательное практическое значение в агрономии и т. д.

*Часть 4* «Теоретические аспекты агроэкологии, культур- и агробиогеоценологии» является весьма важной, так как посвящена целесообразности и необходимости использования знаний и системных биогеоценологических подходов к решению практических задач сельскохозяйственного производства.

*Часть 5* «К теории ноосферных стратегий» и *часть 6* «Проблемы охраны природы и техногенной биогеоценологии». Здесь рассматривается человек как организм, который с точки зрения экологии не затрагивает социальных явлений, обосновывается необходимость создания жителям планеты оптимальных, комфортных условий обитания. В центре внимания автора находятся вопросы биосферы в целом и роль человека в ее охране, восстановлении и рациональном использовании. Приводятся классификационные принципы типологизации техногенных систем, а также объектов промышленной ботаники.

В XXI веке человечество по-новому расценивает отношение к природе, которая сформировалась на нашей планете и от которой полностью зависит благополучное существование человека.

В природе протекают нелинейные процессы, которые могут и должны управляться не стихийными природными катастрофами, а научной мыслью человечества. Ноосфера, подчеркивает В. И. Вернадский, «...есть новое геологическое явление на нашей планете. В ней впервые человек становится крупнейшей геологической силой. Он может и должен перестраивать своим трудом и мыслью область своей жизни, перестраивать коренным образом по сравнению с тем, что было раньше. Перед ним открываются все более и более широкие творческие возможности».

Эти творческие возможности, о которых говорит В. И. Вернадский, возникают только у тех, кто любит науку, знания и становится мастером своего дела.

Книга профессора В. И. Шанды – ценнейшее явление в жизни высших учебных заведений, лицеев, гимназий, общеобразовательных школ. Она предназначена для экологов, биологов, для всех, кто интересуется судьбой нашей планеты.

Книга великолепно демонстрирует новаторство и творческий потенциал ученого, который не повторяет стандартные истины и догмы, а пытается и совершает мыслительные «путешествия» в глубины экологических и биогеоценологических знаний, предлагает массу новых идей и подходов, которые могут стать советчиком для молодежи, стремящейся идти вперед к новым вершинам экологических знаний.

*А. П. Травлев,*  
член-корреспондент НАН Украины,  
доктор биологических наук, профессор

СВІТЛИЙ ПАМ'ЯТІ НЕЗАБУТНЬОГО ВЧИТЕЛЯ  
СЕРГІЯ ІВАНОВИЧА ЧЕРНОБРИВЕНКА,  
ЕКОЛОГА, ГЕНЕТИКА, СЕЛЕКЦІОНЕРА,  
ОДНОГО З ОСНОВОПОЛОЖНИКІВ АЛЕЛОПАТІЇ  
СВОЮ СКРОМНУ ПРАЦЮ ПРИСВЯЧУЄ АВТОР



## ВСТУП

Актуалізація екології як однієї з фундаментальних наук про світ і складову загальної культури людства виводить на рівень першочергових завдань розвиток її теорії та методології.

Теоретичне багатопланове осмислення багатьох явищ і процесів живої природи в їхній складній неподільності та взаємообумовленості в самих собі, між ними та з неживою природою є сферою як вільних, так і цілеспрямованих пошуків, які мають забезпечити розширення горизонтів бачення в екології та закладають основи побудови та здійснення прикладних розробок. Розвиток теорії в екологічній науці має бути випереджальним. Саме така структура екології може забезпечувати розв'язання сучасних і перспективних проблем.

Невизначеність та неопрацьованість багатьох розділів теорії екології, недостатність фактичних даних, нез'ясованість різних деталей складних екологічних явищ, процесів і взаємозв'язків в екосистемах різних рангів ускладнюють можливості екологічного та географічного прогнозування, зумовлюють малу ефективність оптимізуючих заходів людини в ландшафті, приводять до переоцінки спроможностей людини.

Примарність, ілюзорність можливостей і зусиль людини особливо відчужні в декларативних планах і спробах великомасштабного (регіонального, національного, глобального) регулювання явищ живої та неживої природи.

Відповідно до цього розвиток загальної теорії, конкретизовані теоретичні розробки певних напрямів і проблем усе більше стверджуються як визначальна тенденція сучасного та перспективного станів екології.

Пошуки та формування нових загальних принципів, визначення напрямів і програм, забезпечення нової постановки проблем, а також інтелектуальної техніки екологічних досліджень становлять зміст сучасної теоретичної екології, її особливо значущої частини – фундаментальної.

Установлення загальної стратегії наукових пошуків, проведення корекцій поступального руху наукових досліджень і розробка принципів оцінки їхніх результатів є необхідними в сучасному та осяжному майбутньому екологічній науці для прийняття відповідальних рішень, важливих в оптимізації довкілля, прогнозуванні його, особливо при врахуванні рухомості ідеалів людини.

Визначальними в теорії та практиці екологічної науки є її евристичні функції – продукування нових знань, відображення дійсності, регуляція пізнавальної діяльності.

Зміст теоретичних досліджень в екології складають: 1) аналіз суті явищ на різних рівнях організованості живої природи та проявів життя в різних його середовищах; 2) висування гіпотез, ідей; 3) побудова моделей (уявних, абстрактних, теоретичних, кібернетичних, математичних і т.п.); 4) аналіз теоретичних побудов; 5) їхнє переосмислення та синтез.

Абстрагування, формалізація, аналогії, екстраполяція, індукція та дедукція, аналіз і синтез як шляхи теоретичного пізнання поки що займають в обсязі екологічних досліджень незначну частину відповідно до складності та розмитості обрисів екологічної науки.

Неокресленість контурів екології як науки, перекриття її з багатьма біологічними та фізико-географічними галузями обумовлюють виключну важливість ідеалів і норм пояснень, визначень і описів екологічних явищ процесів, організованості знань, їхніх доказів, обґрунтувань, розвитку.

У надрах усе більш усвідомлюваної провідної тенденції сучасної екології – переходу від аналітичної до синтетичної стадії – постійно вимальовуються незакінченість теоретичних побудов, їхніх чітких формулювань, методологічних засновків, проблематичність суджень і тверджень.

Екологія як наука про структуру та функції живої природи органічно спрямована у своїй теорії та практиці на пізнання цієї природи та розв'язання насущних і перспективних проблем оптимізації життя людини, задоволення її духовних і матеріальних потреб.

Пріоритетність теоретичного мислення в екології багатозначно зумовлена недосконалістю та негативними наслідками реалізованих гео-, гідро-, техно-, агротехнічних та інших проектів локального, регіонального і частково зонального масштабів, нез'ясованістю суті багатьох явищ і процесів живої та неживої природи, невиправданістю екологічних і географічних прогнозів на фоні все більше вираженого глобального характеру діяльності людини. Розвиток теоретичної проблематики в сучасній екології є актуальним і невідкладним.

Робота написана при сприятливому та благотворному впливі доктора біологічних наук, члена-кореспондента НАН України, заслуженого діяча науки та техніки, професора Дніпропетровського національного університету Анатолія Павловича Травлєєва, якому автор зобов'язаний творчим зростанням і пошуками в теоретичних проблемах екології.

# ЧАСТИНА I

## ФУНДАМЕНТАЛЬНА ЕКОЛОГІЯ ТА ТЕОРІЯ ЕКОЛОГІЧНОЇ НІШІ

### 1.1 СУТНІСТЬ, ПРОБЛЕМАТИКА, МЕТОДОЛОГІЯ ФУНДАМЕНТАЛЬНОЇ ЕКОЛОГІЇ

Фундаментальна екологія є особливою гілкою екологічної науки, сутність якої складають всеохоплюючі принципи, загальні закони, основи часткових закономірностей екологічних явищ, процесів і організованості екосистем. Фундаментальна екологія: 1) покриває все поле екологічної науки, визначаючи єдність теоретичних і прикладних розробок і являє собою методологічну основу всіх напрямків екологічної науки; 2) відзначається різними рівнями узагальнень, абстрагування, формалізації, пошуковою і прогностичною спрямованістю; 3) забезпечує: а) визначення напрямків; б) правильність формування та постановки проблем; в) переосмислення існуючих теоретичних розробок; г) нові теоретичні синтези.

Фундаментальна екологія – це, по-перше, надтеорія екологічної науки; по-друге, сукупність узагальнених екологічних знань, законів, принципів, методів; по-третє, сфера діяльності науковців-екологів, яка з позицій наукознавства має суттєві відмінності та зв'язки, що необхідно враховувати, будуючи схеми її диференційованості та аналізуючи характер її напрямків.

Розвиток фундаментальних досліджень є: 1) необхідною умовою розширення горизонтів бачення в будь-якій науці; 2) свідченням певного рівня її зрілості; 3) показником можливостей створення наукової картини світу щодо об'єктів, явищ і процесів, які вивчаються цією наукою; 4) передумовою та стимулом усвідомлення науковцями значення своїх розробок і пошуків.

Пізнавальні, евристичні та прикладні функції фундаментальної екології визначаються: по-перше, обґрунтуванням методологічних, теоретичних, математичних засновків досліджень; по-друге, формуванням наукової картини світу в екології; по-третє, розробкою стратегій адаптивної, екологічно доцільної діяльності людини.

Однозначне визначення фундаментальної екології є неможливим. Це пояснюється її об'єктивною складністю, нечітким окресленням її обрисів на сучасному етапі розвитку біологічної науки загалом і екологічної зокрема.

Поняття «фундаментальний» може бути різнозначним у біології, пов'язаним або з відкриттям глибинних основ явищ і процесів, або з рівнем організованості живої природи, що є визначальним для розкриття її суті та розвитку.

У фундаментальній екології цим полем або рівнем є екосистемний. Проте такий підхід не задовольняє інтеграцію фундаментальної екології із синтетичною теорією еволюції, у якій фундаментальним рівнем є популяційний як арена мікроеволюційних явищ, які рухають макроеволюцію, та

зовсім не опрацьованим є рівень екосистемний. Отже, на сучасному етапі розвитку екології та еволюційного вчення об'єктами фундаментальної екології мають бути як екосистеми, так і популяції. Це відповідає об'єктивним реальностям живої природи, тому що життєдіяльність, активність, розмноження, гетерогенність і поліморфізм популяцій у кінцевому підсумку впливають на функціонування та різномасштабну просторово-часову еволюцію угруповань організмів.

Опорами розвитку фундаментальної екології є: 1) розширення масштабів вільних і цілеспрямованих пошуків; 2) подолання пізнавально-психологічних бар'єрів.

Проблеми класифікації та диференційованості наук були та залишаються сферами аналітичної та синтетичної діяльності філософів, науковців і вчених, кола інтересів та пошуки яких виходили за межі вузьких напрямків, галузей, областей. У більшості класифікацій екологічних наук (Реймерс, 1980) фундаментальна екологія не виділяється як окрема гілка. Багато класифікацій екологічної науки взагалі суперечливі та, з точки зору багатьох вчених, є неправомірними, проте подальше членування певних гілок екології об'єктивно необхідне для забезпечення точного визначення об'єктів вивчення та зосередження зусиль у конкретних напрямках.

Поняттєвий апарат, теоретико-методологічні принципи створення картин світу у фундаментальній екології знаходяться в стадії розробки. Стиль і спосіб мислення у фундаментальній екології відповідають структурі та підходам загальнонаукової методології, проте її теоретичні основи мають бути широко та надійно опрацьовані.

Методологія (Мостепаненко, 1972) будь-якої науки є: 1) ученням про вихідні основи (принципи) пізнання, про способи та засоби досліджень; 2) системою теоретичного оформлення ідей, генеральних принципів досліджень (Сержантов, 1973); 3) предметом (інструментом) пізнання, системою принципів, способів організації і побудови теоретичної діяльності; 4) філософською теорією методів, засобом орієнтації в різних сферах наукового дослідження (Москаленко, 1983) і включає принципи, закони функціонування методів, аналіз основних понять цієї науки. Отже, методологія фундаментальної екології є її невід'ємною суттєвою частиною. Поняття методології не має меж і однозначного змісту. Методологія як система теоретично виражених ідей оформлюється тільки на певному етапі розвитку науки, коли виникає необхідність і можливість її саморефлексії. Проте окремі методологічні настанови будь-якої науки можуть бути створені на різних її стадіях.

Формування сучасної теорії та методології фундаментальної екології слід пов'язувати не тільки з такими пізнавальними ситуаціями, при яких:

1) розкривається в теорії пізнавально відоме в тих напрямках, де реалізуються невичерпні можливості;

2) твориться нова система тлумачення та використання відомої теорії чи модифікація її в новому напрямку;

3) розвиваються вільні та цілеспрямовані теоретичні пошуки для нового комплексу ідей, побудови опор принципово нової теорії;

4) накреслюються обриси наукової картини світу сучасної екології.

Фундаментальній екології як особливій гілці екологічної науки значною мірою притаманними є такі характерні риси фундаментальних досліджень (за М. Л. Башиним, 1974): 1) відкриття нових взаємозв'язків у природі, поглиблення знань; 2) пізнання основоположних законів і принципів явищ і процесів об'єктивного світу; 3) розв'язання наступних одна за одною наукових проблем; 4) синтез суми знань; 5) спрямованість на виявлення нових властивостей, закономірностей явищ і процесів природи.

Гносеологічні основи фундаментальної екології, як і будь-якої науки, характеризують два рівні рефлексії (Кураев, 1988): перший – аналіз меж застосування тих чи інших уявлень і принципів у рамках певної теорії; другий – вихід аналізу за межі конкретної науки. Становлення фундаментальної екології має характеризуватися екстраполяцією загальнобіологічних і еволюційних принципів, яка є цілком виправданою у зв'язку зі складністю її диференційованості.

Зростання ролі методології у фундаментальній екології може бути поспене на основі таких загальних положень, які визначені (Степин, 1985) для багатьох наукових дисциплін: 1) прогресу, котрий приводить до перебудови фундаментальних понять і принципів конкретних наук; 2) ускладнення структури сучасної науки, підсилення диференційованості та інтеграції наукового знання; 3) ускладнення зв'язків між дослідниками, що ведуть науковий пошук; 4) появою нових форм розподілу дослідницької творчості та підсиленням контролю за формуванням знань.

На рівні філософської методології фундаментальна екологія характеризується різноплановими проблемами.

В онтологічному плані фундаментальна екологія як галузь знань про світ на основі своїх підходів сприяє поглибленню теорії буття, уявлень про матеріальну єдність світу, матерію та рух, простір і час. Серед онтологічних проблем фундаментальної екології слід виділити: 1) складність системної організованості та сіткової структури життя; 2) специфічність і неспецифічність екологічних явищ і процесів на різних рівнях живої природи. Як окрему та особливу онтологічну проблему фундаментальної екології слід назвати все більш усвідомлювану складність взаємодії людини та природи, імін у живій природі.

Із широких гносеологічних (епістеміологічних) позицій фундаментальна екологія визначається об'ємними можливостями як джерела та засобу наукового пізнання, побудови теоретичних моделей, розробки методології практичних і експериментальних досліджень, а також використанням методів і форм загальнонаукової методології для встановлення сутності еко-

логічних явищ і процесів, їхнього регулювання відповідно до загальних і конкретних практичних цілей.

Прямими гносеологічними наслідками загального науково-технічного прогресу у фундаментальній екології є зосередження зусиль на методології, логіці, філософських тлумаченнях, інтеграції, математизації напрямків.

Серед гносеологічних проблем фундаментальної екології можна виділити усвідомлення: 1) глобальності та загальності процесів і явищ у біосфері; 2) обмеженості на кожному етапі розвитку науки, тих або інших знань і теоретичних побудов.

Розвиток фундаментальної екології особливо актуалізується під впливом сучасної екологічної ситуації на планеті, що вимагає, за поглядами деяких учених (Горелов, 1985), значних змін усього масиву наукових знань і методів досліджень.

Специфіка гносеологічної ситуації у фундаментальній екології в тому, що вона стає на шлях розгорнутої теоретизації. Загальнометодологічні настанови формування наукової теорії є об'єктивно визначальними для фундаментальної екології. Теорія є розвинутою та організованою системою теоретичних знань, яка відбиває об'єктивну реальність, засобом її поясень (Раджабов, 1982), відіграє методологічну та світоглядну роль у відкритті законів природи. Разом з тим термін «теорія» є неоднозначним: 1) виконує описову, пояснювальну чи прогнозуючу функцію; 2) дає адекватне відображення реальних об'єктів, відтворення в поняттєвій формі їхньої сутності та розвитку (Степин, 1976). Фундаментальна екологія за своєю змістовністю як надтеорія екологічної науки відповідає цим двом визначенням.

У розвитку та статусі фундаментальної екології виявляється така важлива тенденція, за Г. А. Ключаревим (1989), як співвідношення теорії та філософських основ, яка характеризує її стан у кожний період формування концепцій і парадигм відповідно до все більшої диференційованості наукових напрямків і комплексів проблем.

Відзначимо також характерні можливості конкурування альтернативних теорій (Ключарев, 1989) як фундаментальних. Теорія екологічної ніші спирається на альтернативні, певною мірою об'єктивні пояснення її сутності на основі негативних та позитивних взаємодій організмів. Більшість розробок теорії екологічної ніші частково зациклена на перекритті ніш з негативними наслідками (Пианка, 1981; Джиллер, 1988), без урахування значення одностороннього чи взаємного сприяння та нейтралізму організмів у природно чи антропо сформованих угрупованнях.

Теорія фундаментальної екології, як і будь-яка наукова теорія, виконує декілька взаємообумовлених функцій: 1) евристичну, що визначає виробництво нових знань; 2) епістеміологічну, тобто таку, що відображає ті чи інші фрагменти дійсності; 3) генезисну або регулюючу; 4) пізнавальну, тобто когнітивну діяльність.

Розвиток фундаментальної екології вписується в таку запропоновану Л. Б. Баженовим (1984) схему становлення теоретичних знань: 1) формування передумов; 2) розвиток теорії як ідеалізованої схеми емпіричних ситуацій; 3) теоретичні узагальнення; 4) формалізація понять; 5) ідеалізація; 6) внутрішній теоретичний розвиток; 7) редукція; 8) методологічне регулювання теорії; 9) творча роль математики; 10) механізми формування парадигм; 11) інтуїція. У цій загальній схемі слід урахувувати паралелізм, змістовну неоднозначність, неоднакову роль та перспективи розростання цих етапів і положень у сучасній екології.

В. І. Кураєв та Ф. В. Лазарев (1988) відмічали, що сучасній ґносеологічній ситуації властиві декілька переважних стилів мислення: імовірнісний, системний, структурно-функціональний, екологічний, інтегральний. Останній ці автори пояснюють як спосіб розуміння природних та інших явищ, який ураховує багатовимірність і різномасштабність об'єктів, які пізнаються, а також механізми їхнього включення в універсальні структури реальності, поліморфізм у мисленні, бачення об'єктів у різних просторово-часових масштабах. Усе це відповідає ідеалізованим уявленням про сучасну фундаментальну екологію.

*Визначальний системний синекологічний стиль фундаментальної екології* (популяційна екологія, екосистемологія, біосферологія) не повинен блокувати в теоретичних вільних і цілеспрямованих пошукових дослідженнях аутоекологічного підходу, котрий об'єктивно забезпечує порівняльні характеристики видів і угруповань, які входять у певну систему чи певним чином ізольовані.

На рівні загальнонаукової методології у фундаментальній екології мають бути використані сучасні загальнонаукові принципи, підходи і форми досліджень, серед яких насамперед слід визначити теорію кібернетики, системний підхід, ідеалізацію, формалізацію, алгоритмізацію, моделювання, імовірнісний і статистичний методи. Як суттєві, визначальні методологічні підходи загальнонаукового рівня виділяються структурно-функціональний, структурний і системний, які повністю відповідають стилю та способам мислення у фундаментальній екології,

Поліфункціональність, усеосяжність фундаментальних понять існують паралельно з їхньою глибокою спеціалізацією як своєрідних каркасів підсистем диференційованого знання, а також співіснують з різними рівнями їхньої фундаментальності. Загальнонаукові поняття: елемент, комплекс, структура, система, хаос, модель, управління, симетрія, саморегуляція, самоорганізація, розвиток, алгоритм функціонують як визначальні в теорії фундаментальної екології, а фундаментальні біологічні поняття: адаптація, самовідтворення, гомеостаз, еволюція, стрес широко вживаються як загальнонаукові.

На рівні конкретно-наукової методології у фундаментальній екології використовуються методи, процедури, принципи, що є в загальній біології

та екології. На міждисциплінарному рівні методології фундаментальної екології відкриваються широкі можливості для використання методів різних біологічних галузей, екологічних і еволюційних аспектів таксономії, фізіології, біохімії, генетики, біогеохімії, геохімії, геології, біогеографії, синтетичної теорії еволюції.

У методології будь-якої науки *наукова картина світу*, ідеали та норма пізнавальної діяльності (описи, пояснення, обґрунтування, організованість уявлень) є знанням більш загальним, ніж філософське знання, тобто є сукупним продуктом між наукою та філософією (Мостепаненко, 1972; Кримський, 1977; Степин, 1985). Наукова картина світу тлумачиться як система загальних уявлень про природу, що складається певною наукою, на основі відомих філософських знань, і включає її вихідні ідеї, поняття, принципи, гіпотези. У спеціальній картині світу певної науки узагальнюються всі теоретичні та емпіричні знання, тобто вона є формою синтезу спеціальних знань. Термін «картина світу» стосовно спеціальних наук (Степин, 1985) можна замінити поняттям «картина реальності», що вивчається. Картина світу відбиває дійсність у межах спеціальних форм матерії. У відповідності до диференційованості наук і форм їхньої інтеграції картина світу розширює в різних аспектах уявлення про об'єктивну реальність. Наукова картина світу є однією з вищих форм систематизації знань. Вона являє собою категорію методологічного аналізу науки та виконує евристичні функції.

Формування наукової картини світу в певній області знань за Л. Ф. Кузнєцовою (1985) може йти двома шляхами: 1) екстраполяційним, пов'язаним із перенесенням концепцій, методів з однієї науки в іншу для розв'язання спеціальних завдань; 2) перебудовою фундаментальних принципів і понять при впливі однієї науки на іншу, що може привести до наукової революції; проте є також можливим; 3) комбінованим шляхом екстраполяції та перебудов; 4) визначенням принципово нових ідей, принципів і підходів відповідно до специфіки фундаментальної екології на основі вільних пошукових досліджень.

*Наукову картину світу ми розуміємо* як складання в одну композицію фрагментів, накладання шарів теоретичних уявлень, які відбивають суть явищ і процесів, суміщення контурів, що окреслюють явища і процеси, котре в різних ракурсах створює багатопланову, мозаїчну картину, що включає ряд спеціальних часткових картин. З таких позицій загальну наукову картину світу у фундаментальній екології слід визначати як поєднання основних теоретичних уявлень (часткових картин) з усіх частин її диференційованості, обриси якої можна накреслити. Наукова картина світу є одним із компонентів обґрунтування та актуалізації будь-якої науки, який має бути органічно поєднаним з другим її компонентом – ідеалами та нормами (Степин, 1985), серед яких виділяються: 1) ідеали та норми пояснень і описів; 2) докази та обґрунтування знань; 3) ідеали та норми будови (організованості) знань. Такими ідеалами та нормами щодо пояснень, описів,



доказів і обґрунтування знань є виділені нами (Шанда, 1999) універсальні проблеми фундаментальної екології, критерії та підходи щодо її диференційованості. Ці пізнавальні настанови пов'язані між собою, забезпечують усю систему досліджень і націлені на формування спеціальних часткових картин світу.

*Коло проблем фундаментальної екології виходить за межі екосистемології.* Фундаментальна екологія та її окремі гілки виконують різні функції, котрі реалізуються на фоні: 1) загального науково-технічного прогресу; 2) значних, антропо обумовлених змін у біосфері; 3) актуалізації екологічної науки; 4) незакінченості її теоретичних побудов; 5) недостатності фактологічного матеріалу.

*У проблематиці фундаментальної екології ми визначаємо* такі розділи: 1) загальну методологію; 2) загальну теорію; 3) теорію комплексних екологічних проблем; 4) теорію часткових проблем; 5) основи факторіальної екології угруповань організмів.

*Універсальними проблемами фундаментальної екології є:* 1) теорія існування; 2) теорія взаємодій, реакцій і адаптацій; 3) теорія розвитку; 4) теорія адаптивної діяльності людини в довкіллі. Її центральна проблема це – структура та функціонування угруповань організмів у їхньому різномасштабному просторово-часовому розвитку з багатьма супідрядними підпроблемами.

## 1.2 СТРУКТУРОВАНІСТЬ І СПЕЦІАЛЬНІ НАПРЯМИ ФУНДАМЕНТАЛЬНОЇ ЕКОЛОГІЇ ТА АСПЕКТИ ТЕОРІЇ БІОЛОГІЧНОГО РІЗНОМАНІТТЯ

*Диференційованість фундаментальної екології* можна представити як велико- та дрібномасштабну, залежно від цілей, напрямків, рівнів методології, методів та інших критеріїв у вигляді специфічного спектру або схеми, що мають відбивати її структуру як склад, будову та зв'язки компонентів і елементів.

*Концепціями диференціювання фундаментальної екології є:* 1) системна; 2) елементно-структурна, які невід'ємно пов'язані між собою, а критеріями є фундаментальні явища організованості, функціонування, взаємодій, реакцій, адаптацій, саморегулювання та розвитку на популяційному та екосистемному рівнях.

У диференційованості фундаментальної екології, незважаючи на її узагальнюючий характер, можна великомасштабно виділити:

I. Напрями: загальну теорію та методологію; загальні та часткові проблеми.

II. Рівні осмислення та пошуків: популяційний; екосистемний; біосферний.

III. Підходи та принципи опису, аналізу, тлумачення: теоретичні; математичні; порівняльні; кількісні, еволюційні.

IV. Об'єкти: фактори; середовища; системи.

V. Обсяги та масштаби: загальні; регіональні; зональні; планетарні.

VI. Часові визначення: статичні; динамічні; еволюційні.

У популяційній екології, екології угруповань організмів, надсистем різних рангів і біосфери об'єктами фундаментальної екології мають бути сучасні різномасштабні: природні, мало- та сильнозмінені або антропо сформовані популяції, угруповання та надсистеми як частини біосфери, функціонування якої суттєво впливає на їхній стан.

У системній екології, від елементарної мікроекосистеми до надсистем і біосфери загалом, живий покрив планети характеризується різномасштабними сітками життя.

У фундаментальній екології мають бути осмислені, з позиції синтетичної теорії еволюції, проблеми генетичного обміну в біосоціоценозах і генотипічних норм реакцій організмів. Генетичний дрейф, натиск мутацій, усі мікроеволюційні явища та процеси мають стати об'єктом поглибленого екологічного вивчення. Має бути сформований еколого-генетичний напрям для становлення синтетичної еколого-генетичної теорії екосистем різних рангів. Визначаючи організованість як один із пріоритетних напрямів досліджень фундаментальної екології, ми розуміємо її як складову структури (склад, будова, зв'язки), тобто ототожнюємо з нею. Організація в нашому розумінні є процесом (як і мобілізація) просторово-часової різномасштабної динаміки угруповань – від формування до різнотипних змін, перетворень та зникнення. Теорія реакцій і адаптацій має описувати ауто- і синекологічні реакції видів, угруповань, надекосистем, природно-територіальних комплексів. Останнє фізико- та еколого-географічне поняття за своєю сутністю теж має стати об'єктом фундаментальної екології у зв'язку з її прикладними цілями, особливо вивченням надзвичайних екологічних ситуацій різного походження, масштабів і загальної проблематики оптимізації взаємодії людини та природи, охорони довкілля.

Екологічно обумовлені норми реакції генотипів мають той чи інший рівень гомологічності в межах певних родів, родин і, можливо, більш високих таксонів. Це виявляється в порівняльних рядах анатомо-морфологічного та фізіолого-біохімічного реагування організмів на складні та, особливо, екстремальні умови з відповідними модифікаціями структури та метаболізму. За певних обставин гомологічність реакцій має місце в генетично, а також екологічно близьких видів, як, наприклад, ксерофілізація в мезофітів при зменшенні зволоження чи збільшення зосени жиркових запасів у зимносплячих ссавців, прискорення розвитку при значній щільності в однорічних трав і його гальмування в багаторічних.

Звуження чи розширення екологічних потенцій тих або інших видів, яке визначає їхнє просування в нові простори, пов'язується в екології з пев-

ними перебудовами генотипів. Це забезпечує екологічні ліцензії (Гюнтер, 1949, див. Ригер, 1967) організмів, тобто освоєння ними нових екологічних ніш. Очевидно, це підпорядковується закону гомологічних рядів спадкової мінливості М. І. Вавілова (1966), тобто генетично, таксономічно близькі види виявляють схожість у спонтанному та індукованому мутагенезі та, можливо, у модифікаціях щодо властивих їм ознак, властивостей і функцій. Разом з тим розширення ареалу будь-якого виду може здійснюватися не тільки за рахунок мутацій, але й наявних генетичних резервів тих або інших популяцій, їхньої поліморфності та гетерогенності, коли на основі явищ криптомерії, епістазу може проявлятися селективна цінність тих або інших алелів. У літофільних сукцесіях на скельних субстратах, в умовах низької воложеності, трюфності та високої мінералізованості деякі мегатрофні та мезотрофні види здатні тривалий час займати та утримувати свої екологічні позиції. Проблема вивчення внутрішньовидового та популяційного поліморфізму, з позицій генетики та екології популяцій, має зайняти вагоме місце в теорії сингенезу та структури рослинних угруповань.

*Еволюційна фундаментальна екологія*, на наш погляд, має два аспекти: 1) генезисний, стосовно тривалого розвитку угруповань, надекосистем та загалом біосфери, 2) генетичний, пов'язаний із з'ясуванням ролі угруповань у різних генетичних і мікроеволюційних явищах і процесах.

У фундаментальній екології системний напрям має покривати екологію популяцій, парцел, угруповань, агрегацій, хаотичних скупчень, екоотопів, екоотонів, урочищ, ландшафтів, штучних відкритих і замкнених екосистем.

*Генетико-автоматичні процеси в популяціях значною мірою переплітаються з еколого-автоматичними процесами* тих угруповань, до складу яких входять ці популяції. Генетична динаміка популяцій визначає екологічні ефекти та реакції в популяціях. Екологічно обумовлені явища генетичного дрейфу, натиску мутацій, змін гетерогенності та поліморфізму популяцій мають стати об'єктами фундаментальної екології, так само як і *вигальна, малоопрацьована проблема еволюційної ролі угруповань*.

Факторіальна екологія угруповань може диференціюватися в абіотичному, біотичному і антропоному напрямках з підпорядкованим можливим членуванням відносно специфіки окремих факторів або їхніх комплексів і особливостей впливу людини (техно-, радіо-, хемогенного тощо).

Плідність екстраполяцій у фундаментальній екології щодо розвитку угруповань можна ілюструвати визначенням *еколого-автоматичних процесів, спонтанного природного добору в антропо сформованих угрупованнях*, гомологічності реакцій угруповань при зведенні рослинності (Шанди, 1972, 1993).

Проблема біологічної різноманітності має бути різнопланово розширена, поглиблена з позицій фундаментальної екології та теорії еволюції. Індивідуальна, групова, популяційна, видова, скосистемна, біосферна різно-

мапінність форм живого є атрибутивною для кожного етапу еволюції органічного світу. Вона може оцінюватися на різних рівнях його організованості в ту чи іншу епоху чи період на основі атомно-ізотопних, молекулярних, клітинних, біофізичних, біохімічних, фізіологічних, біоенергетичних, мас-об'ємних і видових показників, від мікро- до мегарозмірностей, ємності та достоти генетичної інформації, ценотичної значущості, дії природного фактору, можливо, залежних від ритмів біосфери, ближнього космосу, Всесвіту взагалі.

*Постулатами та гіпотезами теорії біологічного різноманіття є:*

- 1) його спалахи та спади – об'єктивні процеси, котрі мають хвилеподібний, нерівномірний, різнооб'ємний, різномасштабний, просторово-часовий характер у різних царствах живої природи та в співвідношеннях між ними;
- 2) цей процес об'єктивно, тихо- чи номогенезисно, ди- чи конвергентно націлений на добір стійких форм у кожен епоху чи період земного життя;
- 3) має місце нерівномірність змін основних чи нейтральних ознак і властивостей усіх форм організованості живого;
- 4) достатньо коротким є сучасний період фіксованого зменшення біологічного різноманіття і, можливо, проходить тільки відносно певних розмірностей, тому що мало вивченими є його зміни на мезо-, мікро- та субмікроскопічних рівнях;
- 5) кількісне видове зменшення біологічного різноманіття, можливо, не збігається з внутрішньовидовим;
- 6) відчутті та помітні зміни біологічного різноманіття є таким етапом еволюції життя, котрі об'єктивно забезпечать новий спалах його зростання в осяжних або неосяжних для сучасного наукового бачення часових масштабах.

У загальному підсумку в методологічному та загальнобіологічному відношенні розвиток фундаментальної екології значущий як один із шляхів подальшого вивчення взаємодій у живій природі, пізнання глибинних основ таких взаємодій, пошуків і реалізації управління структурою та функцією живої природи для забезпечення матеріальних і духовних цінностей людського буття.

### **1.3 ЕКОЛОГІЧНА НИША БІОЛОГІЧНОГО ВИДУ ЯК ОБ'ЄКТ ТЕОРІЇ ФУНДАМЕНТАЛЬНОЇ ЕКОЛОГІЇ**

Формування уявлень про екологічну нішу біологічного виду відзначається сутнісною спряженістю з розвитком проблематики загальної, фундаментальної, факторіальної екології, біогеоценології. Узагальнюючі спеціальні та часткові розробки теорії екологічної ніші (Одум, 1986; Риклефс, 1979; Федоров, 1980; Уиттекер, 1980; Пианка, 1981; Солбриг, 1982; Джиллер, 1988; Бигон, 1989; Миркин, 2001) сприяють розширенню полів її бачення при опорі на біогеоценологічні, популяційні, геоботанічні дослідження (Марков, 1962; Сукачев, 1964; Шеляг-Сосонко, 1969; Травлев, 1969).

1971, 1978, 1989; Ємельянов, 1984, 1999; Івашов, 1991; Голубець, 1995, 2002; Дідух, 1998; Мыщык, 1998; Злобин, 1989; Царик, 1989; Жилієв, 2005).

*Проблема екологічної ніші покриває все поле екологічної науки та специфічно окреслює теорії існування індивіду, популяції, виду, угруповання, біосфери, їхніх структури, функцій, розвитку, адаптацій і еволюції. Різноманітні загальні та спеціальні розробки в теорії екології (і, зокрема, біогеоценології) забезпечують поступальний розвиток вчення про екологічну нішу. Розширення полів бачення в теорії екологічної ніші, переосмислення існуючих уявлень, гіпотетичні та аксіоматичні побудови, аналітичний і синтетичний підходи, узагальнення є необхідною умовою поглиблення теорії угруповань організмів. Екологічна ніша є складним і неоднозначним поняттям поліфундаментального та поліфункціонального характеру.*

У класичному розумінні поняття «екологічна ніша» охоплює всі проки та стапи життєдіяльності, варіації розвитку, адаптацій та еволюцій виду. Проте це поняття може бути вживаним і до угруповань, і до таких внутрішньо біогеоценотичних виділів, як парцели, до біосфери, окремо до людини, людства в біосфері планети Земля, а в майбутньому й поза нею.

Розвиток уявлень про екологічну нішу Е. Піанка (1981) прослідковує в послідовному ряді наближених формулювань: функціональна роль виду та його положення в угрупованні організмів (Дж. Грінел); місце виду в біотичному середовищі та його відношення до їжі та ворогів (К. Елтон); виділ середовища існування (Л. Дайс); функції, що виконує вид в угрупованні (Г. К. Ларк); місце в просторі чи біотопна ніша (В. Оллі); увесь діапазон умов, за яких існує та відтворює себе особина, популяція чи певний обсяг багатовимірного простору, що займає вид, при цьому кожний вимір відповідає одному з мінливих факторів (Дж. Хатчинсон); положення або статус організму в екосистемі, що впливає з його структурних адаптацій, фізіологічних реакцій і поведінки (Ю. Одум), уся загальна сукупність умов або сума адаптацій організмової одиниці, за яких вона може існувати та відтворювати себе (Е. Піанка).

Складність поняття «екологічна ніша» об'єктивно відображена в неодноточних тлумаченнях її сутності, формування та динаміки.

К. Гюнтер (1949, 1950, див. Ригер, 1967) визначає екологічну нішу як специфічну систему взаємовідносин організму та середовища, котра складається для кожного виду в результаті взаємодії його вимог з фактичними умовами середовища та його використанням. Умови середовища, що сприяють аннідації, тобто заселенню ніш мутантами, коли вони уникають елімінації, він називає екологічною ліцензією. Термін «аннідація» (Людвіг, 1948, див. Ригер, 1967) визначається як фактор еволюції, що реалізується тоді, коли мутанти, котрі мають незначні селективні недоліки, уникають елімінації через те, що знаходять у біотопі вільну від конкуренції екологічну нішу. Поняття «екологічна ліцензія» визначено вузько в плані конкурентних

аспектів теорії екологічної ніші, поза загальною проблематикою її складної обумовленості.

П. Джиллер (1981) назвав екологічну нішу комплексом ресурсів, які використовуються організмами. О. Солбриг, Д. Солбриг (1982) вважають її об'ємом гіперпростору, що містить усі необхідні для життя виду значення перемінних. Ю. Одум (1986) розглядав екологічну нішу як найбільший абстрактний заселений гіпероб'єм. В. Грант (1980, с. 199) відмітив, що визначення фундаментальної ніші Дж. Е. Хатчинсоном відноситься до того, що екологи рослин і геоботаніки називають екологічною амплітудою або межами толерантності, тобто воно позначає потенціальну область, яку може займати вид, а не його нішу. Фундаментальна, прекоконкурентна або потенційна ніша розглядається багатьма авторами (Пианка, 1981; Солбриг, 1982; Джиллер, 1988; Одум, 1986; Бигон, 1986) як така, що є гіпотетичною, уявною, абстрактною: її займає вид в оптимальних умовах середовища, у стані, відмсжованому від конкуренції, головним чином міжвидової.

Відзначаючи багатовимірність простору екологічної ніші, ці та інші автори оперують поняттями одновимірного, моделюючи взаємодію видів за різної ширини ніш і їхнього перекривання. *На нашу думку: 1) реалізована в угрупованні ніша* того чи іншого виду може, насамперед, визначатися абіотичними, біотичними та іншими факторами, що реально не всі є оптимальними, тому що антибіоз і, особливо, конкуренція не завжди відіграють вирішальну чи достатньо зрозумілу роль; 2) *уявлення про нішу як певний обсяг* (Грант, 1980; Одум, 1986) і про положення виду у вигляді хмари в багатовимірному просторі угруповання (Солбриг, 1982) загалом *аргументують механістичну гіпотезу* вкладання багатовимірних просторів екологічних ніш, як малих геометричних фігур, у великий багатовимірний простір угруповання, в його якусь велику порожнину, що є далеким від істини, але достатньо образним; 4) *використання терміну «перекриття» ніш*, яке означає покриття заново, *не завжди є вірно й точно*, особливо коли йдеться про складні об'ємні фігури, котрі можуть дотикатися, взаємопроникати, вкладатися, сумішатися, а їхні проекції неможливо однозначно показати. Образ положення виду, як хмарини в багатовимірному просторі угруповання (Солбриг, 1982), логічно повертає до уявлень про просторово-об'ємні відношення середовища угруповання та виду, що розвивав ще в 1938 році М. В. Марков (1962). Подібна ситуація відома з пройденого біологією механістичного етапу генетики «мішка з різнокольоровими бобами», коли генотип уявлявся як сукупність незалежно функціонуючих генів (Гершензон, 1979). *Просторово-об'ємну залежність видів від факторіально-ресурсного потенціалу угруповання слід поставити під сумнів*, тому що багатовимірні простори угруповання та видів мають складні, рухомі, маловизначені сумірності, пов'язані не лише з вкладанням малого у щось велике, проте існують у взаємозалежному збільшенні – зменшенні, втраті – прирощуванні, перебудові – надбудові, мінливості – стабільності,

упорядкованості – неупорядкованості, неперервності – перервності станів, функцій, реакцій, розвитку. Внаслідок вкладання та взаємопроникнення однієї різних видів набувають нових інтегративних, емерджентних ознак.

У багатовимірному математичному просторі початок координат і перетин осей координат визначаються однією нульовою точкою (Куликов, 1970), але в реалі системи координат градієнтів екологічних факторів ці точки не можуть бути єдиними: положення виду, залежно від його онтогенетичного стану, особливостей життєдіяльності, реакцій на впливи середовища та взаємодії з іншими видами, на кожній з осей градієнтів екологічних факторів буде позначатися якимись точками, між критичними, нижньою та верхньою. Концепція ніші як багатовимірного простору, де кожний вимір відповідає одній з тих змінних, які забезпечують існування виду, дозволяє диференціювати уявлення про неї з позицій різних розділів екології, а потім інтегрувати їх в єдиній теорії. Еволюційний, генетичний контексти екологічної ніші пов'язуються з факторами генетичної динаміки популяцій організмів, насамперед з натиском мутацій, котрі можуть обумовлювати проіснування (екологічні ліцензії) виду в ті середовища, де екологічна пластичність не дозволяла їхнє існування.

*Об'єктивно теоретична модель екологічної ніші виду* як багатовимірного простору має будуватися на основі відкладання на осях градієнтів екологічних факторів видових екологічних валентностей не від початку координат, а достатньо довільно, залишаючи певну, вільну відстань до нульової точки, для можливого позначення розширення або звуження екологічних можливостей виду і визначатися в образі однопорожнинних сфер, еліпсоїда чи гіперboloїда обертання зі складними топографічними зовнішніми та внутрішніми поверхнями (Шанда, 2002).

Визначні та складні обумовленість, рухомість, невизначеність числа факторів багатовимірного екологічного простору угруповання та будь-якого виду, різна ймовірність позицій виду на осях градієнтів екологічних факторів і в межах екологічних амплітуд є об'єктивною реальністю. Уявлення про екологічний простір біологічного виду як усяку можливу множину комбінацій значень (координат у ньому) екологічних факторів (Федоров, 1980) є майже тотожним з визначенням екологічної ніші (Піанка, 1981) як багатовимірного простору, координатами котрого є точки на осях екологічних факторів, які відповідають їхнім значенням, що забезпечують існування виду. *Екологічний простір біологічного виду* (у межах будь-якого царства живої природи) ми розуміємо як факторіально-ресурсну систему, що інтегрована з його активністю (специфічним середовищотворенням, функціонуванням, розмноженням, поширенням у просторі біогеоценозу тощо).

Цей простір окреслюється критичними точками амплітуд екологічних факторів і ресурсів. Його крайні варіанти, на межах нижнього та верхнього екстремумів, характеризують теоретично можливі варіанти екологічних ніш.

Число варіацій стереоструктури екологічної ніші можна визначити, моделюючи її будову в горизонтальних зрізах, де на осях градієнтів екологічних факторів (А, В, С...) жирними лініями визначені екологічні амплітуди ( $a_1 - a_2, b_1 - b_2, c_1 - c_2 \dots$ ), крайні точки котрих є нижніми або верхніми критичними для виду (рис. 1.3.1).

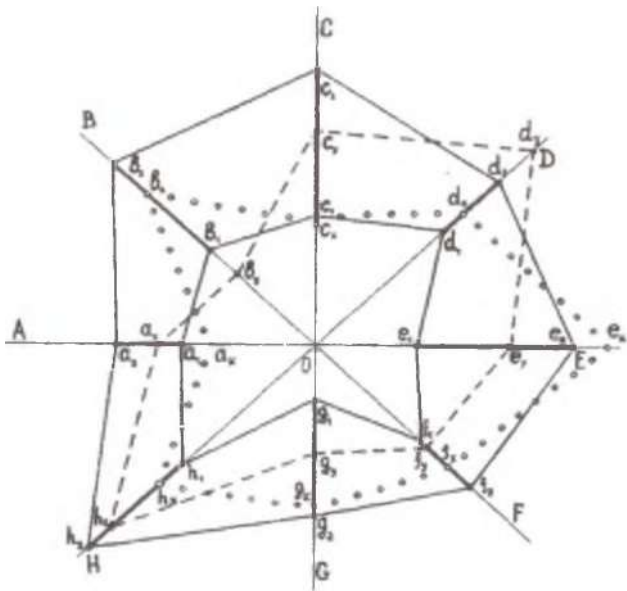


Рис. 1.3.1. Екологічний простір біологічного виду –  $a_1 a_2 b_1 b_2 c_1 c_2 d_1 d_2 e_1 e_2 f_1 f_2 g_1 g_2 h_1 h_2$  та екологічії (онтогенетичні та середовищезалежні) його ніші –  $(a_x b_x c_x d_x e_x f_x g_x h_x \text{ і } a_y b_y c_y d_y e_y f_y g_y h_y)$

Ламані лінії:  $I - a_1 - b_1 - c_1 - d_1 - e_1 - f_1 - g_1 - h_1$  – окреслюють положення виду в нижньому,  $II - a_2 - b_2 - c_2 - d_2 - e_2 - f_2 - g_2 - h_2$  – та у верхньому екстремумах;  $III - a_x - b_x - c_x - d_x - e_x - f_x - g_x - h_x$  – та  $IV - a_y - b_y - c_y - e_y - f_y - g_y - h_y$  – показують довільні, можливі фактичні положення екологічної ніші виду.

Екологічний простір біологічного виду не завжди може повністю використовуватися ним на основі екологічного (екотопічного, біотичного) або онтогенетичного «виключення», зупинки, блокування певних реакцій, форм активності, сприймання факторів, споживання та використання ресурсів. Відповідно до цього змінюються просторові конфігурації екологічних ніш і форми екологічних спектрів видів, які залучені в такі явища та процеси.

Екологічний простір є виразом множинної варіативності екологічних ніш біологічних видів. Екологічний простір і ніша біологічного виду по-



винні розглядатися як абстрактні, багатовимірні, так і реальні сутності, що відображають стани активності виду та загалом умови середовища. Ресурси та фактори в системі екологічного простору мають різні ємності, концентрації, напруженість, діапазони впливу на певні функції, ознаки та властивості організмів. Їхні параметри по-різному відповідають потребам, використанню, споживанню та сприйманню організмами.

У кожний момент свого існування на фоні ентогенетичної та екологічної обумовленості, генотипічної норми реакції біологічний вид займає різні позиції (точки) у межах кожної амплітуди екологічного фактора, ресурсу або тієї чи іншої форми активності (чи поза ними), що окреслює мінливий об'єм його екологічної ніші. Осі біотичних факторів і ресурсів є глибоко індивідуалізованими: на них мажуть бути показані (по-різному) основні типи впливів взаємодій – позитивні, негативні, переходи між ними та нейтралізм.

Екологічні ніші багатьох видів можуть достатньо варіювати на фоні невичерпного чи такого ресурсу, споживання якого може блокуватися якимось фактором або прискорюватися. Зміни в забезпеченні ресурсами чи факторами змінюють активність виду, викликаючи різні адаптації, зміни поширення в просторі, міграції.

**Екологічна ніша є:** 1) специфічним динамічним комплексом факторів, ресурсів середовища та специфічної активності виду в цьому середовищі; 2) екологічним простором факторів і ресурсів ендегенного і екзогенного характеру, що забезпечує існування виду та його рухомі середовищеві функції. Видова індивідуальна специфічність і різні рівні сумісності лежать в основі взаємообумовленого існування видів у біогеоценозі. Відповідно до специфічної природи та активності того чи іншого виду складаються певні рівні забезпеченості між факторами, ресурсами та їхнім сприйманням, споживанням, використанням. Специфічні та неспецифічні потреби різних видів узгоджуються при різнорівневому використанні необмежених, обмежених і формованих видами факторів і ресурсів, при їхній доступності та недоступності. Середовищеві функції біологічних видів можуть розширювати екологічний простір біогеоценозу: проникнення в нього та утримання позицій біологічним видом може не зменшувати, а збільшувати його факторіально-ресурсну ємність. Саморегулювання стану біологічного виду, на основі прямих і зворотних зв'язків в екосистемі, визначає його чуйність у межах екологічної ніші. Динамічні позиції, координати реальних екологічних ніш, мають бути розглянуті за всіма показниками сприймання та реагування на фактори, споживання ресурсів при їхніх змінах. Екологічні ніші одного і того ж біологічного виду в різних екотопах (біогеоценозах) можуть мати сутнісні відмінності і визначати різні стани виду: довготривалий оптимум, біляоптимальний, білянижньоекстремальний, біляверхньоекстремальний.

Конфігурація екологічних просторів виду та його ніші змінюється відповідно до вимог, потреб та реакцій відносно факторів і ресурсів середовища, тобто вони розширюються чи звужуються в онтогенезі або необоротно блокуються в своїх певних проявах. Крайні точки обмежують поля пульсації виду, але не багатоваріантність їхніх комбінацій. Координати екологічної ніші пояснюються як сукупність градієнтів (точок) на осі кожного фактора.

Вид здатний «рухатися» в багатовимірному просторі ніші на фоні свого онтогенезу та динаміки умов і навіть виживати на межах нижнього та верхнього порогів (критичних точок) свого існування за всіма чи окремими факторами та ресурсами. Чутливість організмів щодо факторів або ресурсів середовища (температур, вологості, живлення, освітлення) екологічно та онтогенетично багатфакторно обумовлена. Положення виду на осях градієнтів різних екологічних факторів є мінливим, нестабільним. Тому екологічна ніша є пульсуючою структурою в межах багатовимірного потенціального простору виду.

Кожен вид активний у багатовимірному просторі екологічної ніші – він створює цей простір за багатьма його параметрами. Екологічна ніша є специфічною системою, у межах якої можуть діяти нішествірні і нішеруйнуючі фактори, проявлятися хаос і певні закономірності.

Перстворення ніш – це взаємообумовлений процес розвитку угруповання та виду, котрий веде до прояву потенцій поліморфізму виду, селективної цінності алелів і генотипів. Заміщення та складна обумовленість екологічних факторів може в деяких випадках забезпечити існування виду за межами критичних точок. Не всі параметри екологічної ніші однаково змінюються видом. Є фактори позаземного та глобального характеру, дії яких певним чином фіксовані відповідно до конкретної зони чи локусу планети та майже не змінюються в біотичному середовищі. На різних етапах онтогенезу вид може існувати в межах різних градієнтів одного й того ж фактора, наприклад температур, вологості, елементів живлення.

Екологічний простір угруповання можна уявляти не тільки як теоретичну абстракцію, а й як матеріальну об'ємну динамічну систему, котра визначається складом, зв'язками, функціями живих організмів, сукупністю тіл і факторів неживої природи, а також полів і сфер, які формують це угруповання. Екологічний простір угруповання виражається фізичним, хімічним, біотичним середовищами та їхнім поширенням за межі цього угруповання, взаємолонання з іншими угрупованнями. Він може бути мозаїчним, включати локуси чи біохори різної природи.

Один і той же вид залежно від онтогенетичного стану може виконувати різні функції в одному або в різних угрупованнях, як, наприклад, метелики, жуки, комарі та їх личинки. Зміни екологічних функцій виду обумовлені як онтогенетично, так і екологічно. Екологічна обумовленість залежить від внутрішньо- та зовнішньогенетичних причин, включаючи нестабільність абіотичного середовища та біотичних зв'язків.

Нормою існування та тривалого утримання виду в угрупованні є його інтеграція в оптимальний або біляоптимальний для нього об'єм внутрішньопопуляційних та міжпопуляційних взаємовідносин, адаптацій і мінливості відповідно до конкретних градієнтів екологічних факторів, простору угруповання, тобто зайняття чи освоєння екологічної ніші. Отже, *ніша є один із варіантів екологічного простору виду*, який реалізується в угрупованні на фоні загальноценотичної, онтогенетичної, сезонної, річної, багаторічної обумовленості. Інтегральне реагування виду та його середовищевірна роль в угрупованні можуть звужувати чи розширювати його позиції за межі (більше чи менше) критичних точок і сили дії на нього певного або певних екологічних факторів.

*Екологічна сутнісна сила організму чи виду* визначається їхньою активністю: специфічним середовиществоренням, місцем у складі, будові та взаємозв'язках угруповання, інтенсивністю розмноження, темпом розвитку і тривалістю життя, межами витривалості, пластичності та поширення, діапазоном впливу на інші види, специфічним збідненням, збагаченням свого індивідуального та загального середовища угруповання в процесі життя та посмертного розкладання.

Динаміка екологічних ніш відзначається зміною їхніх координат в багатовимірному просторі біологічного виду на осях екологічних факторів і ресурсів залежно від їхнього сприймання, споживання та онтогенетично, екологічно обумовлених реагувань, на які можуть накладатися синергізм, антагонізм або нейтралізм. Суміщення та взаємопроникнення ніш є неповним, неодночасним, дискретним, мозаїчним, динамічним так само, як їхня стереобудова.

*У теорії екологічної ніші слід відзначити:* 1) аутоекотичні та синекотичні критичні точки нижнього та верхнього екстремумів біологічних видів можуть не збігатися; 2) позиція (точка, координата) виду на кожній з осей екологічних факторів або ресурсів є відповідною загальному онтогенетичному та функціональному стану біологічного виду; 3) за певних умов позиції виду можуть виходити за межі критичних точок на осях екологічних факторів і ресурсів; 4) екологічні валентності виду можуть розширюватися або звужуватися чи бути відносно стабільними в онтогенезі.

Екологічні ніші біологічних видів мають таксономічну та екоморфічну специфіку, вони, як феномени існування біологічних видів, потребують глибокого осмислення в синтетичній теорії еволюції.

Дискретність екологічного простору угруповання визначається насамперед його різноякісними складовими компонентами-тілами живої, біокосної та косної природи.

Екологічна ніша – це частина екологічного простору угруповання, що виражається рядом мінливих станів, у яких здатний утримуватися вид; екологічна ніша формується за участю виду і має вираз у гомологічних рядах екологічних ситуацій, залежних від сезонної та річної динаміки угруповання.

Імовірнісні стереоконттури екологічної ніші визначаються точками на осях градієнтів сутнісних і несутнісних факторів і ресурсів. Коли фактор не діє, зникає або консервується, або організм уникає його, мігруючи, то ніша цього організму чи виду кардинально змінює свою конфігурацію. Екстраполяція з математики в екологію поняття «багатовимірний простір» для визначення екологічної ніші дозволило сформулювати достатньо плідну і загально визнану концепцію, у надрах якої виявляються цілком очевидна її відносність та певна абстрактність, які потребують переосмислення та доповнення. *Геометрична модель* багатовимірного простору біологічного виду має бути модифікована відповідно до її екологічного змісту.

#### 1.4 АСПЕКТИ ЗАГАЛЬНОЇ ТЕОРІЇ ЕКОЛОГІЧНОЇ НІШІ

У широкому розумінні екологічна ніша може бути представлена рядом неальтернативних визначень, які окреслюють усі аспекти її об'єктивної багатогранності.

*Екологічна ніша* – це:

– комплекс явищ і процесів, який складається в екосистемі за участю виду та забезпечує йому певні межі для реалізації екологічного, генетичного потенціалів і описується рядом мінливих станів, у яких здатний утримуватися вид, і має вираз у гомологічних рядах ситуацій, залежних від сезонної та річної динаміки угруповання;

– сукупність перемінних величин, градієнтів екологічних факторів і ресурсів, яка інтегрується на основі своїх взаємодій, середовищевітної та саморегулювальної діяльності виду;

– реалізовані потенції виду в певному екоотопі по наявному комплексу факторів, з усіма можливостями різного суміщення, синергізму, антагонізму, заміщення, нейтралізму факторів і ресурсів, які потребує та які витримує вид;

– максимально можливий об'єм екологічного простору угруповання, що може займати, проте цього не завжди досягає вид, унаслідок блокування його розвитку іншими видами та абіотичним, біокосним середовищем.

Екологічна ніша – це сутнісна сила, активність нішеформуючого виду при зовнішньому середовищевтворенні. Екологічна ніша не є стабільним відділом екологічного простору угруповання: вона варіює залежно від станів виду та угруповання. Екологічна ніша виду є місцем в сітвовій структурі екосистеми, а екологічна ніша екосистеми – в екосистемах більш високих рангів. Вона не тільки внутрішньоекосистемна сутність: є види, ніші яких пов'язані з багатьма екосистемами. Екологічна ніша будь-якого біологічного іду має індивідуальні спектри екологічних факторів і ресурсів, які постійно змінюються, формуючи в кожний конкретний момент нові комбінації. Безсумнісно, що градієнти чутливості індивідів, видів коливаються на фоні взаємодій, інтегрування екологічних факторів і ресурсів, життєдіяльності та розвитку

сприятим. Екологічні спектри угруповань відбивають потенціал екологічного фактору в забезпеченні того або іншого числа ніш певних видів.

*Теорія екологічної ніші* включає пошуки та осмислення: 1) ролі генотипу в реакціях і адаптаціях; 2) характерних рис фенотипу; 3) потенційних можливостей виду та угруповання; 4) таксономічних і екоморфних спектрів біогеоценозів.

Знаходження конкретними факторіально-ресурсними показниками, серед яких якийсь, якіс або багато з них, на думку деяких дослідників, є основними рушійними життєдіяльності, розвитку та взаємин організмів не завжди є виправданим і правомірним, тому що може не відповідати станам і потребам організмів у всій їхній об'єктивно існуючій множині.

Відповідно до реального факторіально-ресурсного стану будь-якого біологічного виду в екосистемі логічно припустити нульовий рівень забезпеченості (відсутність її), внаслідок чого сприймання факторів або споживання ресурсів можна розглядати як атрибутивну властивість виду, або гнототипність, яка не може бути реалізована при будь-якому рівні потреб. Така ситуація, що можлива або об'єктивно існуюча в біогеоценозі для певного виду щодо якогось фактора чи ресурсу, дозволяє виділити особливий клас екологічних ніш, у якому тиши характеризуються на основі відсутності забезпечення, але при всіх інших існуючих критеріях визначення.

Наявність потреб, здатності до сприймання факторів і споживання ресурсів і екологічна обумовленість такого стану при відсутності забезпечення може виявлятися як тимчасова, періодична чи випадкова ситуація, що переводить біологічний вид у недіяльний, латентний стан або близький до нього чи обумовлює міграцію, загибель.

Формалізовано типи екологічних ніш можуть виражатися в комбінації різних рівнів потреб, здатності до сприймання факторів і споживання ресурсів та різного ними забезпечення. Потреби організмів щодо сприймання факторів, споживання ресурсів окреслюються періодами різних рівнів потреб та нульового рівня в типологічній періодичній системі ніш (Шанда, 1987). Сутнісно теоретичне нульове забезпечення, нульові потреби можуть комбінуватися з різними рівнями здатності до споживання.

Екологічна ніша є інтегративним цілим, тому що вона може розширювати або звужувати простір (окреслений амплітудами) індивіду, популяції, виду щодо певного екологічного фактора, ресурсу або їхніх сукупностей. У проблематиці екологічної ніші слід визначати не аутоекологічну чи синекологічні амплітуди (Воронов, 1963), а синекологічний об'єм як реалізовану екологічну нішу. При цьому можуть бути дво- або багатобічне приростання чи спадання таких об'ємів. На певних стадіях онтогенезу стан ніші одного і того ж виду може змінюватися у факторіальних і ресурсних потребах і спеціалізаціях.

Об'ємно-просторові уявлення про ніші виявляються в судженнях щодо незайованості або наявності вільних ніш. Ніші не можуть бути порожніми

або вільними, поки в угруповання не проник вид, здатний освоїти частину його екологічного простору в процесі своєї активності. Генотипічний потенціал індивіду чи виду може реалізуватися в умовах різного їхнього положення на осях екологічних факторів, не обов'язково оптимальних.

*В аксиоматиці теорії екологічної ніші* відзначимо: 1) ніша не вичерпує всіх можливостей виду; 2) вид може існувати в угрупованні за рахунок заміщення лімітуючих факторів; 3) для виду суттєвими є умови, що наближаються до оптимальних; 4) екологічні ніші одного і того ж виду в різних угрупованнях відзначаються якісною специфікою та різними кількісними виразами; 5) екологічна ніша виду не завжди окреслює можливості всіх його популяцій; 6) ареал виду включає варіації його екологічних ніш; 7) екологічні ніші популяцій існують у межах інтегральної видової ніші; 8) внутрішньопопуляційна гетерогенність визначає індивідуальні варіації ніш у межах градієнтів екологічних факторів та екологічних валентностей популяції; 9) якщо зміна адаптаційних можливостей виду не відповідає динаміці умов угруповання, то вид елімінується з нього; 10) екологічна ніша певним чином виражає просторово-часову континуальність популяції, виду, угруповання; 11) ніш, які не сумішаються, не існує; 12) суміщення чи взаємопроникнення ніш є закономірністю структури угруповань; 13) в угрупованнях утримуються ті види, поліморфність яких зберігає резерви адаптацій до змін середовища; 14) види, котрі не дають спалахів поліморфізму при зміні умов та не еволюціонують, елімінуються з угруповань; 15) стійкість виду залежить від відповідності його екологічних амплітуд екологічним; 16) критичні точки факторів екотопу можуть обмежувати існування виду; 17) адаптивні можливості виду генотипічно обумовлені та не використовуються до кінця; 18) вид може займати різні об'єми екологічного простору угруповання на фоні внутрішньопопуляційних та міжпопуляційних взаємовідносин, адаптацій і мінливості, відповідно до конкретних градієнтів екологічних факторів; 19) ніша може перебудовуватися під впливом зовнішніх, позаекосистемних, внутрішньоекосистемних та внутрішньонішових факторів; 20) уявлення про екологічні ніші включають теорію взаємодій у живій природі, оскільки біотичне середовище, як система взаємозв'язків багатьох видів, є невід'ємною умовою їхнього існування; 21) в угрупованні здатні співіснувати тільки ті види, негативна взаємодія або однобічні негативні впливи яких не захоплюють їхніх критичних періодів росту та розвитку або певним чином компенсуються чи уникаються.

Теорію екологічної ніші слід доповнити онтогенетичними аспектами: мігруючі форми та види, з повним перетворенням в онтогенезі, можуть перебувати в різних екологічних нішах або в різних зонах однієї екологічної ніші. Один і той же вид залежно від онтогенетичного стану може виконувати різні функції в одному або різних угрупованнях (наприклад: метелики, жуки та їхні личинки). Зміни екологічних функцій виду можуть бути обумовлені як онтогенетично, так і екологічно. Екологічна обумовленість залежить від

внутрішньо- та зовнішньоекологічних причин, включаючи нестабільність абіотичного середовища та біотичних зв'язків. Збіг ніш може змінюватися в онтогенезі. Метелики через личинкову листоїдну стадію після метаморфозу переходять на зовсім іншу форму фітофагії. Отже, один і той же вид може мати різні трофічні ніші в процесі онтогенезу, зі зміною зв'язків.

Теорія екологічної ніші значною мірою захоплена проблематикою негативних явищ при збігу ніш, конкуренції, але практично не опрацьованими є проблеми синергізму, нейтралізму та позитивних взаємодій. На наш погляд, цілком доцільно ставити під сумнів багаторазово обговорювану проблему збігу екологічних ніш тому, що він ніколи не може бути повним і пов'язаний з одним, двома або декількома факторами чи ресурсами середовища, що спільно використовується двома або більшою кількістю організмів або популяцій. Суміщення екологічних ніш окремих видів не завжди є негативним – різні хижаки можуть відловлювати різних тварин у гетерогенних популяціях. *Відмітимо також, що:* 1) конкуренцію неможливо відчлунити від інших впливів і взаємодій, у тому числі позитивних і нейтралізму; 2) можливо, що присутність одного виду включає механізм користання того чи іншого фактора чи ресурсу другим видом; 3) суміщення ніш може бути «вигідне» видам однобічно чи взаємно; 4) взаємодії видів можуть мати різні ефекти; 5) реакції видів можуть скривлюватися різними факторами; 6) у біотичному підпросторі ніші важливим є співжиття, нейтралізм, симбіоз, а не антагонізм; 7) є різні варіації та комбінації нейтралізму, антибіозу та симбіозу взаємодіючих видів у статичній та динамічній; 8) одним із законів співжиття є незбігання в часі та просторі певних максимальних потреб видів, тобто уживаються ті форми, максимуми потреб яких не збігаються; 9) у взаємодії двох і більшої кількості видів можуть бути ситуації, коли ніша одного виду суміщена з багатьма нішами і цей стан може змінюватися за напрямом і формою або нейтралізуватися; 10) об'єми збігу ніш і взаємодій можуть бути різними та змінюватися; 11) різні типи взаємодій у використанні середовища живими організмами є об'єктивною реальністю живої природи; 12) негативні, позитивні дії та взаємодії, різні реакції, нейтралізм властиві видам на фоні факторів середовища з їхнім безпосереднім контактуванням або без нього при збігу та не збігу в часі; 14) усі види угруповання розвиваються в напрямку реалізації своїх потенцій росту, розвитку, розмноження, чисельності, експансії, міграції, розповсюдження в межах простору угруповання та поза ним; 15) для факторіальної системи ніші характерними є: а) невизначеність і неоднозначність факторів та їхніх градієнтів; б) інтеграція факторів з їхніми незаміщенням, накладанням, компенсацією, підсиленням, нейтралізацією; в) різні системно чи інтегративно обумовлені реакції індивіду, популяції, виду; 17) у балансі угруповань є види, які ніколи не реалізують значної потенціальної, генетично та екологічно можливої чисельності та адаптованості.

Екологічна ніша як об'єкт теоретичного осмислення у фундаментальній екології відзначається такими ознаками, як: 1) специфічність; 2) складність; 3) об'ємність; 4) певна відчленованість в екологічному просторі угруповання; 5) багатозначна обумовленість.

Властивостями екологічної ніші є: 1) дискретність; 2) значна різноякісність складових; 3) зовнішнє та внутрішнє середовищєтворення; 4) динамічність складових; 5) здатність до зміни об'єму та стерєобудови.

Теорія екологічної ніші безпосередньо пов'язана з уявленнями про сїтьову мережисту структуру життя, що слід розглядати з позицій багатобічних взаємодій організмів. Трофічні ланцюги та сїті, біохімічні ланцюги та сїті відбивають багатобічні трофічні та хімічні зв'язки. Є ланцюги та сїті взаємообумовленого існування. У такій системі взаємозалежностей можуть бути лімітуючі ланки чи фактори. Слід також відзначити, що ланцюги та сїті взаємозв'язків – це багатоступінчасте передавання позитивних та негативних впливів, яке може змінюватися при збереженні певного стану системи чи його змінах. Слабкі ланки в трофічних сїтях можуть призводити до змін фаготрофії та трофічної спеціалізації. Одні і ті ж організми (індивіди), популяції, види можуть бути компонентами різних угруповань. Трофічні сїті можуть бути значно ширші, ніж біогеоценотичні, захоплювати урочища (комплекси біогеоценозів), цілі або й різні біоми. Наприклад, хижі птахи в степовому ландшафті можуть «контролювати» природні, природно-антропоїні урочища та різні культурбіогеоценози. Отже, екологічні ніші окремих видів є місцем у трофічній сїтьовій структурі не окремого біогеоценозу, а взагалі їхніх комплексів. Рухливі види, фаготрофи взагалі, та особливо хижаки, вписуються в трофічні сїті надутруповань різних рангів: їхні переміщення визначаються здобуванням їжі.

Екологічні амплітуди будь-якого біологічного виду щодо того чи іншого фактора чи ресурсу характеризують загалом багатовимірний простір цього виду. Ю. Одум (1975), доповнюючи «закон» толєрантності, відмітив: 1) організми можуть мати широкий діапазон толєрантності щодо одного фактора та вузький діапазон щодо другого; 2) організми з широким діапазоном толєрантності за всіма факторами звичайно найбільш широко поширені; 3) якщо умови щодо одного екологічного фактора неоптимальні для виду, то це може звужити діапазон толєрантності щодо інших екологічних факторів; 4) у природі організми дуже часто існують в умовах, не відповідних оптимальному значенню того чи іншого фізичного фактора, визначеного в лабораторії; 5) період розмноження є звичайно критичним: багато факторів середовища стають лімітуючими. Межі толєрантності для насіння, яєць, ембріонів, проростків і личинок значно вужчі, ніж для дорослих рослин і тварин.

*Як закономірності екологічної ніші ми виділяємо таке:* 1) екологічні потреби, реакції, толєрантність будь-якого виду щодо сприймання певних факторів та споживання ресурсу мають відповідати об'єму екологічного простору екотопу з ефектами скривлення, суміщення, компенсації, замі-



щення, інтеграції; 2) стійкість виду в угрупованні сутнісно залежить від відповідності спектру його екологічних амплітуд екологічним: вид може утримуватися в екоотопі, якщо його критичні точки не виходять за межі екстремумів будь-якого екоотопічного фактора або цей фактор заміщується чи невідповідність виду екоотопу визначається несуттєвими для нього факторами та ресурсами в той чи інший період функціонування; 3) ритм активності видів має збігатися з оптимальним для нього ритмом умов екоотопу; 4) потенційна адаптивність, можливості виду в екосистемі не використовуються до кінця, що може бути умовою збереження його при сукцесіях в активному чи латентному станах; 5) ніші генетично та екологічно близьких видів відзначаються гомологічністю екологічних спектрів і адаптацій.

Еволюційно екологічні ніші в угрупованнях сформувалися так, що біологічні види примножували: 1) здатність максимально використовувати ресурси та фактори угруповання; 2) адаптованість і витривалість; 3) можливості утримувати свої екологічні позиції; 4) розвиватися в напрямку реалізації екологічного та генетичного потенціалів.

### 1.5 ЕЛЕМЕНТИ ФАКТОРІАЛЬНО-РЕСУРСНОЇ СУТНОСТІ ТА ПЕРІОДИЧНА СИСТЕМА ЕКОЛОГІЧНИХ ПІШ

Екологічна ніша є об'єктивним явищем існування, функціонування та розвитку будь-якого організму, популяції та виду (загалом) у межах певного біогеоценозу. Вона може характеризуватися як процес, тому що є динамічною сукупністю ендо- та екзогенних (цено- та позаценотичних явищ і процесів), середовиществорення та середовищекористування організму, популяції та виду.

Екологічний простір угруповання організмів як абстрактна та реальна сутність, функцією котрої є забезпечення існування (ніш) біологічних видів, безсумнівно, слід пов'язати з уявленнями В. М. Маркова (1962), який у 1938 р. визначав усю сукупність ценотичних умов як екологічний об'єм, а число видів, нормально (оптимально) існуючих в угрупованні, – як видову ємність.

І. Г. Смельяпов (1984) під ємністю середовища розумів увесь його енергетичний запас, перетворений у ресурси. Р. Рікклефс (1979) ємність середовища вважав числом особин, потреби яких забезпечуються його ресурсами. Зауважимо, що ресурси можуть мати не тільки енергетичну функцію (повітря, вода тощо є ресурсами малоенергетичними). Існування виду пов'язане не тільки з ресурсами, але й з факторами середовища: наявність ресурсів живлення може блокуватися в споживанні освітленням або температурою тощо. Не всі фактори та ресурси, як явища та процеси, можуть не бути полями прямих або опосередкованих взаємодій організмів (фізичні поля, рівень сонячної активності, радіаційний фон, температура, тиск атмосфери чи гідросфери), але впливати на їхні формування та розвиток.

У загальноекологічному розумінні ресурси – це тіла неживої та живої природи, їхні біокосні похідні, хімічні елементи та сполуки, що визначають склад організмів, енергія (фізичні поля, випромінювання). Вони залучають у процеси життєдіяльності також простір і час, тобто екзогенні та ендогенні явища, процеси, ритми, що забезпечують існування та еволюцію організмів.

Фактори, як поняття, що характеризує певну однопричинну силу існування організмів як підпорядковану, можуть включати ресурси, тобто те, що споживається, використовується: елементи побудови тіла та забезпечення потреб і активності в середовищі. Біологічні види є одночасно факторами та ресурсами в біотичній системі біогеоценозу.

Факторіально-ресурсний об'єм угруповання організмів є середовищем, у якому інтегруються абіотичні, біокосні, біотичні (наявність і активність видів) фактори та ресурси.

Будь-який біологічний вид в угрупованні визначається видоспецифічним факторіально-ресурсним об'ємом (ценотичною часткою, виділом, які визначають вихідні умови його існування) та своєю активністю, що може розширювати або звужувати цей об'єм за рахунок специфічного видового середовиществорення.

Екологічний або факторіально-ресурсний об'єм угруповання є обмеженим і забезпечує тільки певну його таксономічну та екоморфічну ємність, тобто видову чисельність та екоморфічний склад, за будь-якою системою екоморф. На фоні цієї обмеженості можна визначити існування в угрупованні тих організмів, факторіально-ресурсні потреби котрих є видоспецифічними чи неспецифічно розподілені в угрупованні в його просторовій і функціональній організованості. Визначальною основою взаємообумовленого існування організмів є просторово-часовий незбіг їхніх потреб і рівнів споживання ресурсів або сприймання життєво важливих факторів.

Оперування в реальних ситуаціях і в різних моделях біогеоценозів конкретними факторіально-ресурсними показниками, коли серед них якийсь або якісь, на думку деяких дослідників, є основними рушіями активності та взаємин організмів, не завжди може бути виправданим, тому що може не відповідати об'єктивним станам, потребам організмів, рівням споживання ресурсів у всій їхній об'єктивній множинній обумовленості.

Факторіально-ресурсна ніша будь-якого біологічного виду (організму) обумовлена індивідуальною генотипічною нормою реакції (активністю) та ценотичними умовами.

Запити та потреби організмів щодо забезпечуючих їхнє існування факторів і ресурсів складають ценотично, онтогенетично та хроноекологічно (біоритмологічно) залежні ланцюги від нульових до видоспецифічних максимальних значень на фоні всього об'єктивного комплексу активних, неактивних у певні періоди, індиферентних чинників і біотичних умов з явищами та процесами міжорганізменних антагонізму, синергізму, нейтралізму.

Сприймання, споживання та використання факторів і ресурсів під впливом абіотичних, біотичних факторів і етапів онтогенезу є видоспецифічними.

Ніші біологічних видів з їхніми позиціями або стапами факторіально-ресурсного використання, активності та адаптивності в екологічному просторі угруповання організмів є різними. Стани біологічних видів (Голдовський, 1977) в угрупованнях характеризуються повною життєдіяльністю та високою реактивністю (біоз) (Мыцьк, 1998), обмеженою життєдіяльністю та зниженою реактивністю (гіпобіоз), відсутністю життєдіяльності та реактивності (анабіоз) і перехідним періодом, з відсутністю реактивності, від життєдіяльності до її припинення (мезабіоз). Ці стани відзначаються різними факторіально-ресурсними потребами, рівнями їхнього сприймання та споживання, комбінування яких на основі принципів кола чи нерівнобічного багатокутника дозволяє будувати типологічні періодичні системи екологічних ніш і їх суміщень при взаємодіях видів у їхній статистиці та динаміці.

Е. Піанка (1981) відмітив, що ідея створення періодичних таблиць екологічних ніш, на зразок періодичної системи хімічних елементів Д. І. Менделєєва, ускладнюється великим числом вимірів і їхньою неперервністю. Деякі трофічні характеристики ніш дозволили Е. Піанці (1981, с. 293, рис. 7.16) побудувати спрощену «періодичну» систему, де первинні продуценти та різні консументи пов'язані на основі трофічних зв'язків, у межах континіуму K- і R-відбору. Створення формалізованих типологічних періодичних систем екологічних ніш є їхньою систематизацією, визначеннями на основі періодичності їхніх критеріїв та екологічної обумовленості.

*Установлення типів ніш* залежить від періодичності комбінування рівнів потреб, забезпечення та сприймання факторів і споживання ресурсів.

Розчленування та деталізація факторів і ресурсів у їхній невизначено великій сукупності як усього того, що обумовлює екологічний простір виду, є достатньо складним, певним чином умовним, але необхідним оперативним засобом для поглиблення теорії екологічної ніші.

У теорії екологічної ніші відповідно до певних абстрагування та формалізації *факторіально-ресурсну періодичну типологічну систему* піп можна будувати на основі критеріїв потреб –  $D$  (*demand*), споживання –  $C$  (*consumption*), забезпечення –  $G$  (*guarantee*), обумовленості –  $F$  (*factor*).

Потреби ( $D$ ) у факторах і ресурсах будь-якого виду (організму) можуть бути різними в певні періоди існування (онтогенетичні, сезонні) від нульових ( $d_0$ ) до градуйованих у ряді  $d_1 - d_2 - d_3$  (малі, середні, великі). Споживання ( $C$ ) може бути відсутнім ( $c_0$ ) або відповідно градуйованим за подібними рівнями  $c_1 - c_2 - c_3$ . Забезпечення ( $G$ ) може бути низьким ( $g_1$ ), середнім ( $g_2$ ), достатнім ( $g_3$ ). Теоретично можлива відсутність забезпечення ( $g_0$ ) не може вписатися в систему потреб, особливо споживання.

Факторіальна (середовищна) обумовленість ( $F$ ) потреб, забезпечення, споживання визначається станами: відсутності впливів ( $f_0$ ), слабкою ( $f_1$ ), середньою ( $f_2$ ), сильною ( $f_3$ ) стимуляцією, слабким ( $f_4$ ), середнім ( $f_5$ ), сильним ( $f_6$ ) пригніченням.

У факторіально-ресурсній періодичній (статичній) типологічній системі екологічних ніш (табл. 1.5.1) рівні потреб складають великі періоди, рівні споживання на цьому фоні є підперіодами. Ряди різної обумовленості проходять через періоди потреб і підперіоди споживання в межах кожного періоду і вкладаються в різні періоди забезпечення потреб біологічного виду чи організму.

Споживання ресурсів і особливо сприймання життєво важливих, а також фонових факторів (сонячної та радіаційної активностей, електромагнітних полів, атмосферного тиску) може мати різний характер відносно умов середовища угруповання та етапів онтогенезу. Ця обумовленість визначає (як при повному, так і при недостатньому забезпеченні потреб) нижній, верхній екстремуми (критичні точки) і оптимум споживання чи сприймання.

Періодична типологічна система екологічних ніш показує по-різному обумовлені комбінації потреб, їхнє забезпечення та споживання в стані певного біологічного виду у факторіально-ресурсному об'ємі будь-якого угруповання організмів.

Формалізований підхід у типології екологічних ніш може дати чисто абстрактні та реальні ситуативні їхні формули, коли максимальні потреби збігаються з відсутністю ресурсів і максимальною можливістю споживання. Кожна формула характеризує той чи інший тип статичних екологічних ніш відповідно до критеріїв факторіально-ресурсного стану біологічного виду в екосистемі. Формула  $d_0g_1c_0f_0$  характеризує нішу на фоні: відсутності потреб (щодо того чи іншого фактора або ресурсу ( $d_0$ ) низького, малого забезпечення цими факторами та ресурсами ( $g_1$ ), відсутності їхнього споживання ( $c_0$ ) і сутнісного впливу середовища ( $f_0$ ), формула  $d_1g_2c_1f_0$  визначає нішу з максимальними рівнями потреб, забезпечення, споживання та негативного впливу середовища.

Усі можливі стани екологічної ніші одного виду можуть комбінуватися (суміщатися) зі станом іншого виду при їхніх взаємодіях з відповідними реакціями нейтралізму або антагонізму. Поза такими формалізованими реакціями накладання лежать реальні ситуації одно- або двобічного стимулювання життєдіяльності двох видів або комбінації різних форм (антагонізм, синергізм, нейтралізм) у взаємодіях також трьох і багатьох видів. Збіги потреб двох або більшої кількості видів на фоні їхніх онтогенетичних станів, ценотичної залежності, рівнів забезпечення та різної активності споживання можна виражати різними варіантами суміщення типологічних формул їхніх екологічних ніш.

Незалежно від онтогенетичної обумовленості можна по-різному визначати згідно з періодичною таблицею (табл. 1.5.1) та принципом круга (рис. 1.5.1) суміщення екологічних ніш двох (можливо, більшої) кількості видів, оперуючи (табл. 1.5.2) блоками періодів потреб (D) ( $d_0 - d_1 - d_2 - d_3$ ), рівнів забезпечення (G) ( $g_1 - g_2 - g_3$ ), (C) споживання ( $c_0 - c_1 - c_2 - c_3$ ) при різній факторіальній обумовленості (CF):  $d_0g_1, d_0g_2, d_0g_3, d_1g_1, d_1g_2, d_1g_3, d_2g_1, d_2g_2, d_2g_3, d_3g_1, d_3g_2, d_3g_3$ .



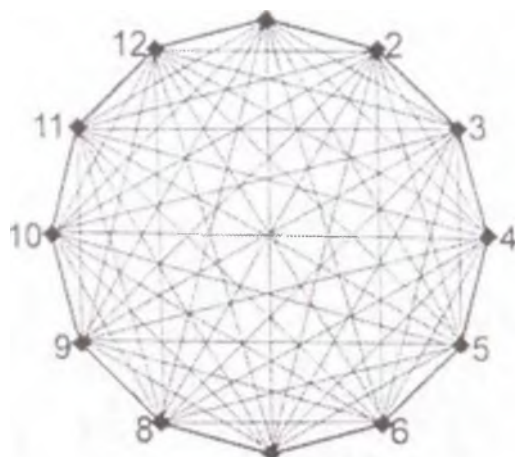


Рис. 1.5.1. Принцип круга для суміщення блоків факторіально-ресурсних типів екологічних ніш двох видів

Таблиця 1.5.2

Блоки формул факторіально-ресурсних типів екологічних ніш, суміщення яких можливе при вивченні взаємодій біологічних видів за принципом круга

		Рівні (D) потреб																		
		d <sub>0</sub>			d <sub>1</sub>			d <sub>2</sub>			d <sub>3</sub>									
Р і з н і  о б у м о з л е н о с т і	f <sub>1</sub> f <sub>2</sub> f <sub>3</sub> f <sub>4</sub> f <sub>5</sub>	1			2			3			4			Р і з н і  з а б е з п е ч е н к я						
	d <sub>0g</sub> CF	d <sub>1g</sub> CF			d <sub>2g</sub> CF			d <sub>3g</sub> CF			g <sub>1</sub>									
	f <sub>1</sub> f <sub>2</sub> f <sub>3</sub> f <sub>4</sub> f <sub>5</sub>	5			6			7				8								
d <sub>0g</sub> CF	d <sub>1g</sub> CF			d <sub>2g</sub> CF			d <sub>3g</sub> CF			g <sub>2</sub>										
f <sub>1</sub> f <sub>2</sub> f <sub>3</sub> f <sub>4</sub> f <sub>5</sub>	9			10			11				12			g <sub>3</sub>						
d <sub>0g</sub> CF	d <sub>1g</sub> CF			d <sub>2g</sub> CF			d <sub>3g</sub> CF				G									
		c <sub>0</sub>	c <sub>1</sub>	c <sub>2</sub>	c <sub>3</sub>	c <sub>0</sub>	c <sub>1</sub>	c <sub>2</sub>	c <sub>3</sub>	c <sub>0</sub>		c <sub>1</sub>	c <sub>2</sub>		c <sub>3</sub>	c <sub>0</sub>	c <sub>1</sub>	c <sub>2</sub>	c <sub>3</sub>	
		Рівні (C) споживання																		

Таблиця 1.5.3

Суміщення факторіально-ресурсних формул екологічних ніш  
двох біологічних видів  $A/B$   
на фоні різних потреб ( $d_0/d_3$ ) і забезпечення ( $g_0/g_3$ )  
при однакових рівнях споживання  
( $c_0 - c_1 - c_2 - c_3$ ) та екологічної обумовленості ( $f_0 - f_1 - f_2 - f_3 - f_4 - f_5 - f_6$ )

		$d_0/d_3$				
$f_1$	$d_0g_1c_0f_0$	$d_0g_1c_0f_0$	$d_0g_1c_0f_0$	$d_0g_1c_0f_0$	$g_1/g_3$	
	$d_3g_3c_0f_0$	$d_3g_3c_1f_0$	$d_3g_3c_2f_0$	$d_3g_3c_3f_0$		
$f_2$	$d_0g_1c_0f_1$	$d_0g_1c_1f_1$	$d_0g_1c_2f_1$	$d_0g_1c_3f_1$		
	$d_3g_3c_0f_1$	$d_3g_3c_1f_1$	$d_3g_3c_2f_1$	$d_3g_3c_3f_1$		
$f_3$	$d_0g_1c_0f_3$	$d_0g_1c_1f_3$	$d_0g_1c_2f_3$	$d_0g_1c_3f_3$		
	$d_3g_3c_0f_3$	$d_3g_3c_1f_3$	$d_3g_3c_2f_3$	$d_3g_3c_3f_3$		
$f_4$	$d_0g_1c_0f_4$	$d_0g_1c_1f_4$	$d_0g_1c_2f_4$	$d_0g_1c_3f_4$		
	$d_3g_3c_0f_4$	$d_3g_3c_1f_4$	$d_3g_3c_2f_4$	$d_3g_3c_3f_4$		
$f_5$	$d_0g_1c_0f_5$	$d_0g_1c_1f_5$	$d_0g_1c_2f_5$	$d_0g_1c_3f_5$		
	$d_3g_3c_0f_5$	$d_3g_3c_1f_5$	$d_3g_3c_2f_5$	$d_3g_3c_3f_5$		
$f_6$	$d_0g_1c_0f_6$	$d_0g_1c_1f_6$	$d_0g_1c_2f_6$	$d_0g_1c_3f_6$		
	$d_3g_3c_0f_6$	$d_3g_3c_1f_6$	$d_3g_3c_2f_6$	$d_3g_3c_3f_6$		
		$c_0$	$c_1$	$c_2$	$c_3$	

Періодична факторіально-ресурсна система екологічних ніш може бути також представлена відповідно до онтогенетичної обумовленості як онтогенетично-функціональна, у якій усі періоди, підперіоди та ряди формул нішів мають певну онтогенетичну характеристику.

### ЗСУВИ РАМОК

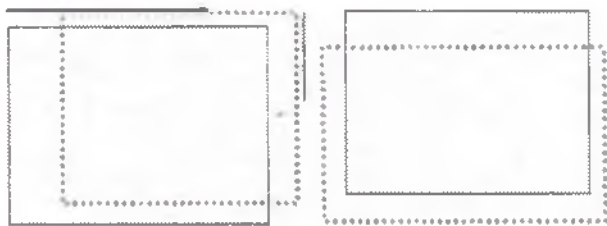


Рис. 1.5.2. Варіанти суміщення блоків формул екологічних ніш

Онтогенетично-функціональні типологічні періодичні системи екологічних ніш відображають один зі станів функціонування, активності біологічного виду, організму (споживання ресурсів, сприймання факторів) на фоні онтогенетичних етапів (стадій) організмів: ювенільного ( $J$ ), репродук-

тивного ( $R$ ), сепільного ( $S$ ) та різних рівнів потреб організмів і їхнього забезпечення (табл. 1.5.4, 1.5.5, 1.5.6).

Загалом уся факторіально-ресурсна типологічна періодична система екологічних ніш біологічних видів стосовно кожного з них може бути представлена в  $J-R-S$  або в інших варіантах, тобто відповідно до онтогенетичного стану з різними комбінаціями потреб, забезпечення, споживання, екологічної обумовленості, але ми обмежуємося ілюстрацією окремих блоків та їхніх сумішень.

Таблиця 1.5.4

**Фрагмент онтогенетично-функціонально-типологічної періодичної системи: ювенільний стан ( $J$ ) біологічного виду та обумовленість ( $f_0-f_1-f_2-f_3-f_4-f_5-f_6$ ): потреб ( $d_j$ ), забезпечення ( $g_j$ ), споживання ( $c_0-c_1-c_2-c_3$ )**

Стадія онтогенезу		$d_j$				
$J$	$f_1$	$d_3g_2c_0f_{0j}$	$d_3g_2c_1f_{1j}$	$d_3g_2c_2f_{2j}$	$d_3g_2c_3f_{3j}$	$g_2$
	$f_2$	$d_3g_2c_0f_{1j}$	$d_3g_2c_1f_{2j}$	$d_3g_2c_2f_{3j}$	$d_3g_2c_3f_{4j}$	
	$f_3$	$d_3g_2c_0f_{2j}$	$d_3g_2c_1f_{3j}$	$d_3g_2c_2f_{4j}$	$d_3g_2c_3f_{5j}$	
	$f_4$	$d_3g_2c_0f_{3j}$	$d_3g_2c_1f_{4j}$	$d_3g_2c_2f_{5j}$	$d_3g_2c_3f_{6j}$	
	$f_5$	$d_3g_2c_0f_{4j}$	$d_3g_2c_1f_{5j}$	$d_3g_2c_2f_{6j}$	$d_3g_2c_3f_{7j}$	
	$f_6$	$d_3g_2c_0f_{5j}$	$d_3g_2c_1f_{6j}$	$d_3g_2c_2f_{7j}$	$d_3g_2c_3f_{8j}$	
		$c_0$	$c_1$	$c_2$	$c_3$	

Таблиця 1.5.5

**Фрагмент онтогенетично-функціонально-типологічної періодичної системи: репродуктивний стан ( $R$ ) біологічного виду, рівні обумовленості ( $f_0-f_1-f_2-f_3-f_4-f_5$ ): потреб ( $d_2$ ), забезпечення ( $g_1$ ), споживання ( $c_0-c_1-c_2-c_3$ )**

Стадія онтогенезу		$d_2$				
$R(r)$	$f_1$	$d_2g_1c_0f_{0r}$	$d_2g_1c_1f_{1r}$	$d_2g_1c_2f_{2r}$	$d_2g_1c_3f_{3r}$	$g_1$
	$f_2$	$d_2g_1c_0f_{1r}$	$d_2g_1c_1f_{2r}$	$d_2g_1c_2f_{3r}$	$d_2g_1c_3f_{4r}$	
	$f_3$	$d_2g_1c_0f_{2r}$	$d_2g_1c_1f_{3r}$	$d_2g_1c_2f_{4r}$	$d_2g_1c_3f_{5r}$	
	$f_4$	$d_2g_1c_0f_{3r}$	$d_2g_1c_1f_{4r}$	$d_2g_1c_2f_{5r}$	$d_2g_1c_3f_{6r}$	
	$f_5$	$d_2g_1c_0f_{4r}$	$d_2g_1c_1f_{5r}$	$d_2g_1c_2f_{6r}$	$d_2g_1c_3f_{7r}$	
	$f_6$	$d_2g_1c_0f_{5r}$	$d_2g_1c_1f_{6r}$	$d_2g_1c_2f_{7r}$	$d_2g_1c_3f_{8r}$	
	$f_7$	$d_2g_1c_0f_{6r}$	$d_2g_1c_1f_{7r}$	$d_2g_1c_2f_{8r}$	$d_2g_1c_3f_{9r}$	
		$c_0$	$c_1$	$c_2$	$c_3$	



Таблиця 1.5.6

Фрагмент онтогенетично-функціонально-типологічної періодичної системи: сенільний стан (S) біологічного виду, рівні обумовленості ( $f_0-f_1-f_2-f_3-f_4-f_5$ ); потреб ( $d_1$ ), забезпечення ( $g_3$ ), споживання ( $c_0-c_1-c_2-c_3$ )

Стадія онтогенезу		$d_1$				
S(s)	$f_1$	$d_1g_3c_0f_0s$	$d_1g_3c_1f_0s$	$d_1g_3c_2f_0s$	$d_1g_3c_3f_0s$	$g_3$
	$f_2$	$d_2g_1c_0f_1r$	$d_1g_3c_1f_1s$	$d_1g_3c_2f_1s$	$d_1g_3c_3f_1s$	
	$f_3$	$d_2g_1c_0f_2r$	$d_1g_3c_1f_2s$	$d_1g_3c_2f_2s$	$d_1g_3c_3f_2s$	
	$f_4$	$d_2g_1c_0f_3r$	$d_1g_3c_1f_3s$	$d_1g_3c_2f_3s$	$d_1g_3c_3f_3s$	
	$f_5$	$d_2g_1c_0f_4r$	$d_1g_3c_1f_4s$	$d_1g_3c_2f_4s$	$d_1g_3c_3f_4s$	
	$f_6$	$d_2g_1c_0f_5r$	$d_1g_3c_1f_5s$	$d_1g_3c_2f_5s$	$d_1g_3c_3f_5s$	
	$f_7$	$d_2g_1c_0f_5r$	$d_1g_3c_1f_6s$	$d_1g_3c_2f_6s$	$d_1g_3c_3f_6s$	
		$c_0$	$c_1$	$c_2$	$c_3$	

Будь-які блоки типологічної періодичної онтогенетично-функціональної системи екологічних ніш можуть бути суміщені між собою, відображаючи можливі взаємодії двох біологічних видів на фоні їхніх одного або різних онтогенетичних станів (табл. 1.5.7, 1.5.8).

Таблиця 1.5.7

Суміщення екологічних ніш двох видів А / В на фоні одного, S-онтогенетичного, періоду (сенільний стан), різних потреб ( $d_0/d_3$ ), різного забезпечення ( $g_1/g_3$ ), рівнів споживання ( $c_0-c_1-c_2-c_3$ ) і факторіальної обумовленості ( $f_0-f_1-f_2-f_3-f_4-f_5-f_6$ )

Стадія онтогенезу		$d_0$				
S/S	$f_0$	$d_0g_1c_0f_0s$	$d_0g_1c_0f_0s$	$d_0g_1c_0f_0s$	$d_0g_1c_0f_0s$	$g_1$
		$d_3g_3c_0f_0s$	$d_3g_3c_1f_0s$	$d_3g_3c_2f_0s$	$d_3g_3c_3f_0s$	
	$f_1$	$d_0g_1c_0f_1s$	$d_0g_1c_1f_1s$	$d_0g_1c_2f_1s$	$d_0g_1c_3f_1s$	
		$d_3g_3c_0f_1s$	$d_3g_3c_1f_1s$	$d_3g_3c_2f_1s$	$d_3g_3c_3f_1s$	
	$f_2$	$d_0g_1c_0f_2s$	$d_0g_1c_1f_2s$	$d_0g_1c_2f_2s$	$d_0g_1c_3f_2s$	
		$d_3g_3c_0f_2s$	$d_3g_3c_1f_2s$	$d_3g_3c_2f_2s$	$d_3g_3c_3f_2s$	
	$f_3$	$d_0g_1c_0f_3s$	$d_0g_1c_1f_3s$	$d_0g_1c_2f_3s$	$d_0g_1c_3f_3s$	
		$d_3g_3c_0f_3s$	$d_3g_3c_1f_3s$	$d_3g_3c_2f_3s$	$d_3g_3c_3f_3s$	
	$f_4$	$d_0g_1c_0f_4s$	$d_0g_1c_1f_4s$	$d_0g_1c_2f_4s$	$d_0g_1c_3f_4s$	
		$d_3g_3c_0f_4s$	$d_3g_3c_1f_4s$	$d_3g_3c_2f_4s$	$d_3g_3c_3f_4s$	
	$f_5$	$d_0g_1c_0f_5s$	$d_0g_1c_1f_5s$	$d_0g_1c_2f_5s$	$d_0g_1c_3f_5s$	
		$d_3g_3c_0f_5s$	$d_3g_3c_1f_5s$	$d_3g_3c_2f_5s$	$d_3g_3c_3f_5s$	
$f_6$	$d_0g_1c_0f_5s$	$d_0g_1c_1f_5s$	$d_0g_1c_2f_5s$	$d_0g_1c_3f_5s$		
	$d_3g_3c_0f_6s$	$d_3g_3c_1f_6s$	$d_3g_3c_2f_6s$	$d_3g_3c_3f_6s$		
		$c_0$	$c_1$	$c_2$	$c_3$	

Суміщення екологічних ніш двох видів А / В  
на фоні різних онтогенетичних періодів – репродуктивного (R)  
та ювенільного (J), різних потреб ( $d_1/d_3$ ), забезпечення ( $g_2/g_3$ ),  
рівнів споживання ( $c_0 - c_1 - c_2 - c_3$ ) і  
факторіальної обумовленості ( $f_0 - f_1 - f_2 - f_3 - f_4 - f_5 - f_6$ )

		$d_1/d_3$						
R/J	$f_0$	$d_0g_2c_0f_0r$	$d_1g_2c_1f_0r$	$d_1g_2c_2f_0r$	$d_1g_2c_3f_0r$	$g_2/g_3$		
		$d_0g_2c_0f_0j$	$d_1g_2c_1f_0j$	$d_1g_2c_2f_0j$	$d_1g_2c_3f_0j$			
	$f_1$	$d_0g_2c_0f_1r$	$d_1g_2c_1f_1r$	$d_1g_2c_2f_1r$	$d_1g_2c_3f_1r$			
		$d_0g_2c_0f_1j$	$d_1g_2c_1f_1j$	$d_1g_2c_2f_1j$	$d_1g_2c_3f_1j$			
	$f_2$	$d_0g_2c_0f_2r$	$d_1g_2c_1f_2r$	$d_1g_2c_2f_2r$	$d_1g_2c_3f_2r$			
		$d_0g_2c_0f_2j$	$d_1g_2c_1f_2j$	$d_1g_2c_2f_2j$	$d_1g_2c_3f_2j$			
	$f_3$	$d_0g_2c_0f_3r$	$d_1g_2c_1f_3r$	$d_1g_2c_2f_3r$	$d_1g_2c_3f_3r$			
		$d_0g_2c_0f_3j$	$d_1g_2c_1f_3j$	$d_1g_2c_2f_3j$	$d_1g_2c_3f_3j$			
	$f_4$	$d_0g_2c_0f_4r$	$d_1g_2c_1f_4r$	$d_1g_2c_2f_4r$	$d_1g_2c_3f_4r$			
		$d_0g_2c_0f_4j$	$d_1g_2c_1f_4j$	$d_1g_2c_2f_4j$	$d_1g_2c_3f_4j$			
	$f_5$	$d_0g_2c_0f_5r$	$d_1g_2c_1f_5r$	$d_1g_2c_2f_5r$	$d_1g_2c_3f_5r$			
		$d_0g_2c_0f_5j$	$d_1g_2c_1f_5j$	$d_1g_2c_2f_5j$	$d_1g_2c_3f_5j$			
	$f_6$	$d_0g_2c_0f_6r$	$d_1g_2c_1f_6r$	$d_1g_2c_2f_6r$	$d_1g_2c_3f_6r$			
		$d_0g_2c_0f_6j$	$d_1g_2c_1f_6j$	$d_1g_2c_2f_6j$	$d_1g_2c_3f_6j$			
			$c_0$	$c_1$	$c_2$		$c_3$	

**Видоспецифічність потреб і споживання, рівні забезпеченості** цих потреб і споживання є об'єктивними явищами та процесами, варіації та суміщення яких у взаємодіях двох видів є невизначено великими.

При взаємодіях двох або більшого числа видів несутнісна та сутнісна різниця в потребах і рівнях споживання ресурсів, сприймання та використання факторів, реакції на таке споживання та сприймання є генетично видоспецифічними, онтогенетично та пенотично обумовленими. При збігові потреб таксономічно та екологічно, чи тільки екологічно близьких видів, має місце конкуренція. Різна швидкість споживання та використання ресурсу чи фактора виявляється при будь-якому рівні забезпечення. Споживання може бути розведене в часі, тоді його інтенсивність не є сутнісною, але вид (організм), який включається через деякий період, після першого чи перших, може потрапити в несприятливу ситуацію, коли об'єм ресурсів або факторів уже обмежений. Використання ресурсів двома або декількома видами можна описати ситуаціями, коли: 1) потреби та споживання є одночасними; 2) рівні потреб і швидкість використання по-різному комбінуються в часі; 3) у використанні ресурсів послідовно чи одночасно включаються види з однаковими потребами та рівнями споживання.

Споживання одного і того ж ресурсу двома або більшою кількістю видів популяцій або організмів може по-різному складатися щодо максимальних, середніх і мінімальних потреб з відповідними наслідками для їхнього існування. Імовірні випадки збігу потреб у співіснуванні видів в екосистемі можна спрощено, математично звести до певних кінцевих чисел, але екологічний зміст таких комбінацій (з перестановками чи без них) виявляється значно ширшим і глибшим.

Різновариантність збігів потреб (конкуренції) двох видів може по-різному відбиватися на можливостях їхнього співрозвитку та життєдіяльності, при збігу чи незбігу цих потреб у часі, особливо стосовно по-різному відновлюваних чи взагалі невідновлюваних ресурсів абіотичної чи біотичної природи, урівноваженості чи неуврівноваженості об'ємів індивідуального споживання за одиницю часу. Потреби видів щодо певного ресурсу можуть не збігатися взагалі чи по-різному збігатися в своїх виразах, силі та діапазонах: максимумах, середніх і мінімумах вимог. У деяких варіантах комбінування потреб видів *A* і *B* щодо одного ресурсу можна прослідкувати складність взаємин цих видів, абстрагуючись від інших потреб і їхньої обумовленості середовищем, онтогенетичним і фізіологічним станами видів: I. максимуми, оптимуми, мінімуми (амплітуди) потреб двох видів збігаються в межах споживаного ресурсу; II. екологічні валентності видів *A* і *B* щодо споживання певного ресурсу неоднакові: 1) мінімум потреб виду *B* лежить за межами максимуму потреб виду *A*; 2) максимум потреб виду *B* лежить за межами мінімуму потреб виду *A*; 3) мінімум потреб виду *B* збігається з максимумом потреб виду *A*; 4) мінімум потреб виду *A* збігається з максимумом потреб виду *B*; 5) середній рівень потреб виду *B* збігається з максимумом потреб виду *A*; 6) мінімум потреб виду *B* не досягає середнього рівня потреб виду *A*; 7) середній рівень потреб виду *B* збігається з мінімумом потреб виду *A*; 8) максимум потреб виду *B* досягає середнього рівня потреб виду *A*; 9) максимум потреб виду *B* не досягає середнього рівня потреб виду *A*; 10) мінімум потреб виду *B* збігається з середнім рівнем потреб виду *A*; 11) максимум потреб виду *B* збігається з середнім рівнем потреб виду *A*; 12) мінімум потреб виду *B* знаходиться нижче середнього рівня потреб виду *A*; 13) максимум потреб виду *B* знаходиться вище середнього рівня потреб виду *A*; 14) середні рівні потреб видів *A* і *B* збігаються; 15) мінімум потреб виду *B* не досягає мінімуму потреб виду *A*; 16) максимум потреб виду *B* не досягає максимуму потреб виду *A*. Такі комбінації можуть бути ускладненими.

Екологічну нішу біологічного виду також характеризують такі динамічні показники, як швидкість реагування, сприймання, споживання та використання екологічних факторів і ресурсів.

Сприймання факторів чи споживання ресурсу залежить від швидкості, інтенсивності, з якими вид використовує ці фактори чи ресурси.

Відповідно до цього факторіально-ресурсну періодичну типологічну систему екологічних ніш (Шанда, 2007) можна модифікувати, увівши як критерій екологічної обумовленості швидкість. Тоді факторіально-ресурсна типологічна періодична система, яка була статичною (табл. 1), набуває динамічного виразу (табл. 1.5.9) з відповідними типологічними формулами, побудованими на заміні критерію F на критерій V (що надасть можливість показати темп часових змін у сприйманні факторів і споживанні ресурсів ( $v_1$  – повільний,  $v_2$  – середній,  $v_3$  – швидкий)). Динамічність екологічних ніш є їхньою атрибутивною властивістю. Формули  $d_1, g_1, c_1, v_1$  описують незначні рівні потреб і забезпеченості з повільним рівнем споживання. Формули  $d_2, g_2, c_2, v_2$  показують середні рівні потреб, забезпеченості та швидкості споживання тощо.

Приземне повітря та ґрунт (субстрати взагалі) як комплексні ресурси, фактори існування та зони специфічної активності різних біологічних видів є системами, специфічно сформованими діяльністю живих організмів. Функціонування цих систем на фоні невизначеної множини просторово-часових впливів біотичних і абіотичних факторів визначає існування, адаптації, розвиток і еволюцію біологічних видів.

Споживання ресурсів може мати різні вирази. Узагальнено відмітимо, що збіги потреб можуть бути конкурентними та позаконкурентними (безконфліктними). Наявність ресурсу визначає різні рівні споживання залежно від специфіки виду, що потребує цього ресурсу. Теоретично та практично припустимими є ситуації, коли: 1) надмірність ресурсу для обох видів є позаконкурентною; 2) при цій же умові конкурентною; 3) надмірність ресурсу для одного виду є мінімальною для іншого; 4) може бути мінімальна забезпеченість при максимумах потреб обох видів; 5) може бути мінімальна забезпеченість при мінімальних потребах обох видів; 6) мінімальна забезпеченість ресурсом є оптимумом тільки для одного виду; 7) максимальна забезпеченість існує при мінімумах потреб обох видів тощо. Забезпечення ресурсами може бути неоднозначним і таким, де потреби загалом збігаються.

Зонально визначені ресурси та фактори абіотичної природи, біокосні структури та середовищевірні функції організмів забезпечують факторіально-ресурсний об'єм будь-якого біогеоценозу. У ньому, як у надвеликій відкритій системі, має місце постійна рухомість інформації та речовин, односпрямований потік енергії в ланцюгах живлення на основі фото- або хемосинтезу.

Таблиця 1.5.9

Типологічна періодична факторіально-ресурсна динамічна система екологічних піш біологічних видів

V	D																G
	d <sub>0</sub>				d <sub>1</sub>				d <sub>2</sub>				d <sub>3</sub>				
v <sub>1</sub>	d <sub>01</sub> c <sub>0v1</sub>	d <sub>02</sub> c <sub>0v1</sub>	d <sub>03</sub> c <sub>0v1</sub>	d <sub>04</sub> c <sub>0v1</sub>	d <sub>11</sub> c <sub>1v1</sub>	d <sub>12</sub> c <sub>1v1</sub>	d <sub>13</sub> c <sub>1v1</sub>	d <sub>14</sub> c <sub>1v1</sub>	d <sub>21</sub> c <sub>2v1</sub>	d <sub>22</sub> c <sub>2v1</sub>	d <sub>23</sub> c <sub>2v1</sub>	d <sub>24</sub> c <sub>2v1</sub>	d <sub>31</sub> c <sub>3v1</sub>	d <sub>32</sub> c <sub>3v1</sub>	d <sub>33</sub> c <sub>3v1</sub>	d <sub>34</sub> c <sub>3v1</sub>	R <sub>1</sub>
v <sub>2</sub>	d <sub>01</sub> c <sub>0v2</sub>	d <sub>02</sub> c <sub>0v2</sub>	d <sub>03</sub> c <sub>0v2</sub>	d <sub>04</sub> c <sub>0v2</sub>	d <sub>11</sub> c <sub>1v2</sub>	d <sub>12</sub> c <sub>1v2</sub>	d <sub>13</sub> c <sub>1v2</sub>	d <sub>14</sub> c <sub>1v2</sub>	d <sub>21</sub> c <sub>2v2</sub>	d <sub>22</sub> c <sub>2v2</sub>	d <sub>23</sub> c <sub>2v2</sub>	d <sub>24</sub> c <sub>2v2</sub>	d <sub>31</sub> c <sub>3v2</sub>	d <sub>32</sub> c <sub>3v2</sub>	d <sub>33</sub> c <sub>3v2</sub>	d <sub>34</sub> c <sub>3v2</sub>	
v <sub>3</sub>	d <sub>01</sub> c <sub>0v3</sub>	d <sub>02</sub> c <sub>0v3</sub>	d <sub>03</sub> c <sub>0v3</sub>	d <sub>04</sub> c <sub>0v3</sub>	d <sub>11</sub> c <sub>1v3</sub>	d <sub>12</sub> c <sub>1v3</sub>	d <sub>13</sub> c <sub>1v3</sub>	d <sub>14</sub> c <sub>1v3</sub>	d <sub>21</sub> c <sub>2v3</sub>	d <sub>22</sub> c <sub>2v3</sub>	d <sub>23</sub> c <sub>2v3</sub>	d <sub>24</sub> c <sub>2v3</sub>	d <sub>31</sub> c <sub>3v3</sub>	d <sub>32</sub> c <sub>3v3</sub>	d <sub>33</sub> c <sub>3v3</sub>	d <sub>34</sub> c <sub>3v3</sub>	R <sub>2</sub>
v <sub>4</sub>	d <sub>01</sub> c <sub>0v4</sub>	d <sub>02</sub> c <sub>0v4</sub>	d <sub>03</sub> c <sub>0v4</sub>	d <sub>04</sub> c <sub>0v4</sub>	d <sub>11</sub> c <sub>1v4</sub>	d <sub>12</sub> c <sub>1v4</sub>	d <sub>13</sub> c <sub>1v4</sub>	d <sub>14</sub> c <sub>1v4</sub>	d <sub>21</sub> c <sub>2v4</sub>	d <sub>22</sub> c <sub>2v4</sub>	d <sub>23</sub> c <sub>2v4</sub>	d <sub>24</sub> c <sub>2v4</sub>	d <sub>31</sub> c <sub>3v4</sub>	d <sub>32</sub> c <sub>3v4</sub>	d <sub>33</sub> c <sub>3v4</sub>	d <sub>34</sub> c <sub>3v4</sub>	
v <sub>5</sub>	d <sub>01</sub> c <sub>0v5</sub>	d <sub>02</sub> c <sub>0v5</sub>	d <sub>03</sub> c <sub>0v5</sub>	d <sub>04</sub> c <sub>0v5</sub>	d <sub>11</sub> c <sub>1v5</sub>	d <sub>12</sub> c <sub>1v5</sub>	d <sub>13</sub> c <sub>1v5</sub>	d <sub>14</sub> c <sub>1v5</sub>	d <sub>21</sub> c <sub>2v5</sub>	d <sub>22</sub> c <sub>2v5</sub>	d <sub>23</sub> c <sub>2v5</sub>	d <sub>24</sub> c <sub>2v5</sub>	d <sub>31</sub> c <sub>3v5</sub>	d <sub>32</sub> c <sub>3v5</sub>	d <sub>33</sub> c <sub>3v5</sub>	d <sub>34</sub> c <sub>3v5</sub>	R <sub>3</sub>
v <sub>6</sub>	d <sub>01</sub> c <sub>0v6</sub>	d <sub>02</sub> c <sub>0v6</sub>	d <sub>03</sub> c <sub>0v6</sub>	d <sub>04</sub> c <sub>0v6</sub>	d <sub>11</sub> c <sub>1v6</sub>	d <sub>12</sub> c <sub>1v6</sub>	d <sub>13</sub> c <sub>1v6</sub>	d <sub>14</sub> c <sub>1v6</sub>	d <sub>21</sub> c <sub>2v6</sub>	d <sub>22</sub> c <sub>2v6</sub>	d <sub>23</sub> c <sub>2v6</sub>	d <sub>24</sub> c <sub>2v6</sub>	d <sub>31</sub> c <sub>3v6</sub>	d <sub>32</sub> c <sub>3v6</sub>	d <sub>33</sub> c <sub>3v6</sub>	d <sub>34</sub> c <sub>3v6</sub>	
	c <sub>0</sub>	c <sub>1</sub>	c <sub>2</sub>	c <sub>3</sub>	c <sub>0</sub>	c <sub>1</sub>	c <sub>2</sub>	c <sub>3</sub>	c <sub>0</sub>	c <sub>1</sub>	c <sub>2</sub>	c <sub>3</sub>	c <sub>0</sub>	c <sub>1</sub>	c <sub>2</sub>	c <sub>3</sub>	
	C																

Умовні позначення:

D – рівні потреб; G – рівні забезпечення; V – рівні швидкісної обумовленості; C – рівні споживання.

## 1.6 ЕКОЛОГІЧНА НИША БІОЛОГІЧНОГО ВИДУ ЯК СИСТЕМА

Системне бачення живої природи, екосистемної, біогеоценотичної організованості біосфери, загалом системний підхід у біології (Хайлов, 1970; Стров, 1971; Уотерман, 1971) дозволяють, на нашу думку, підійти з таких позицій до теорії екологічної ніші.

Системне мислення в біології, зокрема в екології, опирається на загальнонаукову методологію з її системним підходом і аналізом (Акоф, 1969; Берталанфі, 1969; Ешбі, 1969; Блауберг, 1973; Морозов, 1976; Уемов, 1978; Джефферс, 1981; Южаков, 1981; Быков, 1987; Аверьянов, 1986; Цофнас, 1999; Карпин, 2005). Абстрагування та конкретно-предметно об'єктне мислення в теорії екологічної ніші мають взаємопроникати для структуризації уявлень.

Системна організованість біогеоценозів, біомів, біосфери, системність природних явищ і процесів, які забезпечують їхнє існування, функціонування, адаптаціогенез і розвиток (Шмальгаузен, 1968; Фрей, 1970; Куркин, 1970; Быков, 1988), дають достатньо підстав розвивати ці уявлення в теорії екологічної ніші.

Узагальнені, неальтернативні, доповнюючі, уточнюючі визначення системи (Садовський, 1974) як 1) певної відчленованої множини зв'язаних і взаємодіючих елементів і компонентів; 2) поєднання взаємодіючих і взаємозв'язаних об'єктів; 3) будь-якої сукупності перемінних; 4) упорядкованої діючої сутності; 5) відмежованої в просторі та часові сукупності, де частини та компоненти сполучені взаємодіями – цілком відповідають сучасному розумінню екологічної ніші як багатовимірного простору, де кожний вимір (як елемент їхньої множини) відповідає змінній величині того чи іншого фактора, ресурсу чи активності біологічного виду, що забезпечують його існування.

В. М. Садовський (1974) формалізовано подає три групи змістовних ознак системи (А, В, С), які, на нашу думку, цілком притаманні екологічній ніші як теоретичній абстракції та реальній сутності. У групі А ним виділені такі внутрішні ознаки системи, як елемент, множина (про які ми відзначили вище), структура, організованість, підсистема, властивість, відношення, зв'язок, канали зв'язку, взаємодія, цілісність, провідна частина системи, ієрархічна будова системи.

Структура в загальнонауковій методології розглядається як склад, будова та зв'язки. У складі екологічної ніші елементи різної природи як перемінні величини утворюють відповідні підсистеми, у середині яких і між ними існують певні відношення, взаємозв'язки, залежності в змінах взаємодіючих ресурсів, факторів і активності в межах специфічних каналів зв'язків, якими є забезпечуючі абіотичні, біотичні, біокосні, косні фактори, ресурси та з якими інтегрується активність біологічного виду, що є провідною частиною системи екологічної ніші та провідною в її ієрархічній супідрядності.

Будова характеризується природною просторовою видоспецифічною конфігурацією та складністю. Зв'язки внутрішньонішеві утворюють складні взаємозалежності, взаємовпливи різних типів, інтегруються з новими якісними ефектами.

Багатовимірний простір екологічної ніші з осями екологічних факторів і ресурсів якісно та кількісно нерівномірно організований. Внаслідок поліморфізму популяції, розбіжностей екоелементів вид може займати не одну, а декілька точок на кожній з осей екологічних факторів і ресурсів. Отже, кожна вісь є дискретною.

Екологічна ніша є системним виразом активності, реакцій і адаптацій біологічного виду щодо всіх факторів і ресурсів, з якими він взаємодіє. Вона є: 1) доцільно та адекватно організованою системою активності та реакцій біологічного виду; 2) просторовою, сітьовою структурою з невизначено великою системою внутрішніх і зовнішніх зв'язків.

Теорія екологічної ніші заснована на її дискретності, системності, інтегративності, динамічності, часово-просторовій різномірності. Структурованість екологічної ніші визначається такими складовими елементами та компонентами, як стійкість, активність, форми реакцій, часові зміни. Організованість екологічної ніші відображає стан її структури в кожен момент розвитку із синхронністю та асинхронністю сприймання факторів, споживання ресурсів, різних проявів активності, реакцій і взаємозв'язків між ними. Організованість виражає узгодженість і перерозподіл активності функцій та реакцій. Екологічна ніша як система відзначається цілісністю та упорядкованістю, а також сумативністю та неупорядкованістю (і хаосом) у процесі життєдіяльності та розвитку біологічного виду. Цілісність (Карпін, 2005) означає незведення її властивостей до суми властивостей елементів, що складають із їх властивостей ціле. Це відповідає природі екологічної ніші біологічного виду. Цілісність екологічної ніші характеризується повнотою наповнення її підсистем і такими взаєминими між ними, порушення яких може спричинити різні зміни біологічного виду в біогеоценозі, зміни в ознаках і властивостях.

Серед властивостей систем виділені (Цофнас, 1999) завершеність, гетерогенність та регенеративність. Завершеність екологічної ніші як системи характеризує онтогенетично закінчений розвиток біологічного виду, вступ у генеративний стан із проявами всіх життєвих функцій. У структурному та функціональному відношеннях екологічна ніша є гетерогенною, а регенеративність визначається відновлюваністю тіла, функцій і активності у багаторічних форм.

У більшості моделей і визначень екологічної ніші біологічного виду відзначаються адаптаційні особливості, екологічні валентності, але не активність виду, що є сутнісною її складовою. Уявляючи екологічну нішу як цілсну дискретну систему адаптацій і реакцій біологічного виду, ми маємо осмислити зображення її активності на осях багатовимірного простору

ніші. Сезонні та онтогенетично чи екологічно обумовлені зміни потреб, сприймання факторів, споживання ресурсів відображаються в змінах конфігурації екологічних ніш. Спрощення та ускладнення є взаємозалежні процеси руху екологічних ніш в онтогенезі. Екзогенні явища та процеси в просторі екологічної ніші, як адаптивні, так і не адаптивні, інтегруються. Взаємодія реакцій і активності може визначати її динаміку, змінювати чи розширювати можливості біологічного виду щодо тих чи інших факторів і ресурсів. Ієрархічна значущість факторів, ресурсів, активності в системі екологічної ніші визначається ситуацією на фоні її ендо- та екзогенних умов.

*Екологічна ніша як явище характеризує структурну та функціональну роль біологічного виду в біогеоценозі, а як процес вона визначає рухомість його функцій, активності, адаптацій, розмноження тощо.*

Вид, як множинність, може мати різні вирази. *У біогеоценозах може бути виділена ієрархічна система екологічних ніш* за їхньою складністю, об'ємом, інформаційною ємністю, структурованістю, рівнем видоспецифічності. Диференційованість екологічних ніш у природних біогеоценозах формується спонтанно, визначаючи нейтралізацію негативних взаємин, насамперед конкурентних і алелохімічних.

В. М. Садовський (1974) до групи В, спеціальних системних особливостей системи, відносить ізоляцію, стан системи, взаємодії, конкуренцію, диференціацію, інтеграцію, централізацію, децентралізацію, цілісність, стабільність, сприйняття, збереження, переробку інформації, зворотний зв'язок, рівновагу, рухому рівновагу, регуляцію, управління, саморегуляцію, самоуправління. Ці особливості також у значній мірі можуть бути віднесені до екологічної ніші як системи. Насамперед вона відрізняється видоспецифічністю, відчленованістю або ізоляцією від інших на основі властивої їй специфічної множини елементів і компонентів. *Екологічна ніша є видоспецифічною у своєму складі, будові, функціях, зв'язках, регуляції, організованості.* Вона є видоспецифічною у своїй ємності (кількості запитів і потреб) і об'ємі (їхніх величинах, масах).

Системний підхід у теорії екологічної ніші дозволяє характеризувати її емерджентність, інтегративну активність, сприймання факторів, споживання ресурсів і реагування.

*Екологічна ніша визначає:*

- 1) стан виду в кожний момент його існування, його відношення до середовища (факторів і ресурсів);
- 2) середовищетвірну функцію (активність у середовищі, що змінює або підтримує його в сприятливому стані);
- 3) варіабельність активності та реакцій, які обумовлені онтогенетично та ценогично.

В екологічній ніші інтегровані абіотична, біотична, біокосна активності та реакції біологічного виду. Ці складові модифікуються та регулюють



стан виду в біогеоценозі: його чисельність, популяційний, екоелементний склад.

Інтеграція реакцій, толерантності та активності біологічного виду в багатовимірному просторі його екологічної ніші може обумовлювати такі зміни його екологічних позицій на осях екологічних факторів і ресурсів:

- 1) розширення тільки за межі нижньої критичної точки;
- 2) розширення тільки за межі верхньої критичної точки;
- 3) одночасне розширення за межі нижнього та верхнього екстремумів;
- 4) звуження від нижньої критичної точки в білооптимальне положення;
- 5) звуження від верхньої критичної точки в білооптимальне положення;
- 6) загальне двобічне звуження від нижньої та верхньої критичних точок в білооптимальні положення;
- 7) загальне двобічне звуження до оптимального положення.

Екологічній ніші властиві ендогенні та екзогенні явища та процеси, що проявляються в інтегративному функціонуванні її забезпечувальних підсистем: факторіально-ресурсної, активно-реактивної, толерантно-адаптивної. Ендогенні внутрішньонішеві динамічні, синхронні та асинхронні процеси в усіх цих підсистемах і між ними відзначаються як проявами певних антибіозних явищ і конкуренції, так і синергізму та нейтралізму на основі прямих і зворотних зв'язків.

Взаємодія забезпечуючих факторів, ресурсів і активності виду може бути компенсуючою, нейтралізуючою активність, підсилювати, зменшувати її або модифікувати. Конкурентні відносини в міжвидових (міжнішевих) і внутрішньовидових взаємодіях можуть характеризуватися різними рівнями загострення. Обмежені, обмежуючі фактори та ресурси можуть бути об'єктами конкуренції. Крайніми випадками конкуренції є максимально негативні наслідки. Триваючі позитивні взаємовідносини та нейтралізм є нормою стабільного існування угруповань організмів. Біогеоценози розвиваються та стабілізуються на основі багатобічної взаємної урівноваженості позитивних і негативних взаємодій організмів. Компенсація конкурентних взаємодій стабілізує біогеоценоз, а їхнє загострення призводить до сукцесій.

Централізація та децентралізація явищ і процесів у теорії екологічної ніші як системи розглядається нами як зосередження та розосередження випруження її елементів і підсистем на фоні ендогенних явищ і процесів, онтогенезу, генотипічної норми реакції та ценотичних умов.

Як цілісність, так і стабільність екологічних ніш біологічних видів є відносними. Теоретично можна вважати їх притаманними багатьом видам відносно стабільних (клімаксових) угруповань організмів. Стабільність ніші як комплекс гомеостатичних явищ і процесів підтримується на основі прямих і зворотних зв'язків із середовищем і рухом рівноваги, що захоплює ендогенну та екзогенну сутність екологічної ніші.

Інтеграція є складним комплексом явищ і процесів, які поєднують синергізм, антагонізм, нейтралізм на різних рівнях взаємодій організмів щодо

сприймання, споживання, використання різних факторів і ресурсів. Інтеграція, як нова якість складання потреб у ресурсах і факторах, обумовлює ємності, темпи та рівні споживання, сприймання і толерантності до них. **Екологічна ніша – це інтегрований у біогеоценоз стан біологічного виду як вираз його активності.**

Екологічні фактори, ресурси мають різні значущість, діапазони, силу дії, що характеризуються різною періодичністю, вони інтегруються та системно діють на організми.

Стан екологічної ніші як системи відзначається її організованістю, тобто взаємодіями, залежностями реакцій активності виду та його середовиществорення. У теорії екологічної ніші розглядаються тільки стани повної зрілості та життєдіяльності біологічного виду. **Стани екологічних ніш** – елементно-компонентний, функціонально-продукційний, генезисно-динамічний виявляються у рівно- та нерівномірній динаміці. Стан біологічного виду в кожний період (момент) відображається відповідною просторовою конфігурацією його екологічної ніші. Толерантність щодо одного фактора чи ресурсу залежить від інших. Те ж саме стосується споживання ресурсів, сприймання факторів і активності виду. Екологічні ніші біологічних видів у біогеоценозах можна диференціювати за станами життєдіяльності (функціонування та реактивності) видів: анабіозні, метабіозні, гіпобіозні, мезабіозні, біозні, гіпербіозні, ураховуючи найбільшу вразливість видів у чутливий для них період (Голдовский, 1977). У різних станах життєдіяльності потреби будь-якого організму (виду) можуть сутнісно відрізнятись, так само, як і середовиществірна активність.

Сприйняття, збереження та переробка інформації в системі екологічної ніші є множинною, на основі поліморфізму та генетичної гетерогенності кожного біологічного виду. Підсистеми екологічної ніші специфічно та неспецифічно реагують на ендогенні та екзогенні фактори та ресурси. Ці реакції є управляючими та регулюючими для загального стану екологічної ніші.

У біогеоценозах має місце неспецифічне та специфічне реагування біологічних видів відповідно до своєї багатоеlementності на різні внутрішньо-біоценотичні та зовнішньо-біоценотичні впливи відповідно до генотипічних норм реакцій, станів онтогенезу та життєвості. Ці реакції вкладаються та інтегруються в загальнобіоценотичному реагуванні, ураховуючи незначні або відсутні реакції багатьох видів, особливо в анабіозі. Вид може утримувати екологічні позиції в біогеоценозі в різних станах своєї активності та життєдіяльності. Наприклад, латентний стан діаспор рослин у ґрунтах.

**Екологічну нішу можна розглядати як процес** неперервного реагування біологічного виду на вплив умов шляхом варіативних змін функцій та підлаштування їх до середовища відповідно до генотипічної норми реакцій. Саморегуляція в системі екологічної ніші визначається узгодженням реакцій і активностей ендо- та екзогенних процесів для оптимізації стану біологічного виду. Екологічна ніша – це здатність виду до самопідтримання

та саморегулювання своїх функцій і чисельності в біогеоценозі, це статус (функції та активність) і стан біологічного виду. Самоорганізованість, саморухомість екологічних ніш залежить від реагування виду на зміну умов. Видові екологічні ніші мають індивідуальні варіації на основі екологічного поліморфізму та генетичної гетерогенності популяцій. Чим ширше, значніше варіюють ці забезпечувальні явища та процеси, тим більша імовірність такого коригування всієї системи екологічної ніші, що обумовить стабільність (ценотичну) при докорінних змінах угруповань.

Екологічна ніша є складним переплетінням залежностей у сітх взаємообумовленого існування видів, коли один і той же вид виконує функції:

- 1) сприймача і споживача інформації, енергії і речовин;
- 2) ресурсу для інших видів у життєдіяльному стані чи в період посмертного розкладання.

*Отже, у ресурсній смності біогеоценозу біологічний вид функціонує як фактор, як споживач і як споживаний ресурс.*

У теорії екологічної ніші біологічного виду випускається з поля зору його популяційна диференційованість, поліморфізм, чисельність, екоелементний склад популяцій. Множинність впливів на біологічний вид суміщена з множинністю його адекватних і неадекватних реакцій відповідно до генотипічної норми. Екотипічна диференційованість біологічного виду дозволяє виділяти варіанти його екологічних ніш. У невизначено великій різноманітності обумовленості середовищевірних функцій біологічного виду слід виділяти не тільки сприятливі абіотичні і біокосні умови, прояви антібіозу (конкуренція, хижацтво, хімічні негативні дії), але й позитивні взаємодії з іншими видами, включаючи формування сприятливого біохімічного середовища, водного, газового, термічного режимів, обміни метаболітами та дію стимулюючих біологічно активних речовин одного виду на інший унаслідок їхньої рекреації, екскреції, посмертного розкладу.

У системному осмисленні екологічної ніші слід звернути увагу також на виділені В. М. Садовським (1974) особливості поведінки системи групи С, такі як стан системи, середовище, діяльність, функціонування, поведінка, цілісність, зміни, генезис, розвиток, еволюція, цілеспрямованість, адаптація, акомодация, еквіфінальність.

У комплексі ознак і властивостей поведінки системи стан екологічної ніші розглядається з позицій уявлень про її динаміку (зміни) та розвиток. *Екологічна ніша є динамічна, постійно коригована ендо- та екзогенетична система взаємодій* (на основі прямих і зворотних зв'язків) біологічного виду з біогеоценотичним середовищем і його факторіально-ресурсною смністю, що інтегрована з активністю виду та включає абіотичні, біотичні (організмального походження) та біокосні фактори та ресурси.

Стан екологічної ніші як системи (під кутом зору поведінки системи) можна розуміти багатопланово: як динамічний і статичний, нестабільний і стабільний, стійкий і нестійкий, ініціальний, оптимальний, термінальний.

Він визначається сукупністю системотвірних і системоруйнівних факторів екзогенного та ендегенного характеру. Системотвірними є активність біологічного виду, що спрямована на оптимізацію умов існування, регулювання середовища, системоруйнівними є порушення в забезпеченні життєдіяльності, скзогенні явища та процеси розладу функцій, включаючи самоінтоксикацію, онтогенетичні зміни. Біогеоценотичне, фітоценотичне втомлення, як одна з причин сукцесій, характеризує накопичення в ґрунті та на його поверхні речовин, негативно діючих на живі організми. Екологічна ніша біологічного виду може саморуйнуватися та руйнуватися іншими видами та екологічними факторами.

*У біогеоценозах мають місце нішетвірні та нішеруйнівні процеси.*

*Нішетвірними процесами є:*

- |  |   |
|--|---|
| – захоплення простору;                 | – розмноження;                                |
| – сприймання та використання факторів; | – адаптації;                                  |
| – споживання та використання ресурсів; | – поширення в просторі;                       |
| – специфічне середовиществорення;      | – стійкість при збурюючих середовище впливах. |
| – розподіл простору;                   |   |

*Нішеруйнівними процесами є:*

- самоінтоксикація;
- вичерпання ресурсів;
- надмірне зростання чисельності;
- конкуренція.

*Хаосоруйнівними процесами є:*

- взаємні позитивні впливи;
- розподіл простору.

*Хаосотвірні процеси:*

- надмірне розмноження;
- нестача ресурсів;
- конкуренція;
- самоінтоксикація.

Цілісність, як стаціонарний стан системи, що не дозволяє мобільність складу та зв'язків, у теорії екологічної ніші є відносною. Екологічна ніша, як динамічна постійно варіююча система, має цілісність, яка забезпечується проявами всіх функцій, а їхнє порушення призводить до сумативного стану. Всеузагальнююча картина екологічної ніші є неможливою у зв'язку з великими розбіжностями потреб і середовиществірних функцій організмів різних царств живої природи. Екологічна ніша, як онтогенетично, еколо-

гічно, ценотично структурована та залежна сутність, є похідною сукупності умов і активності біологічного виду

У невизначеній множинності екологічних факторів і ресурсів є провідні, постійно, періодично або в певний період необхідні.

Екологічна ніша, як варіюючий факторіально-ресурсний об'єм біологічного виду, інтегрований з його середовищезв'язною функцією та активністю, що складно заломлюється на таксономічному рівні стосовно видів рослин, тварин, грибів, мікроорганізмів відповідно до їхньої специфіки. Екологічна ніша має невизначено складну аморфну просторову видоспецифічну форму. Об'ємні просторові образи екологічних ніш біологічних видів, як багатомірних просторів, можна уявляти як видоспецифічні однопорожнинні сфероїдо- чи гіперболоїдообертання подібні однопорожнинні фігури зі складними топографічними внутрішньою та зовнішньою поверхнями (Шанда, 2002). У теоретичній моделі екологічної ніші виділяються осі станів онтогенезу, факторів, ресурсів, активностей і реакцій, припустимі рівні яких відкладаються як точки на осях багатомірного простору в межах варіюючих екологічних амплітуд. Міжосьові простори в багатомірній структурі екологічної ніші мають екологічний зміст як поля ендогенних зв'язків. При абстрактному поясненні екологічної ніші як багатомірного простору можна говорити про внутрішньонішеве середовище, що визначається системою внутрішніх взаємодій та узгодженням позицій виду на осях сприймання факторів, споживання ресурсів, толерантності, різних форм активності та тривалості онтогенезу. Ендо- та екзогенне середовища екологічної ніші як системи нероз'ємно пов'язані та визначають інтегративне реагування, функціонування та активність виду в середовищі біогеоценозу.

Біогеоценотичне середовище формується як сітьова структура взаємодій екотопу з усією множиною організмів різних царств живої природи, що складають біогеоценоз. Середовище екологічної ніші біологічного виду є сукупністю умов, які визначають її існування, тобто сукупність багатьох факторів і ресурсів різної природи: абіотичних, біотичних (у яких кожен вид визначається як фактор і ресурс для інших), біокосних, які характеризують біокосну активність виду, тобто впливи на біокосні тіла в процесі життя, посмертного розкладання та створення умов для інших видів.

Середовище екологічної ніші в біогеоценозі не є однорідним, воно є дискретним, динамічним, багатофункціональним, у якому смерть, загибель організмів є необоротним переходом в інший стан з можливою післядією на оточення.

Поведінка, діяльність, функціонування екологічної ніші як системи утворюють спряжений ряд виражених форм її активності (впливів на біотичне та біокосне середовище, біоритміки, інтенсивності та об'ємів споживання ресурсів, сприймання інформації, енергії та інших факторів, забезпечення життєдіяльності, росту, розмноження, освоєння простору,

адаптованості. Організми різних функціональних груп біогеоценозу відзначаються неспецифічними та специфічними потребами та особливостями сприймання, споживання, використання екологічних факторів і ресурсів. Форми активності, особливості реакцій, рівні стійкості та адаптивності видоспецифічно визначені та обмежені. Екологічна ніша має прояви складової та просторової дискретності при невизначеності її складових.

Функцією біологічного виду є збагачення, збіднення та перетворення середовища. Кожен вид є ресурсом споживачів у його життєдіяльності та в станах посмертного розкладання та мінералізації. Функціональні особливості екологічної ніші біологічного виду в біогеоценозі визначаються: специфічним середовищеворенням; адаптивним та неадаптивним реагуванням; специфічною активністю.

Ріст у системній теорії екологічної ніші можна розглядати як невід'ємну властивість онтогенезу біологічного виду, що забезпечує: 1) наростання біомаси до певної усередненої генотипічно визначеної видової норми паралельно з розвитком тіла; 2) поступове збільшення та розгортання можливості виду в його взаємодії з екзогенним середовищем; 3) формування ендегенного середовища. Увесь онтогенез є виразом росту екологічної ніші як системи, становлення різних форм активності, функцій, реакцій, модифікацій, адаптацій. Якісні зміни такого руху біологічного виду в часові є розвитком.

Екологічна ніша в онтогенезі виявляє себе:

- 1) початковою відсутністю певних потреб;
- 2) відмовою від певних потреб;
- 3) появою нових потреб;
- 4) зміною активності;
- 5) зміною реакцій;
- 6) зміною життєдіяльності (гіпербіоз, біоз, гіпобіоз, мезабіоз, анабіоз).

Онтогенетична перебудова потреб і споживання ресурсів, сприймання екологічних факторів характеризує динаміку екологічної ніші біологічного виду як його кориговану середовищем генотипічну норму реакції. Наприклад, у тварин (ссавців) відмова від материнського молока, припинення батьківських турбот і опіки проявляються з достатньою доцільністю.

Розвиток, як перехід від одного стану до іншого, охоплює всі вікові стани від зиготи до незворотного старіння та смерті. У біогеоценозах біологічні види різних царств живої природи знаходяться в різних вікових станах, визначаючи як наростання функціональної ролі організмів, так і її розлад. Отже, екологічним позиціям біологічних видів властива різна значущість, яка визначається онтогенетичними розбіжностями. Сутнісною властивістю розвитку є час. Він є атрибутивним невід'ємним фактором існування біологічних видів, який описує онтогенетичні зміни та ритми життєдіяльності. Разом з тим *час є специфічним вичерпним ресурсом в онтогенезі біологічного виду та невичерпним в його еволюції*. Він односпрямовано неспецифічно вичерпується в онтогенезі, не відновлюється та не

поповнюється, визначаючи тривалість індивідуального життя. Геометрія часу в багатовимірному просторі екологічної ніші виражена координатами тривалості, періодами та ритмами життя. Можливо, час має різну плинність у просторах екосистем у сучасну та минулі геологічні епохи.

Генезис (походження) і розвиток екологічної ніші як системи розглядається в двох площинах:

- 1) в онтогенетичній: від зиготи до старіння, повної деградації та смерті;
- 2) у біогеоценотичній: від ецезису, потрапляння, проникнення біологічного виду в нове середовище, у якому вид має здолати екоотічний (у вільних просторах), біотичний, біогеоценотичний (у заселених стаціях) опір, і відповідно до своїх потенційних можливостей адаптуватися в ньому.

Це характеризує ініціальну стадію біогеоценотичного розвитку біологічного виду та його екологічної ніші. Вид, проникаючи в біогеоценоз і утримуючи свої позиції, модифікується, набуває нових кількісних і якісних виразів у процесі відбору толерантних екоотічних та біогеоценотичних екоелементів у заселених стаціях. Преадаптаційні можливості біологічного виду можуть забезпечувати утримання екологічних позицій у біогеоценозі та перехід екологічної ніші в оптимальний стан. Біологічний вид унаслідок багатьох причин може переходити в нестійкий, термінальний стан, який завершується його випаданням з біогеоценозу.

*Нішетвірні та нішеруйнівні процеси та явища* мають паралелізм, асинхронність, динамічність, взаємовпливи, нейтралізацію та компенсацію. Існування біологічного виду пов'язане з його нероз'ємними взаємозв'язками з біогеоценотичним середовищем, у плинності яких виявляються адаптивні та неадаптивні можливості.

Формування екологічних ніш є вираженим процесом природного коротко- чи довготривалого відбору таких екоелементів біологічних видів, які мають достатні преадаптованість і активність, інтеграція яких дозволяє їм утримувати екологічні позиції та певний або тривалий час існувати в біогеоценозі. Постійне коригування можливостей біологічного виду, його адаптованості, притгін, прилаштованість до біогеоценозу в складній динаміці розглядається як акомодация. Зміни в екологічній ніші мають виражені екзогенний, ендегенний характер. Реагування біологічного виду до відповідного генотипу постійно коригує його стан, змінює життєдіяльність у широкому спектрі припустимих норм або виходить за їхні межі, обумовлюючи перехід у нежиттєдіяльний стан, деградацію та загибель організмів. Підтримання динамічної рівноваги біологічним видом з біогеоценотичним середовищем на основі прямих і зворотних зв'язків, середовищевірних функцій виду та реакцій на них є гомеостазом системи екологічної ніші. *Середовищевтворення та активність біологічного виду* прижиттєво, при симбіозі та посмертно мають суттєві відмінності.

Динаміка екологічних ніш біологічних видів, як прояв їхнього розвитку, обумовлена екологічно та онтогенетично залежними реакціями. Ці реакції

генотипічно обумовлені та виражаються різними станами відносної норми генотипу (морфологія, фізіологія, біохімія, адаптації, розмноження організмів) або виявом відповідних морфозів, фенкопій і мутацій. Нерівномірна динаміка екологічних процесів є природною і прискорення чи уповільнення її на фоні тих або інших факторів і ресурсів є потребою існування організмів. *Статика екологічних ніш* – це фіксовані моменти їхньої організованості та функціонування. Динаміка – це реальні явища та процеси, що розвиваються на фоні факторів і ресурсів середовища.

Еволюція екологічних ніш як систем має бути пов'язана з мікроеволюційними явищами в популяціях біологічних видів, які складають біогеоценоз. Вона йде в напрямку збільшення їхніх середовищевітвірних функцій і пристосувальних можливостей. Такі елементарні еволюційні явища, як мутації, відмічені як забезпечуючі екологічні ліцензії види (К. Гюнтер, див. Ригер, 1967), тобто просування в нові простори на основі здобуття нових адаптивних ознак і можливостей. Мікроеволюційні явища та процеси в популяціях біогеоценозів можуть розширювати, звужувати можливості цих популяцій, відповідно змінюючи активність організмів і їхні ніші, або зовсім внаслідок цього усувати біологічний вид з угруповання. Визначення цілеспрямованості системи щодо екологічної ніші не буде достатньо коректним без зауваження про відсутність або сумнівність цілепокладання в живій природі, але, як показали І. Пригожин, І. Стенгерс (1986), як хімічні, фізичні, так і біологічні системи можуть розвиватися до більш високих рівнів складності та стабілізації. Екологічна ніша в онтогенезі біологічного виду проходить цикл наростання та зменшення складності при старінні організмів. Еквіфінальність у теорії екологічної ніші можна розглядати як:

1) завершеність, максимальний, фінальний вияв усіх ознак, властивостей, особливостей, функцій біологічного виду в оптимальній стадії його розвитку в біогеоценозі;

2) незворотну, наперед визначену загибель, смерть організму, тобто перехід в інший позажиттєвий стан, з подальшим розкладанням і мінералізацією як останнім проявом біокосної активності біологічного виду. Отже:

1. Системний підхід у теорії екологічної ніші є перспективним для поглиблення її теорії, розширення можливостей бачення її суті.

2. Екологічна ніша як система має бути опрацьована з позицій популяційної екології, виходячи з екологічної поліморфності та генетичної гетерогенності біологічного виду.

3. Біологічні види різних царств живої природи у біогеоценозах є факторами та ресурсами інших видів у процесі життя та посмертного розкладання.

4. Час у системі екологічної ніші є специфічним фактором, який характеризує онтогенетичні зміни та ритми життєдіяльності. Він також є вичерпним ресурсом, який визначає тривалість індивідуального життя та невичерпним ресурсом в еволюції біологічного виду.



## 1.7 ЕКОЛОГІЧНІ СПЕКТРИ, ТОЛЕРАНТНІСТЬ, АКТИВНІСТЬ І РЕАЛЬНІ СТАНИ БІОЛОГІЧНИХ ВИДІВ

Поняття «екологічна валентність», «амплітуда», «спектр», «простір», «ніша» утворюють спряжений ряд, уособлюючи собою особливості реакцій організмів на певні фактори, ресурси або їхні комплекси. Ці поняття не завжди узгоджено тлумачаться різними авторами у зв'язку з їхньою об'єктивною складністю і певною невизначеністю.

Екологічна валентність це:

1) здатність виду існувати при більших або менших коливаннях якогось або сукупності факторів, тобто це біонтність або пластичність (Наумов, 1963);

2) здатність заселяти різні середовища, що визначаються більшими або меншими змінами екологічних факторів (Даждо, 1975);

3) властивість виду адаптуватися до того чи іншого фактора середовища (Радкевич, 1977);

4) різна ширина вимог виду до факторів середовища (Бей-Биенко, 1980);

5) розмах усїєї зони дії факторів середовища (Культиасов, 1982);

6) діапазон адаптивності (толерантності, пристосованості) виду до тих або інших умов середовища (Быков, 1988);

7) характеристика здатності виду існувати в різних умовах середовища (Реймерс, 1990).

За М. П. Наумовим (1963), екологічна валентність є величиною оптимальної зони та всього діапазону переносимих коливання умов, який характеризує терпимість виду по відношенню до даного фактора. Термін «екологічна валентність» є тотожним або дуже наближеним до понять «екологічна амплітуда», «толерантність», які характеризують межі витривалості або стійкості біологічного виду щодо умов середовища або певного фактора. Н. Грант (1980) вважає екологічну амплітуду межами толерантності виду, вона визначає потенціальну область, яку може займати вид. Т. О. Работнов (1983) відзначав, що всім видам властивою є екологічна, біологічна, середовищевірна індивідуальність, сукупність пристосувань, що забезпечують їм можливість існувати в певних умовах. М. Ф. Реймерс (1990) розумів її як межі пристосованості виду до щеремінних умов середовища, а толерантність – як здатність переносити відхилення факторів від оптимальних. Н. М. Міркін, Г. С. Розенберг (1978) амплітудою виду вважають відрізок градїєнту фактора (осі гіперпростору фундаментальної екологічної ніші), відповідний розподілом виду. Вони розрізняють амплітуду виду екологічну (або вутекологічну чи фізіологічну) та фітоценотичну (або синекологічну чи синфізіологічну). Екологічна амплітуда виду проявляється в умовах відсутності конкуренції та є звичайно ширшою, ніж фітоценотична. З відмінностями амплітуд видів пов'язане екологічне різноманіття видів в умовах нестабільних угруповань рослин, порівнюючи з фітоценозами. Слід від-

значити деяку умовність такого розчленування екологічних амплітуд з позицій аут- і синекології. Ценотичні умови визначаються як біотичні, так і абіотичні (від ранніх етапів сингенезу) при переплутанні антибіозних (у тому числі конкурентних і аллопатичних) взаємодій, позитивних впливів, нейтралізму по різних каналах зв'язків видів. Це ж саме стосується аут- і синекологічних амплітуд (Воронов, 1963), які не збігаються для одного і того ж виду.

Відповідно до закону толерантності В. Шелфорда (Одум, 1986) лімітуючими факторами існування організму або виду може бути як мінімум, так і максимум екологічного впливу, діапазон між якими визначає величину витривалості (толерантності) організму щодо певного фактора. В. Д. Федоров, Т. Г. Гільманов (1980) інтервал, відмежований мінімальним і максимальним значеннями певного фактора, називають інтервалом толерантності. Ж. Леме (1970) відмітив, що біологічний процес може здійснюватися не при будь-яких змінах певного фактора, а тільки між його крайніми значеннями, мінімумом і максимумом, які являють межі толерантності даного процесу відносно цього фактора. У середині цих меж значення фактора не однаково сприятливі: існують значення чи області значень, оптимальні для даного процесу. Три величини (мінімум, оптимум і максимум) складають три «кардинальні точки». Вони не збігаються для різних процесів життєдіяльності одного і того ж організму. Наприклад, рухома активність кімнатної мухи зростає зі збільшенням температури майже до 40°C, а тривалість її життя максимальна при температурах від 15 до 28°C.

На наш погляд, онтогенетичні залежності толерантності слід розуміти значно ширше, включивши сюди всі періоди онтогенезу та стани життєдіяльності організму (виду). Під станом О. М. Голдовський (1977) розуміє певну сукупність процесів у ньому, ступінь розвитку та цілісності структур. Кожен стан організму може виражатися комплексом числових часткових характеристик (Ешби, 1962), вимірюваних величин або перемінних. О. М. Голдовський (1977) відмічає, що властивість відповідати зміною життєдіяльності на вплив оточуючого середовища є реактивністю, що зводиться до сукупності реакцій саморегуляторної системи окремих клітин (організму загалом) на зовнішні впливи в періоди: повної життєдіяльності – біозу, її сповільнення та обмеження – гіпобіозу, проміжного стану між нежиттєдіяльністю – анабіозом і життєдіяльністю – мезабіозом, і анабіозу (зворотного припинення життєдіяльності).

Першопричинним є те, що стан середовища також характеризується сукупністю перемінних величин екологічних факторів і визначається як екологічний простір (Федоров, 1980). У цьому просторі кожен вид відзначається індивідуалізованою сукупністю екологічних амплітуд або екологічним спектром (Бьков, 1988).

Екологічний спектр біологічного виду визначає його існування на фоні генотипічних норм реакцій щодо кожного фактора чи ресурсу, онтогенетич-

ного, життєдіяльного стану та екологічної обумовленості, характеризуючи узагальнене, інтегративне реагування та активність у біогеоценозі. Екологічний спектр відображає загальну (а не тільки часткові) генотипічну реакцію біологічного виду при всій складній системі впливів і реакцій. Відповідно до цього існує *внутрішньоспектрична* (залежна від різнопричинних взаємних змін амплітуд) і *зовнішньоспектрична толерантність*, яка визначається загальним впливом умов середовища на вид.

Екологічні амплітуди є динамічними сутностями, вони можуть звужуватися чи розширюватися за межі критичних точок за певних внутрішньо- чи зовнішньоекоспектричних умов, змінюючи обсяг екологічного спектру.

Кожна екологічна амплітуда (як відображення можливого реагування біологічного виду на той чи інший фактор або ресурс є дискретною сукупністю точок, екологічних позицій, які може займати вид у біогеоценозі залежно від усієї системи обумовленості, що її визначає. Екологічний спектр як свідчення потенціальних можливостей, стійкості (витривалості, толерантності) біологічного виду на фоні різних факторів і ресурсів є складною системою.

Обсяг екологічного спектру характеризується числом (набором) екологічних амплітуд усіх факторів і ресурсів, які забезпечують існування того чи іншого виду. Він є специфічним, з якісними та кількісними розбіжностями в межах виду на основі його екологічного поліморфізму та генетичної гетерогенності. У цьому плані вид має розглядатися як ціле, як така множина, на елементарному рівні котрої виділяються екоелементи з різними характеристиками. Стан біологічного виду в біогеоценозі на основі його екологічного спектру (як системи амплітуд) оцінюється в будь-який момент існування за точками на кожній з екологічних амплітуд. На основі системної внутрішньо- або зовнішньоспектричної інтеграції ці точки не завжди є оптимальними чи білоптимальними, тобто ситуація надоптимуму на всіма показниками не може бути реальною чи провідною. Здебільшого це проявляється в комбінаціях різних екологічних позицій видів на осях екологічних факторів чи ресурсів. Між критичними точками екологічних амплітуд існує невизначене число «середніх» точок: толерантності – оптимальних, білоптимальних, віддалено оптимальних, наближених до екстремальних.

У розбіжностях однієї своєї екологічної амплітуди біологічний вид може займати різні позиції та знаходитися:

- 1) за межами нижньої критичної точки;
- 2) за межами верхньої критичної точки;
- 3) у нижній критичній точці;
- 4) у верхній критичній точці;
- 5) біля нижньої критичної точки в межах амплітуди;
- 6) біля верхньої критичної точки в межах амплітуди;
- 7) у зоні оптимуму;

8) у біляоптимальній зоні від нижньої критичної точки;

9) у біляоптимальній зоні від верхньої критичної точки.

Дискретність і варіабельність амплітуд кожного біологічного виду є його атрибутивними властивостями.

Екологічні амплітуди та спектри є онтогенетично та екологічно обмеженими на основі окремих, часткових щодо факторів і ресурсів і загальної генетичної реакції біологічного виду. У кожний момент існування положення біологічного виду в межах однієї дискретної екологічної амплітуди та всього спектру узгоджується та коригується відповідно до позицій виду в інших амплітудах, які є. При явищах синергізму, антагонізму, нейтралізму внаслідок інтегративних реакцій взаємодіючих видів вони можуть змінюватися та виходити за межі як верхнього, так і нижнього екстремумів. Узгодження позицій за параметрами екологічних умов у межах екологічних амплітуд досягається в динаміці реакцій.

На основі інтеграції потреб, сприймання факторів, споживання ресурсів в екологічних амплітудах, залежно від онтогенетичних, екологічних умов і розгортання генетичної програми, можуть виділятися рухливі, «плаваючі» точки оптимуму щодо окремих проявів життєдіяльності біологічного виду.

У кожній екологічній амплітуді екоелементи певної популяції того чи іншого біологічного виду займають різні позиції на основі свого інтегративного реагування на певний фактор чи ресурс.

Для дії екологічних факторів характерними є:

- |                   |                           |
|-------------------|---------------------------|
| 1) об'єктивність; | 8) взаємозв'язок;         |
| 2) спрямованість; | 9) системність;           |
| 3) тривалість;    | 10) інтеграція;           |
| 4) значущість;    | 11) паралелізм;           |
| 5) розвиток;      | 12) динаміка;             |
| 6) напруження;    | 13) пряма та непряма дія; |
| 7) вибірковість;  | 14) незаміщення.          |

Особливості реакцій на дію екологічних факторів визначаються:

- |  |                                   |
|--|-----------------------------------|
| – вибірковістю сприйняття;               | – відсутністю реакції;            |
| – чутливістю (різна сприйнятливість);    | – розвитком;                      |
| – специфічністю;                         | – результативністю (активізацією, |
| – неспецифічністю, у тому числі стресом; | стимуляцією, гальмуванням);       |
| – динамічністю – нестабільністю;         | – системністю;                    |
| – різномірністю (min-max);               | – оборотністю і необоротністю.    |
| – тривалістю;                            |                                   |

Реакції рослин біологічного виду за природою є специфічними, але за ви-  
явами можуть бути як специфічними (виділення специфічних речовин), так і  
неспецифічними, що характеризує основні порушення стану при різних

впливаючих факторах. Специфічність реакцій організмів обумовлена їхньою генотипічною індивідуальністю, специфічністю внутрішньомолекулярних і фізіолого-біохімічних процесів, але вона може мати різні як специфічні, так і неспецифічні вирази.

Екологічний поліморфізм популяцій виражається їхньою екоелементною диференційованістю, що відрізняється показниками екологічної активності та толерантності щодо ресурсів і факторів. Ця особливість популяцій може розглядатися в різних площинах щодо можливостей і властивостей складаючих їх екоелементів. У межах екологічної амплітуди одного і того ж фактора чи ресурсу екоелементи однієї популяції можуть займати різні позиції від крайніх, екстремально мінімальних або максимальних до біляекстремальних, біляоптимальних і оптимальних. Таке розсіювання позицій популяції біологічного виду щодо толерантності чи активності ускладнює визначення координат на осях екологічних факторів ресурсів, біоритмів і активності в багатовимірному екологічному просторі екологічної ніші.

У межах оптимуму, нормах існування для того чи іншого виду, можуть бути відхилення на основі специфічних особливостей екоелементів. Крайні варіанти поліморфної толерантності, поліморфності в межах кожного фактора чи ресурсу можуть траплятися з різною частотою.

У межах будь-якої факторіальної чи ресурсної екологічної амплітуди вид може займати різні позиції відповідно до екологічних умов, стадії онтогенезу та стану життєдіяльності. В онтогенезі екологічний спектр біологічного виду змінюється щодо тих чи інших факторів і ресурсів внаслідок розширення чи звуження толерантності та потреб або відмови від них.

Екологічна амплітуда, як генотипічно виражена потенціальна можливість виду існувати за певних умов коливань кількісних виразів діючого на вид фактора чи ресурсу, у реальних умовах біогеоценозу може забезпечувати виду певні екологічні позиції в її межах, при цьому не завжди оптимальні. Це загалом стосується всього екологічного спектру та означає, що не всі оптимуми видів можуть бути реалізовані, але дозволяють їм утримувати певні екологічні позиції в біогеоценозах. Наприклад, на збіднених субстратах сухих борів (Бельгард, 1950) виростають оліготрофні види з різною гігоморфічністю: *Festuca beckeri* (Hack.) Trautv. – ксерофіт; *Potentilla arenaria* Borkh. – ксеромезофіт; *Allysum tortuosum* Waldst. et Kit., *Kochia laniflora* (S.G.Gmell) Borb., *Helichrysum arenarium* (L.) Moench., *Thymus palasiianus* H. Braun. – мезоксерофіти; *Carex colchica* J. Gay – мезофіт.

При коливанні зволоженості субстратів це рослинне угруповання може гігоморфічно модифікуватися, а це виявиться у функціонуванні певних оліготрофів і їхніх конкурентних можливостях.

У сосняках, свіжуватих борах, березняках з куничником спектри екоморф є значно ширшими: *Dianthus campestris* Bieb. – олігомегагроф, ксеромезофіт, степант, псамофіт; *Scutellaria galericulata* L. – мезотроф, мезогі-

грофіт, пратант або палодант; *Anthericum ramosum* L. – оліготроф, мезофіт, сільвант; *Solidago virgaurea* L. – мезотроф, ксеромезофіт, сільвант, пратант; *Hypericum perforatum* L. – олігомезотроф, мезоксерофіт, сільвант, пратант; *Carex supina* Wahlenb. – оліготроф, ксеромезофіт, сільвант, пратант, степант; *Hieracium echinoides* Lumn. – олігомезотроф, мезоксерофіт, степант, сільвант; *Phleum phleoides* (L.) Karst. – мезотроф, ксеромезофіт, пратант, степант; *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth. – оліготроф, мезофіт, пратант, сільвант. Цим угрупованням властиві широкі можливості при змінах клімату, короткочасних чи тривалих, модифікуватися до ксерофільності чи мезофільності з відповідною перебудовою відносин трофоморф, особливо при збігові потреб на фоні онтогенезу та різних ємностей і швидкостей поглинання хімічних елементів у ґрунті.

Екологічну амплітуду як відстань між критичними точками або інтервал толерантності можна зображати не прямою лінією, а ламаною, подібною до осцилограми, показавши її піками активність біологічного виду в різних позиціях цієї амплітуди, припустивши (цілком логічно, але не завжди об'єктивно вірно) зменшення їх на межі нижнього та верхнього екстремумів. Таким чином, активність біологічного виду, яка супроводжує його толерантність на фоні загальної обумовленості, може бути виражена відповідними амплітудами та спектрами активності різних форм і рівнів. Загальна інтегральна активність біологічного виду в цілому характеризує його специфічне середовищевтворення, що виражається формами біотичної, біокосної, косної активності з різними діапазонами (обсягом охоплених нею елементів і компонентів), напруженням, концентрацією, статикою чи динамікою дії. Середовищевтвірні функції організму, популяції, угруповання обумовлюються внутрішніми та зовнішніми чинниками та мають певні факторно та онтогенетично залежні межі (амплітуди).

Біокосна активність біологічних видів проявляється у впливах на ґрунт і приземну атмосферу в процесі життя та посмертного розкладання. Вона має характер інгредієнтний, за рахунок збагачення середовища видоспецифічними речовинами, та параметричний, що обумовлює зміну основних неспецифічних фізико-хімічних показників умов біогеоценозу, таких як температура, рівень зволоження ґрунту та приземної атмосфери, загальної концентрації солей у ґрунтовому розчині. Кожний вид оптимізує свій стан створенням специфічного біокосного поля за рахунок виділення біологічно активних речовин. Косна активність біологічних видів є різними формами впливу на материнську гірську породу, підстеляючу ґрунт, гідрологічні умови екотопу виділюваними речовинами при житті та посмертному розкладанні, а також на верхні шари атмосфери за рахунок відбиття сонячних променів, зміни режиму вологості, тепла, руху атмосфери тощо. Біотична активність біологічного виду виражається специфічним середовищевтворенням; дією на організми свого та інших видів; реакціями на їхні впливи, формуванням біомаси, поглинанням та виділенням речовин.

З позицій формалізації онтогенетичні та екологічні залежності стадій і активності видів можна виразити у вигляді періодичної типологічної системи (табл. 1.7.1), у якій онтогенетичні періоди – передрепродуктивний (j), репродуктивний (r) і пострепродуктивний (p) вибрані як періоди, стани життєдіяльності – біоз (b), гіпобіоз (n), мезабіоз (m) – підперіоди, вплив факторів –  $f_1$  – мінімального напруження чи сили, оптимального ( $f_2$ ), максимального ( $f_3$ ) – є періодами, активність виду на їхньому фоні –  $a_1$  – низька,  $a_2$  – помірна,  $a_3$  – висока – є підперіодами. У цій періодичній типологічній системі відображені можливі ситуативні типи онтогенетичних, життєдіяльних станів і активності видів на фоні екологічних факторів. Наприклад, формула  $j, a_1, b, f_1$  описує передрепродуктивний період і низьку активність виду на фоні мінімально діючого фактора в біозі,  $a_3, m, f_3, p$  показує високу активність виду в період мезабіозу на фоні максимального впливу екологічного фактора в пострепродуктивний період. Усе це відповідає теоретичним засадам динаміки екологічних спектрів і станів біологічних видів на фоні екологічних умов.

Подібним чином можна побудувати ще періодичну типологічну систему для показу рівнів толерантності біологічного виду, замінивши символи активності ( $a_1, a_2, a_3$ ) на аналогічні показники толерантності ( $t_1, t_2, t_3$ ). Тоді формула  $t_2, m, f_2, p$  буде показувати середній рівень стійкості біологічного виду в період мезабіозу на фоні пострепродуктивного періоду та оптимальної дії екологічного фактора. Отже, такі періодичні типологічні системи описують реальні, очікувані та можливі ситуації при збігові різних умов.

Суттєво важливими для визначення можливостей існування організмів в угрупованнях є співвідношення екологічних та екоотопічних, загалом біогеоценотичних амплітуд. Обмежуючими є екоотопічні фактори, амплітуди котрих перевершують екологічні валентності організмів (Шанда, 1998). Співвідношення екологічних валентностей видів і амплітуд екологічних факторів екотопу теоретично може мати різні вирази: оптимуми активності як стійких, так і не стійких в угрупованні видів можуть мати різні позиції на осях градієнтів екологічних факторів і лежати за межами та в межах екоотопічних амплітуд.

Перспективним є поглиблення системного підходу для аналізу екологічних спектрів толерантності та активності біологічних видів. Таким чином:

1. Толерантність і активність біологічних видів є онто- та екологічно обумовленими та залежними від стану життєдіяльності. Екологічні амплітуди толерантності можна показати прямою лінією, що сполучає критичні точки, у той же час амплітуди активності – ламаною (осцилограмоподібною), у якій «піки» показують той чи інший рівень активності, що зменшується біля критичних точок.

2. Екологічні амплітуди та спектри толерантності є ізоморфічними амплітудам і спектрам активності біологічних видів і залежать від часткових (щодо окремих факторів) і загальних (щодо всього спектру) генотипічних норм реакції.

3. Екологічні амплітуди, спектри толерантності та активності відображають потенційні можливості біологічного виду, що можуть багатопричинно скривлюватися та по-різному об'єктивно реалізовуватися, розширюватися або звужуватися залежно від специфічного й інтегративного складання цих реакцій.

4. В екологічних спектрах толерантності та активності амплітуди є внутрішньо- та зовнішньоспектрично залежними.

5. Середовищевірні функції біологічних видів визначаються інтеграцією біотичної, біокосної та косної активності.

6. Формалізовано екологічні, онтогенетичні залежності станів, толерантності і активності видів можна виразити типологічною періодичною системою.

7. У біогеоценозах тривало утримуються ті види, амплітуди толерантності яких ширше відповідних ектопічних.





## ЧАСТИНА 2

### СТРУКТУРА ТА РОЗВИТОК БІОГЕОЦЕНОЗІВ

#### 2.1 ОРГАНІЗОВАНІСТЬ, ХАОС І ОРГАНІЗАЦІЯ БІОГЕОЦЕНОЗІВ

Теорія біогеоценології окреслена рядом основоположних праць (Белова, 1999; Бельгард, 1971; Дылис, 1969; Мазинг, 1973; Сукачев, 1964, 1965). Суттєву роль у розширенні полів бачення в цій теорії мають різноспрямовані теоретичні розробки, узагальнення та аналіз практичних біогеоценологічних досліджень (Куркин, 1970; Травлев, 1973; Риклефс, 1979; Федоров, 1980; Василевич, 1983; Івашов, 1991; Емельянов, 1994; Дідух, 1998; Мыцык, 1998; Голубець, 2000; Миркин, 2001).

Проблеми організованості та організації біогеоценозів не були достатньо осмислені. У загальнонауковій методології *організованість*, як феномен існування будь-яких систем, *розглядається як явище*, що їх характеризує в статичці, *організація вважається забезпечувальним процесом* (Акоф, 1969; Тютин, 1988).

Можливості використання понять загальної методології для осмислення біогеоценологічних явищ і процесів є достатньо широкими.

*Організованість є властивістю тієї чи іншої системи, її частин, компонентів, елементів, яка описує стани дискретності, членованості, диференційованості, структурованості, упорядкованості, невпорядкованості, системи зв'язків, функціонування, адаптованості, тобто певні, пов'язані між собою, стани складу, будови, зв'язків; системності чи сумативності угруповання; конкретний момент процесу організації, що визначають її стійкість на основі забезпечуючих структур і особливий етап розвитку структури.* Комплексна характеристика організованості є неможливою, але існують різні її типи. *Організованість як стан біогеоценозу* може оцінюватися як специфічно, так і неспецифічно щодо його складу та будови. Склад специфічно визначається різними ценопопуляціями, а неспецифічно – екоморфами різних форм, розмірами та формами тіл організмів. Будова специфічно визначається фізіономічністю кожного конкретного виду біогеоценозу, формою та орієнтацією в просторі його тіла, картинами горизонтальної та вертикальної членованості.

Система зв'язків неспецифічно може бути виражена її різними типами, а специфічно – конкретними консорціями, трофічними, біохімічними та взагалі ланцюгами та сітками взаємообумовленого існування.

Такий прояв організованості, як упорядкованість, може характеризувати прилаштованість складу, взаємообумовлене існування видів і має розглядатися більш як функціональна, ніж структурно виражена в будові, взаємопроникненні та динамічності тіл.

Високий ступінь організованості передбачає збереження та розвиток відносної самостійності підсистем і компонентів, а також використання, нейтралізацію випадкових явищ і процесів.

**Організованість, як уявний та реальний стан біогеоценозу**, має різні вирази щодо статички та динаміки його існування, складу, будови та зв'язків. Системне розуміння біогеоценозу як відчленованої єдності живих організмів, структур і факторів неживої природи припускає об'єктивно існуючі певні рівні цілісності та сумативності, упорядкованості та невпорядкованості, що вкладається в схему В. М. Сукачова (рис. 2.1.1).

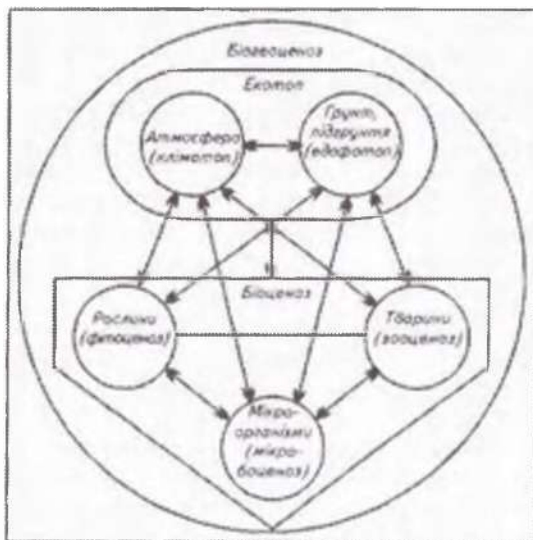


Рис. 2.1.1. Схема взаємодії компонентів біогеоценозу (за В. М. Сукачовим)

Невизначено велика складність взаємного розташування органів, частин і тіл рослинних організмів, яка відображається в архітєктоніці крон, лікторозміщенні, листовій мозаїці, невпорядкованих рухах рослин і тварин лісволяє вважати хаос однією з атрибутивних властивостей лісового (як і будь-якого) біогеоценозу (Шанда, 1996).

У біології та екології поняттям «хаос» описується нез'ясованість причин, випадковість, мала ймовірність або відсутність повторень у явищах та процесах, практична неможливість прогнозування, невизначеність будь-яких помітних закономірностей, просторово-часових масштабів структури, складу, будови, зв'язків та ін. **Проблема хаосу ще недостатньо розроблена як широка загальнобіологічна.** У теорії та методології біологічної науки хаос мало усвідомлюється як феномен усіх рівнів організованості життя – від субмолекулярного до біосферного. Це виявляється в різних просто-

рово-часових масштабах розташування та переміщення молекул, клітинних органел, цитоплазми, соматичних та статевих клітин, внутрішньоорганізмених рідин, самих організмів, їхніх діаспор, а також різнобічної неупорядкованості угруповань організмів, динамічності меж екосистем та біосфери.

П. Джейм, Дж. Мартин (1988) писали, що, можливо, «порядок» та «хаос» існують у людській свідомості у вигляді уявних суджень, відповідно до певних словесних символів. Можливо, *«хаос» є деякою своєрідною формою порядку, яка ще не зрозуміла нами.*

Поняття хаосу (Аверьянов, 1986) вказує на 1) системи з непізнаними закономірностями зв'язків складаючих елементів; 2) системи з нижчими формами зв'язків їхніх елементів по відношенню до систем з вищими формами зв'язків; 3) одну чи групу систем, які є фоном відносно досліджуваної системи. Хаос, як непізнана закономірність, усе ж має відносний характер взаємозв'язку, тобто певний порядок об'єктів і явищ. *Принципова різниця в поняттях «система» та «хаос» практично відсутня* (Аверьянов, 1986). Цілком імовірним є те, що існують також різновиди хаосу, як і різновиди систем, окрім того, є специфічні форми хаосу. Тому ізоморфізм типів систем та хаосу ми вважаємо цілком припустимим. Хаос, як тимчасовий чи довготривалий стан системи, у своїй сутності є такою системою. Якщо ми визнаємо існування систем самовідновлюваних, саморегульованих, великих, малих, замкнених, самоорганізованих, динамічних, які розвиваються, деградують, прогресують у певних своїх характеристиках і т.д., то такими ж самими можуть бути хаотичні утворення, або форми хаосу. Слід визначити однорядними із системотвірними чи системоруйнівними факторами зрозумілих нам систем ті чинники, які ведуть до хаосу – хаосотвірні та хаосоруйнівні. Цілком доцільним, а не риторичним є питання про співвідношення системоруйнівних та хаосотвірних, системотвірних та хаосоруйнівних факторів, тому що руйнування системи може бути її спрощенням чи переходом в інший стан, при якому реалізується певна стадія чи фаза хаосу.

Хаос можна визначити як об'єктивну характеристику непізнаної системи або такої, де опис чи аналіз не дав надійних результатів. З ортодоксальної точки зору системність угруповань організмів є хаосом. Розташування та переміщення організмів, орієнтація та рухи органів рослин у просторі в процесі росту та розвитку, поява нових організмів, нових частин та органів тіла рослин, розвиток та поширення плодів, самовідтворення, регенерація організмів, горизонтальна мозаїка угруповань, різноякісна та різнокількісна надземна та підземна (просторова) ярусність, різномасштабні часові зміни – усе це та багато іншого може визначатися як хаос.

Отже, система та хаос є тими поняттями, котрими слід описувати угруповання організмів. *Явища та процеси системності та хаотичності є атрибутами екологічних систем з різними проявами.* Нез'ясованість причин, випадковість, мала ймовірність або повна відсутність повторень

вкладається в просторово-часове, об'єктивне явище хаосу. Хаос ми вважаємо такою формою організованості, структури та еволюції угруповань організмів, яка поки що не подана у вигляді упорядкованих уявлень про будову, склад, взаємозв'язки: у послідовності, у причинній залежності явищ та процесів він є малопрогнозованим та малоз'ясованим.

Проблему хаосу можна вважати одним з теоретичних аспектів системного та структурного аналізу будь-яких екологічних ситуацій, особливо техногенних, коли порушуються по-різному всі компоненти ландшафту. Характерними умовами хаосу є комбінування рівнів і напрямів порушень компонентів екосистем.

*Екологічна роль хаосу* визначається багатоспрямованими проявами потенціальних можливостей середовища організмів та самого угруповання. Середовище, як система факторів, характеризується їхньою невпорядкованістю, невизначеністю, розбіжністю просторово-часових впливів, діапазонів, концентрацій, напружень дії. Природне заростання порушених земель є процесом зосередження та прояву потенціальних можливостей екоотопів. Потенції екоотопу, виражені градієнтами факторів його екологічного спектра, забезпечують інтегровані реакції популяцій організмів, їхнє утримання та виживання в цьому екоотопі. Хаотичність структури угруповань організмів є безпосереднім проявом властивостей їхнього екологічного простору. З таких позицій ми можемо говорити про *індикаторну* для цього простору *роль еколого-таксономічних спектрів* угруповань. Слід також звернути увагу, що ймовірнісні процеси обумовлюють хаотичну природу появи різних модифікацій, морфозів в екстремальних, особливо техногенних, умовах. Спектри таких генотипічних реакцій можуть мати різний характер, окреслювати всі фенотипічні ознаки та властивості організмів. Хаотичний, спонтанний, ймовірнісний характер властивий функціям середовищотворення різних видів. Ці функції, реакції або «стратегії» неоднакові: вони можуть бути специфічними, як і екологічна роль видів, у складанні угруповань на різних етапах сингенезу. Відзначимо, що три фундаментальні властивості всіх біологічних систем – структура, функція та еволюція можуть бути описані та проаналізовані з позицій уявлень про хаос.

Проблеми хаосу ми також пов'язуємо з процесами сингенезу (Сукачев, 1964), у широкому екологічному плані, маючи на увазі заселення просторів, відсутніх від організмів, і розвиток цих угруповань за рахунок докорінних змін (сукцесій) рослинних угруповань – у першу чергу.

Проникнення організмів на вільні площі, у простори чи об'єми територій і екотопів є ймовірнісним, хаотичним процесом. Тут хаос, як невизначені, неспрямовані рухи, «блукання» організмів та їхніх зачатків, рух біологічно-активних речовин, визначається різними складними траєкторіями переміщення, тимчасової чи постійної локалізації, кріплення чи розташування організмів, їхніх органів чи зачатків.

Теоретичні та прикладні проблеми сингенезу набувають особливої актуальності в період техногенезу та дедалі все більшого осмислення людиною негативних наслідків своєї діяльності. Сингенез відбиває одну з фундаментальних особливостей життя, пов'язану з нестримним його розповсюдженням на поверхні планети, що В. І. Вернадський (1926) назвав «розтіканням або натиском» живої речовини. Проблема сингенезу, пов'язана з рослинністю, у вузькому (як заселення вільних місцевиростань і зріджених угруповань) та в широкому (як саморозвиток, саморух) розумінні, теоретично обґрунтовується з позицій учень про екологічні адаптації, системи, біомоніторинг, прикладні напрями фіторекультивациі та безпосередньо торкається проблем хаосу.

Підкресливши, що хаос безпосередньо відбиває в людській свідомості відсутність звичного, типічного, звернемо увагу на термін «бед ленд», який зараз широко вживається у зв'язку з інтенсивною зміною природних ландшафтів людиною та появою промислових пустощ. Ще В. Б. Мак-Дугал (1935) до розряду «бед ленд» (погані землі) відносив оголені внаслідок водної ерозії, позбавлені рослинності місця біля ярів та річок. За М. Ф. Реймерсом (1990), «бед ленд» є різко та складно розчленованою, переважно з низько-гірським рельєфом, місцевістю, поверхня якої непридатна до землеробства. Таким чином, землі цього типу, як площі первинного заселення, сингенезу, зі складністю рельєфних відмінностей субстратів гірських порід, ґрунтів чи взагалі будь-яких субстратів природного чи антропоного, у тому числі техногенного, походження, являють собою хаотичні утворення. Це ми відносимо і до відвалів гірничо-збагачувальних комбінатів, де форма, об'єм, розміри, висота, складність, орієнтація в просторі тіл відвалів, особливості будови цих тіл (відкосів, терас, плато), субстрати гірських порід, які складають відвал, оточення відвалу, час відсіпки як об'єктивні та суб'єктивні фактори визначають хаотичність цих екологічних просторів та ймовірнісні процеси заростання. Відвали є переважно геологічним тишем техногенних ландшафтів. Це – специфічні техногенні урочища зі складною фаціальною будовою. Відвали та кар'єри формують кар'єрно-відвальні урочища з хаотичним нагромадженням рельєфних відмінностей на фоні інженерно-технологічних, виробничих циклів і природних явищ при розробці кар'єрів, відсіпці відвалів, змішуванні, ущільненні субстратів гірських порід у відвалах, механічних, гравітаційних процесів при формуванні відвалів. Хаос є характерною та невід'ємною атрибутивною ознакою та властивістю кар'єрно-відвальних зон чи урочищ. Це все закладає основу розвитку хаотизму серійних угруповань на відвалах і взагалі в будь-яких порушених чи оголених, вільних від рослинності, землях.

Субстратна основа хаосу рослинності техногенних екотопів через: 1) технічно та природно, спонтанно сформовані відвали або взагалі будь-які техногенні ландшафти (геохімічні чи геологічні); 2) хімізм середовища.

ґрунтів та субстратів різних земель типу «бед ленд» підкріплюється і розвивається в процесі неконтрольованого та контрольованого заселення, на фоні різних типів природного поширення організмів, їхніх зачатків, особливо розвитку бур'янової рослинності та розповсюдження інших організмів.

*Хаос, як ознака чи властивість сингенезу*, пов'язується нами з формуванням та мінливістю горизонтальної та вертикальної будови серійних угруповань, змін явищ та процесів, які їх обумовлюють. Теоретичне та прикладне вивчення сингенезу дозволяє постулювати хаос як його невід'ємний атрибут. Імовірнісні процеси анемо-, зоо-, гідро-, антропохорії, автохорність багатьох видів, невпорядкованість і циклічність виробничих циклів, випадковість порушення поверхні природного заростання в техногенних екотопах визначають розвиток хаосу на великих територіях з різними типами утворення та зміни рослинних угруповань. Фізіономічність, аспективність, монотонність деяких серійних угруповань у певні періоди формуються та існують на основі хаотичного горизонтального розміщення рослин. Від такого розуміння серійних рослинних угруповань як хаотично сформованих утворень слід переходити до розгляду горизонтальної та вертикальної будови тих, які досягають відносно стабілізації (клімаксу) та здатні існувати тривалий час. Стабільним угрупованням теж притаманні риси хаосу, що відбивають їхню організованість, певні флюктуації або ознаки сукцесій. Разом з тим підкреслимо, що хаос особливо чітко, об'єктивно виявляється в умовах природно чи антропо порушених земель, відвалів гірських порід, техногенних штучних субстратів. Хаос серійних рослинних угруповань (Шанда, 1986) відбивається їхніми індивідуальними, еколого-таксономічними спектрами, пояснюється різною розбіжністю, варіабельністю та специфічністю складу, будови та взаємозв'язків. Початкові фази заселення можуть свідчити про широкі можливості «вибору шляху» в умовах високої трофності субстратів і комфортності температурних умов і зволоження для багатьох видів.

Хаос у формуванні складу, будови, взаємодій серійних угруповань на кожному етапі, стадії чи фазі сингенезу може мати різні прояви.

Сукцесійні серійні угруповання за своєю суттю є рядами хаосу, де міра хаотизму зменшується залежно від наближення до більш стабільного стану.

Визначивши, що сингенез є багатоспрямованим процесом диференціованості угруповання, його перебудов у напрямку стабілізації (Шанда, 1992), зауважимо, що число можливих виборів розвитку зменшується по мірі «старіння» угруповання.

Розглядаючи проблему хаосу в теорії сингенезу як широкого поняття, що окреслює велику та постійну для угруповань сукупність явищ та процесів, значну увагу слід приділити теорії адаптацій. Адаптаціогенез, як і мутаціогенез, є ймовірнісним процесом хаотичної, невизначеної природи.

Сингенез як об'єктивна властивість життя, що відбиває розповсюдження живих організмів на поверхні планети, є багатофазним процесом

складання угруповань, обумовленим проникненням, взаємодією, живанням організмів, безпосередньо пов'язаним з хаосом на різних рівнях та стадіях формування угруповань. Внаслідок складних, імовірнісних, невизначено різноякісних, різнокількісних, хаотичних процесів проникнення організмів в екоотоп монотонність чи мозаїчність просторової будови, складу та всіх інших особливостей екоотопу на початкових фазах та стадіях формування угруповань можуть давати в часові багато варіацій структури, еколого-таксономічних спектрів усього угруповання та його частин. Отже, хаос, як атрибут сингенезу, визначає закономірні етапи розвитку будь-яких угруповань, екосистем і є необхідною стадією їх перетворення та змін.

Осмислення та подальша поглиблена розробка цієї проблеми має стати однією з опор теорії рослинних угруповань.

Як закономірності сингенезу, що пов'язані з хаосом на різних етапах розвитку угруповань, можна визначити такі: 1) сингенез є об'єктивною атрибутивною властивістю життя, яка відбиває розповсюдження живих організмів на поверхні планети; 2) як процес складання угруповань є загальним і єдиним для всіх організмів і включає їхнє проникнення, взаємодії, живання; 3) сингенез є багатоетапним, складним процесом; 4) сингенез відзначається просторово-часовою дискретністю в будь-якій ділянці території чи акваторії; 5) процеси проникнення, вселення, складання, живання часто упереджено пов'язують з уявленням про певний екологічний добір, конкуренцію, випускаючи з поля зору об'єктивність сприятливих взаємодій та взаємовпливів; 6) суміщення екологічних ніш не завжди є конкуренцією і спільне виростання видів може мати характер симбіозу (у широкому розумінні), синергізму, нейтралізму та бути закономірним, а не випадковим; 7) сингенез завершується більш або менш стабільним станом угруповання; 8) можливим є утримання в угрупованні екоотопічно нестійких видів, у яких така нестійкість компенсується ценотично; 9) різноманітність угруповань, яку здебільше тлумачать як видову, не є закономірною і результуючою для стадій відносної стабільності (у багатьох угрупованнях, особливо при різних екстремумах, початкові етапи сингенезу відзначаються більшою видовою складністю, ніж завершальні); 10) монотонність просторової будови, складу та всіх інших особливостей екоотопу на початкових фазах та стадіях формування угруповань можуть давати багато варіацій будови, складу, еколого-таксономічних спектрів усього угруповання та його частин унаслідок складних, імовірнісних, невизначено різноякісних і різнокількісних, хаотичних процесів проникнення організмів у цей екоотоп.

Розглядаючи сингенез як якісно та кількісно складний, неоднорідний, імовірнісний процес, ми звернули увагу на його суттєву залежність від особливостей проникнення та вселення, котрі виявляються в різних просторово-часових масштабах із суміщенням у рослинних угрупованнях різ-



них життєвих форм і форм різної антропотолерантності. Проникнення рослин у вільні чи заселені рослинами простори обумовлене їхніми походженням, ознаками і властивостями, кількістю діаспор та факторами їхнього занесення, особливостями екологічних умов. Проникнення є процесом подолання бар'єрів, насамперед абіотичного характеру. Проникнення через потрапляння тим чи іншим шляхом є первинним етапом експансії різних видів з наступним їхнім розвитком. При відсутності блокуючих факторів відбувається вселення, поширення, заселення будь-якого вільного від рослинності простору чи конкретного угруповання.

Проникнення може бути: 1) одно- або, здебільшого, багатофакторно обумовленим; 2) одно- чи багаторазовим; 3) постійним або періодичним; 4) різнокількісним; 5) рівномірним чи нерівномірним. Різні види, залежно від властивих їм екологічних спектрів, можуть захоплювати весь простір або окремі його локуси, утворювати одно- чи полівидові угруповання. Проникнення може блокуватися механічно (рельєфні утворення, водойми, висока рослинність, споруди) або фізико-хімічними властивостями ґрунтів і субстратів, особливо твердістю, щільністю, хімізмом, зволоженням, термічними умовами.

Вселення ми вважаємо таким наслідком проникнення діаспор, який проявляється ростом і розвитком рослин у визначених межах чи на всій площі та збереженням їх протягом певного періоду. Виживання характеризує існування та розмноження рослин у просторі проникнення досить тривалий час, а поширення – заселення ними нових просторів і близьких локусів.

Для характеристики складних процесів первинного заселення вільних просторів ми вважаємо доцільним ввести такі поняття: 1) сила проникнення, котра визначається кількістю діаспор на одиницю площі чи об'єму вільного або заселеного простору; 2) енергія вселення, що характеризує кількість пробуджених до життя діаспор на одиницю площі; 3) швидкість вселення, що є лінійним чи просторовим просуванням одного чи декількох видів на заселених площах за одиницю часу; 4) коефіцієнт виживання оцінюється відношенням кількості існуючих (тих, що збереглися) до кількості пророслих рослин за певний час. Селективну цінність видів ми визначаємо енергією вселення та коефіцієнтами виживання.

Вважаємо за окреме виділити основні типи проникнення: 1) фронтальне; 2) мозаїчне; 3) змішане. Типи проникнення, вселення та поширення рослин можуть не збігатися внаслідок різних факторів, які характеризують кожний простір проникнення.

Первинні імовірнісні явища розвитку рослинності за скотопічного добору видів і форм змінюються каналізованим формуванням угруповань монотонного характеру чи складних мозаїчних або дифузних профітоценозів, залежно від властивостей проникнення, вселення, приживання рослин (ецецису).

Сингенез, як один з компонентів складної зміни розвитку фітоценозів, у сучасних, реальних умовах забезпечує: 1) більш або менш реальну стійкість зональних фітоценозів; 2) добір антропотолерантних рослин і угруповань.

Сингенетичні сукцесії, як процес досягнення угрупованнями певного ступеня адекватності середовищу, можна вважати своєрідним індикатором його умов.

Усі ці процеси описуються в сукупності категорією «організація». Л. О. Петрушенко (1967) відмічав, що організація (підвищення організованості) і дезорганізація (зниження організованості) є відносними. Руїни будівель з точки зору архітектури – це хаос, безпорядок, а з точки зору механіки вони є системами з властивою їм специфічною організованістю.

**Організація, як синонім розвитку рослинного угруповання,** може розглядатися багатопланово, у різних просторово-часових масштабах, їй властива просторово-часова асинхронність: 1) на фоні мозаїчності, парцелярності та ярусності угруповання вона більш відчутна та помітна; 2) при відносно монотонній вертикальній і горизонтальній будові вона виявляється за рахунок екоотно-серединних відмінностей. Вона є: 1) багатоспрямованим процесом, який визначає розвиток структури (як способу зв'язків), системності, тобто втілює інтеграцію та взаємодії системотвірних факторів, визначаючи розвиток частин, підсистем, компонентів, елементів; 2) постійною атрибутивною властивістю всіх динамічних систем; 3) процесом становлення організованості, що забезпечує певний її рівень, наявність зв'язків, які формують сталість системи; 4) багатапним процесом становлення структури будь-якої системи з певним рівнем паралелізму різноспрямованих, але підпорядкованих загальному напрямку, часткових явищ і процесів; 5) ускладненням, спрощенням, розширенням складу, будови, зв'язків, функцій; 6) особливим станом розвитку структури; 7) характерною зміною загальної стереобудови угруповання організмів, надземної та підземної ярусності; освоєння вертикальних і горизонтальних просторових ніш. **Організація обумовлює переформування сіткової системи зв'язків:** 1) перебудови характеру впливів; 2) змін у їхній силі, напруженнях, концентраціях, діапазонах; 3) мінливості в просторі та часових зв'язках, відповідно до потреб угруповання.

Організація в рослинних угрупованнях будь-якого походження характеризує рухомість їхніх стадій за рахунок онтогенетичних змін рослинних організмів як елементів, частин і компонентів, а також загалом цих систем. Вона є неупорядкованим процесом з виявом локальних властивостей екотопу та едатоцу, видової та популяційної специфіки угруповань. Це: 1) особлива форма зв'язку; 2) процес, націлений на висхідну стадію розвитку системи; 3) доцільне функціонування або взаємодії частин системи, що забезпечують її адаптацію; 4) послідовні зміни внутрішньосистемних пара-

метрів на основі об'єктивних неконтрольованих або контрольованих процесів росту, розвитку та продуктивності природних чи антропо сформованих рослинних угруповань.

*Самоорганізація є об'єктивним процесом саморухомості угруповання в часі.* Вона підпорядкована одним і тим же закономірностям незалежно від їхньої спрямованості до стабільного чи нестабільного стану угруповання. Одні і ті ж фактори, явища та процеси можуть бути як системотвірними, так і системоруйнівними: взаємовпливи організмів, конкуренція, адаптивне реагування, поповнення та збіднення складу, ускладнення та спрощення будови, зміни співвідношень функціональних груп.

У рослинному угрупованні організми пов'язані багатоманітними зв'язками. На рівні певних ланок, елементів, осередків і всього рослинного угруповання в процесі розвитку забезпечується стабільність елементів і зв'язків. *Стан системи може визначитися організацією та дезорганізацією* (Петрушенко, 1967), вона має бути в організованому та неорганізованому вигляді залежно від сітей зв'язків.

Уявлення про організацію і організованість рослинних угруповань є одним з осяжних і недостатньо диференційованих в екологічній науці. Отже, біогеоценоз відзначається своєю організованістю та процесами організації, котрі усталено відображають його просторово-часову нестабільність, яка може виражатися невизначено великою множиною картин.

## 2.2 Склад біогеоценозів як об'єкт теорії

### 2.2.1 Узагальнений підхід

Теорія складу угруповань організмів була та залишається полем широкого осмислення його суті на основі визначень різнорівневих і різнозначущих понять, які об'єктивно чи суб'єктивно характеризують його елементи та компоненти за їхнім таксономічним, вузькоценотичним, широким екологічним і генетичним змістом (Белова, 1999; Бельгард, 1950; Бигон, 1989; Голубець, 2000; Грант, 1980; Уиттекер, 1980; Дідух, 1998; Ємельянов, 1999; Івашов, 1991; Миркин, 1962; Одум, 1986; Раменский, 1952; Солбриг, 1982; Шеляг-Сосонко, 1969; Шмальгаузен, 1969).

Склад угруповань організмів як теоретичного об'єкта досліджень може аналізуватися з позицій загальнонаукової та дисциплінарної екологічної методології, відповідно до певних рівнів формалізації, елементно-структурного підходу, таксономічних і екоморфічних узагальнень.

Складу угруповань (біогеоценозів), як невизначено великій сукупності живих організмів різних царств живої природи, притаманні пероз'ємна єдність у самій собі та з усією множиною структур і факторів неживої при-

роди (біокосного, косного характеру) у певному, більш-менш однорідному, відчленованому від інших, просторі (об'ємі) біосфери, з певним рівнем циклічного функціонування. Склад може вивчатися на субмікроскопічному та мікроскопічному рівнях і в межах мезо- макро- та, можливо, мегарозмірностей фізико-хімічними та біологічними методами, з виявленням ізотопно-атомних, молекулярних, хімічних, фізичних, мас-енергетичних, стереометричних, таксономічних, фенотипічних, екологічних відмінностей і ємностей. Це відповідає суті біогеоценозу як елементарної структурно-функціональної одиниці біосфери загалом і, зокрема, його біорізноманіттю, що проявляється в таксономічній, екоморфічній, фенотипічній, фізіолого-біохімічній дискретності, у ценотичній і функціональній ієрархічності в різних просторово-часових масштабах еволюції цього угруповання та всього ландшафту.

Кожен рівень організованості складу – молекулярний, клітинний, організмний, популяційний відзначається видовими та екологічними відмінностями. Склад є фіксованим і динамічним виразом дискретності біогеоценозу в системах його елементно-компонентної диференційованості з урахуванням просторових форм і мас-енергетичних одиниць.

Рівні дискретності складу мають різну об'єктивну, суб'єктивну визначеність і вирази на фоні таксономічної та екологічної членованості.

Склад угруповань організмів є великою системою, що формується та розвивається в постійній рухомості його складових за рахунок їхніх взаємн, реагування та впливу на середовища, у яких вони знаходяться, що їх оточують і які вони видозмінюють. Він має невизначено велику множили зв'язків взаємодіючих різноякісних елементів і компонентів на фоні внутрішньої та зовнішньої факторіальної обумовленості. Він є системою, що може вивчатися з позицій теорії множин з різнорівневим об'єктивно існуючим комплексом неоднорідної організованості.

У біологічному плані кожне угруповання відзначається індивідуальною, груповою, таксономічною, екологічною, генетичною, еволюційною різноманітністю.

Таксономічна та екоморфічна різноманітність у різних царствах живої природи та на різних рівнях розмірностей, при тих чи інших змінах або стабільності, може не корелювати. Збіги чи розбіжності змін складу організмів у різних рівнях і формах його дискретності є маловивченими, імовірнісними явищами.

Склад угруповань організмів у своїй дискретності певною мірою імітує організованість живого, відповідно до його царств, на молекулярному, клітинному, організменому, популяційному рівнях. Він є досить рухоми, аморфним утворенням, невизначеним у своїх елементах і компонентах, яке модифікується на фоні змін еңдо- та екзогенних факторів абіотичної та біокосної природи, включаючи проникнення, вселення, утримання чи втрату екологічних позицій певними видами.

Така об'єктивно існуюча нестабільність складу логічно вимагає уточнення введеного в екологію В. М. Марковим (1962) поняття «видова ємність», яке визначає число видів, «нормально» існуючих в угрупованні. Саме уявлення про норму існування є досить розмитим, воно може включати різні стани організмів. Видова ємність В. М. Маркова, імовірно, не враховує тих видів, які деградують, випадково попадають в угруповання, мігрують або знаходяться в угрупованні в мінімальних чи зникаючих кількостях. Виходячи з цього, стан складу організмів будь-якого угруповання, у межах певних царств живої природи і різних таксонів, доцільніше визначати як таксономічну ємність (за числом усіх видів) у кожний даний момент його існування або таксономічну ємність будь-якої родини, роду, стосовно насамперед рослинних, тваринних організмів і грибів.

Сукупностям організмів, які складають угруповання, притаманні різні міри сумативності, цілісності, упорядкованості, хаотичності, динаміки, аб- і адаптивності, інтегративності. Як системні ознаки складу угруповань (як сукупності організмів) визначимо відчленованість (ізоляцію) від інших, дискретність, організованість, ємність, ріст, множинність з похідними поняттями «елемент», «компонент», «підсистема».

Загальними ознаками складу також є: різнорівнева природна специфічність елементів, компонентів, частин, підсистем; природна індивідуальність елементів і компонентів; подільність елементів і компонентів; природна близькість певних елементів і компонентів; сутнісна значущість чисельності в межах кожної групи елементів і компонентів і їхні співвідношення; різна тривалість існування елементів і компонентів; зміни чисельності за рахунок зовнішнього поповнення, розмноження, смертності та міграцій. Серед властивостей складу відзначимо стан, диференційованість, взаємозв'язки, аб- і адаптаційність, генезис, розвиток, незамкненість, інтеграцію, екологічний поліморфізм (у широкому розумінні), генетичну гетерогенність, динамічність, взаємообумовленість існування, функціональну специфічність елементів і компонентів, самовідтворення, самопідтримання, саморегуляцію, емерджентність, цілісне реагування на збудуючі впливи.

Склад біогеоценозу за своєю суттю є системою з відповідними системними ознаками та властивостями, що формалізовано В. М. Садовським (1974) були розчленовані так: група А (внутрішні змістовні) – організованість, структура, елемент, множина, підсистема, відношення, зв'язок, канали зв'язку; група В (специфічні особливості) – диференційованість, ізоляція, модифікація, інтеграція, конкуренція, стабільність, сприйняття, збереження, переробка інформації, саморегуляція; група С (поведінка системи) – стан системи, функціонування, зміни, ріст, розвиток, адаптація, гомеостаз, еволюція тощо.

Різнорівнева дискретність складу виявляється в ценотичній і функціональній ієрархічності, різних формах загальної і специфічної активності,

поліфункціональності. З позицій загальної теорії систем ці ознаки та властивості можуть бути значно розширені та диференційовані.

У теорії складу можна виділити аналітичний і синтетичний підходи щодо елементів, компонентів, частин і підсистем. Відповідно до його системних ознак і властивостей слід виділити субстратний і функціональний підходи, за якими аналіз складу може здійснюватися як у статичі, так і в динаміці, з фіксованими моментами складання, адаптивності та саморегулювання. Функціями складу є специфічне середовищотворення та формування сітьової структури взаємообумовленого існування.

Склад будь-якого угруповання як сукупність індивідів, індивідуальних форм, генотипів різної складності, елементів різних царств живої природи характеризує його індивідуальність, унікальність.

Багатоплановий аналіз і осмислення складу рослинних угруповань слугує розвитку загальної теорії угруповань організмів.

Таксономічно рослинні угруповання відзначені певними наборами, кількостями видів (видовий об'єм), родів, родин і їхніми співвідношеннями (таксономічні спектри різних ступенів).

Склад як результуючий вираз формування та розвитку угруповання, як адаптивна сукупність організмів може відобразитися таксономічними та екоморфічними спектрами у вигляді зменшуваних рядів, таблиць, графіків деревоподібної форми, колоно- та колоподібних діаграм (Шанда, 1986).

Поняття «елемент», далі неподільної сутності, щодо будь-якого рослинного, тваринного чи грибового організму відповідає його індивідуалістичному розумінню. Воно може бути використане в теорії складу різних угруповань, але з певною довільністю, якщо абстрагуватися від явищ модularity (Бигон, 1989), метамерії, колоніальності, клоування, природних поділів, дроблення організмів і формування агамних комплексів з невизначеними індивідуальностями.

Розмноження модularityних і унітарних організмів і збільшення поліморфності на фоні їхньої гетерогенності значно ускладнюють структуру біогеоценозу.

Вичерпність складу рослинних угруповань має різні рівні залежно від систем визначення. Окремі рослинні організми є його елементами, але для вегетативно розмножуваних видів така дискретність стає невизначеною:

- 1) їхні поєднання чи осередки, як комплекси елементів, можна уявляти як компоненти, а їхній просторовий розподіл – як частини угруповань;
- 2) на фоні системи таксономічного членування рослинне угруповання виявляється індивідами, групами, ценопопуляціями;
- 3) співвідношення екоморф, як екоморфічний спектр, є показником еколого-флористичної фази чи стадії угруповання;
- 4) спектри екоморф різних типів по-різному характеризують екологічний стан рослинного угруповання та тенденції його неретворення;

5) комбінативна здатність є властивістю будь-якого виду утворювати стійкі поєднання з іншими видами на фоні екологічних і ценологічних факторів, вона має вираз притягнення, спряження, пов'язана із сумісним і окремим траплянням видів, відбиває ценологічну роль видів зі зростаючим і зменшуваним траплянням;

6) склад, будова, зв'язки є інтегрованим виразом процесу складання угруповання;

7) склад і будова формується і змінюється так, щоб лінії основних життєвих процесів не збігалися, а ті періоди, коли це має місце, призводять до порушення балансу та елімінації певних видів;

8) склад угруповань у стереоекологічному плані як система рослинних стерсоморф (Шанда, 2002) може бути представлений неспорідненими геометричними формами складної просторової організованості, відбиваючи узгодженість зайняття простору та взаємопроникнення щодо форм.

Складання угруповань є неперервним, включає різні явища і підпорядковане процесам попадання, проникнення, втиснення, виживання видів у незайнятих просторах і в угрупованнях. Разом з тим слід відзначити, що *склад об'єктивно формується і переформовується на основі незбігу інтенсивності життєвих процесів видів угруповання. Це може обумовлювати елімінацію, меза- або гіпобіоз певних видів.*

Самоорганізація є одним із проявів явищ, процесів організації угруповань організмів. Вона виявляється в рослинних угрупованнях як реалізація внутрішніх ресурсів і можливостей за рахунок:

1) появи в складі угруповання необхідних в певний момент розвитку якісно та кількісно різних елементів і компонентів;

2) усунення їхньої надмірної кількості;

3) збереження адаптованих середовищу форм;

4) блокування переходу в латентний стан або міграції певних елементів;

5) несуттєвих змін таксономічних і екоморфічних спектрів;

6) змін поліморфізму та чисельності ценопопуляцій.

*Саморегуляція складу, як його властивість, є суттєво важливою для його стабільності. Підтримання стабільності складу забезпечується певним рівнем збалансованості середніх показників втрат і приростання складаючих його елементів і компонентів, оборотними змінами складу при незначних відхиленнях від посереднього стану. Рухомість складу біогеоценозу характеризує взаємну адаптивність та інтеграцію взаємодій усіх компонентів і елементів.*

Динаміка складу біогеоценозів обумовлюється онтогенетичними та екологічними змінами елементів, що його складають: появою на світ, ростом і розвитком, зростанням, збільшенням маси, відмиранням, впаданням у сплячку, різкими змінами життєдіяльності (ана-, гіпо-, мезабіоз), поповненням ґрунту, міграцією, відторгненням.

Саморегуляція складу може розглядатися як комплекс флюктуаційних явищ і процесів, компенсуючих і нейтралізуючих несуттєві зміни видів та їхньої екологічної, ценотичної значущості.

*Склад є функцією складного взаємообумовленого існування видів з різними рівнями їхнього стану в той чи інший період життєдіяльності, росту та розвитку.*

Оптимальний та інші стани елементів і компонентів угруповань визначаються їхніми генотипічними нормами реакцій на вплив середовища, їхніми ценотичними функціями (значущістю) та потенціальними можливостями. Ценотична роль того чи іншого виду в угрупованні може варіювати на фоні умов середовища.

Синекологічний або фітоценотичний (Воронов, 1963) оптимум того чи іншого виду в угрупованні може не збігатися з аутоекологічним, відхилятися від нього на фоні умов, потреб і забезпечуючих факторів. Синекологічний оптимум є видоспецифічним, генотипічно обумовленим станом організму чи ценопопуляції, котрий максимально забезпечує факторіально-ресурсні потреби, відтворення чи збереження екологічних позицій (ценотичної ролі) в угрупованні. Множинність таких оптимумів (для всіх видів) можна припустити тільки гіпотетично.

Синекологічний оптимум (як ценотичний) припускає динамічні картини локальних екстремумів з імовірнісним випаданням і паступним відтворенням видів. Хаотизм просторової будови і складу в межах ценотичного оптимуму закономірно обумовлює суміщення локальних оптимумів і екстремумів існування, розпадання та відтворення цих сутностей, а при можливих змінах умов сприяння їхнім ініціальним функціям щодо докорінних перебудов угруповання.

У системі складу рослинних угруповань є елементи та компоненти (індивіди, екоелементи, групи, ценопопуляції видів), які відзначаються різними рівнями толерантності щодо абіотичних і біотичних факторів окремо та загальної, інтегративної, ценотично (синекологічно) обумовленої. При цьому найбільш вразливі з них можуть обмежувати стабільність та існування угруповання за певної зміни умов, деградує в своїй життєдіяльності та випадає з траво- чи деревостану. Відповідно до цього уявлення про ауто- і синекологічні амплітуди та оптимуми тих чи інших видів мають бути уточнені. Ці амплітуди, незважаючи на певні умовність, перехідну історичність їхніх визначень і незакінченість обґрунтувань, пояснюють прояви різного рівня стійкості або утримання екологічних позицій видами в межах коливань напруження, концентрації чи діапазону дії того чи іншого фактора.

Синекологічні амплітуди видів є ценотично специфічними. Вони відображають звуження або розширення потенційної стійкості та потреб щодо факторів і ресурсів того чи іншого виду в угрупованні з виокремленим, ізольованим (аутоекологічним) станом. Такий стан рослинного організму в



природі може бути виявлений у присутності інших видів або модельований експериментально. Аутоекологічні та синекологічні особливості рослинних організмів виявлені в групових ефектах деревних (Морозов, 1949) і трав'яних рослин (Чернобривенко, 1956).

Процеси аб- і адаптації видів (ценопопуляцій) у межах угруповання реалізуються на основі їхньої генетичної гетерогенності й екологічної поліморфності та мають коливальний модифікаційний характер, але не виходять за межі синекологічних амплітуд і забезпечують існування видів без втрати ними своїх екологічних ніш. Синекологічний оптимум можна розуміти як забезпечене існування, а не аутоекологічну можливість реалізувати свій біотичний потенціал росту, розмноження, освоєння простору.

Теоретично можна передбачати, що оптимальні факторіально-ресурсні умови та ізольованість будь-якого рослинного організму можуть забезпечити, на нашу думку, повну реалізацію унаслідкованого стереометричного потенціалу природної видоспецифічної форми та маси тіла.

Склад екоелементів рослинних ценопопуляцій може бути охарактеризований рядами зменшуваних визначальних якостей за їхніми рівнями життєвості та в межах фенотипічної мінливості, різноспрямованої адаптивності, функціональної активності.

Толерантність видів може бути конкретизованою щодо кожного абіотичного чи біотичного фактора. У спектрі екологічної факторіально-ресурсної толерантності організмів на фоні діяльності людини виділяється антропотолерантність. Цей термін можна широко тлумачити щодо меж стійкості індивідів популяцій, видів, угруповань, включаючи введення в культуру, одомашнення, культивування, селекцію, багатоспрямоване використання мікроорганізмів, грибів, рослин, тварин.

Антропотолерантність (Шанда, 1986) є комплексом адаптацій щодо багатьох прямих і опосередкованих впливів людини, вона відзначається видоспецифічним спектром екологічних амплітуд. Вияви тих чи інших антропних впливів може характеризувати особливий клас екоморф – антропоекоморфи, з відповідними анатомо-морфологічними, фізіолого-біохімічними та іншими особливостями. У широкому наборі антропних факторів складно виділити такі, які б не викликали змін у структурі та функціонуванні організмів і їхніх угруповань. Можуть виділятися види з широкою антропотолерантністю – свріантропоеки та низькою – стеноантропоеки. У системно-еволюційному підході антропотолерантність досліджується з позицій загальної теорії адаптацій і преадаптацій з реакціями поліморфізму, гетерогенності, антропоекоморфозів у популяціях рослин, інших організмів.

В антропотолерантності фіксовані різні форми адаптацій – від ритмів життєдіяльності до антропохорії. Формування антропотолерантності проходить двоспрямовано:

1) звуженням загального генетичного різноманіття видів і угруповань;

2) реакціями збільшення гетерогенності та поліморфності популяцій на антропо-обумовлені стреси.

Склад угруповань організмів є виразом його адаптаціогенезу та екоморфичності в процесі формування. Ценотипічна роль видів, як конкурентна здатність, є багатообумовленою, залежною від фази та стадії розвитку угруповання. Склад організмів кожного угруповання визначає його таксономічну, екоморфичну, фенетичну, генетичну ємності. Елементи всіх рівнів організованості складу певним чином пов'язані між собою. Принцип урахування певної спорідненості таких груп на основі суміжності ємностей, фондів служить розширенню, осмисленню складу угруповань, розвитку нових аспектів їхнього аналізу, особливо на основі розмірнісного, стереобіологічного підходів. Багатство форм угруповань організмів у межах кожного таксону має різні просторово-часові вияви їхнього існування та еволюції. У поглибленні екологічних характеристик угруповань організмів, у тому числі і рослинних, суттєвим є уявлення про життєві форми та їхні співвідношення.

### *2.2.2 Життєві форми, їхні прояви, таксономічні та екоморфичні спектри рослинних угруповань*

Життєва форма, чи екоморфа, є терміном, який лежить у спряженому ряді таких понять, як біоморфа, біотип, екотип, екада, екобіоморфа, ековид, екодим, екологічні групи, клін, модифікація, раса, екоелемент, скофен, епіморфа, пластодим, феноїд (Быков, 1957; Ригер, 1967). Усі ці поняття:

1) неоднозначно, неальтернативно, з повтореннями та доповненнями тлумачаться різними авторами на основі певних доцільності та відносності принципів і критеріїв визначення;

2) мають деяку міру тотожності через обов'язкове визначення формотвірного, селективного, здебільшого спадково закріпленого впливу середовища та окремих його факторів на рослинні організми, котрий виявляється фізіономічно, в їхніх морфології та в анатомії, фізіології, біохімії, інших пристосувальних ознаках, властивостях, функціях, реакціях, які забезпечують їм існування.

Учення про життєві форми відзначається тривалою, періодизованою історією, різними напрямками, складною розбіжністю принципів і критеріїв їхнього визначення (Шенников, 1964; Марков, 1962; Серебряков, 1962; Работнов, 1976).

У вивченні, осмисленні та класифікації життєвих форм І. Г. Серебряков (1962) виділяв два аспекти – еколого-морфологічний і еколого-ценотичний. Відповідно до цього є такі підходи до визначення життєвих форм. Еколого-морфологічна життєва форма у вищих рослин має своєрідний зовнішній вигляд (габітус) певної групи рослин, який формується в їхньому онтогенезі в процесі росту і розвитку в певних умовах середовища.

З еколого-ценотичних позицій життєві форми історично виникли як пристосування до найбільш повного використання всього комплексу умов місцезростання та є виразом здатності певних груп рослин до розселення та закріплення на різних територіях. Екологічна група у рослин відображає пристосування до певної групи факторів, а не до всього середовища.

Життєва форма за І. Г. Серебряковим (1962) нероз'ємно пов'язана з біологією розвитку та внутрішньою структурою органів рослин, які сволюційно сформувались за певних ґрунтово-кліматичних умов і засвідчують пристосування рослин. Своєрідність тих або інших видів рослин виражається в специфіці їхнього сезонного розвитку і способах щорічного наростання, відновлення. Життєва форма рослин змінюється в онтогенезі і набуває характерних, властивих виду особливостей тільки в дорослому стані в певних умовах зростання. Є широке та вузьке розуміння поняття «життєва форма»: від уявлень про неї як сукупності популяцій чи видів до визнання її як форми тіла, котра властива тільки певному виду, або, рідше, роду рослин з відповідними типами, класами, підкласами, групами життєвих форм в їхніх межах. Наприклад, у типі «націвчагарники», у класі «пряmostоячі», у підкласі «безрозеточні», у групі «стрижнскореневі» С. М. Зиман (1976) виділяє форми: перстач східний, чебрець Маршалла, полин повзучий, остудник Бессера та інші.

Життєва форма переважно визначається як:

- 1) результат тривалої пристосованості рослин до місцевих умов існування, виражений в їхньому зовнішньому вигляді (Алехин, 1944);
- 2) рослини, схожі за їхнім пристосуванням до всього комплексу їхнього середовища життя (Шенников, 1950);
- 3) організм, пристосований до певної амплітуди умов (Раменский, 1971);
- 4) зовнішній вигляд рослин (габітус), який відображає їхню пристосованість до умов середовища (Миркин, 1983);
- 5) групи видів рослин, схожі за своїми формами та ритмами розвитку;
- 6) тип пристосованості видів до схожих умов середовища (Реймерс, 1990).

Екоморфи, за О. Л. Белґардом (1950), – це такі життєві форми рослин, які відображають їхні пристосування до всього біогеоценозу загалом (ценоморфи) або до окремих його структурних компонентів: до кліматопу – кліматоморфи, термотопу – термоморфи, геліотопу – геліоморфи, трюфотопу – трюфоморфи, гідрологічних умов – гігроморфи.

З позицій загальнонаукової методології екологічної науки доцільно, на наш погляд, розширити уявлення про компоненти біогеоценозів, включивши в їхнє число *простір і час*. Тоді життєві форми, котрим властиві різні пристосувальні ознаки та властивості в заселенні та утриманні простору угруповання, можна назвати *топоекоморфами та хороекоморфами*, а ті, які характеризуються різними рухами в часі, – *хропоекоморфами*. До цього слід додати, що Дж. Симпсон (Северцов, 1987) мав достатньо підстав включати час у число параметрів екологічної ніші. З позицій сте-

реоекології за формами тіл або формами захопленого тілами простору можна виділити *особливий тип екоморф – стереоекоморфи* (Шанда, 2002).

Екоморфи є свідченням різнотипних екологічних адаптацій чи можливостей виду, що генетично обумовлені. Екологічні модифікації, адаптації чи екади є проявами генотипічної норми реакції виду на ценотичні впливи. Організми кожної популяції відрізняються своїми специфічними будовою та життєдіяльністю, середовищевірними, екологічними функціями, реакціями, адаптаціями, тому можуть бути визначені як різні екотипи або життєві форми.

У теорії складу рослинних угруповань система екоморф О. Л. Бельгарда (1950) дає можливість певною мірою різнобічно охарактеризувати види рослин, насамперед за їхньою ценоморфністю. Будь-який вид, як ценоморфа, може бути визначений різною екоморфністю. Гігроморфи деталізовано класифікуються як ксерофіти (Ks), ксеромезофіти (KsMs), мезоксерофіти (MsKs), мезофіти (Ms), мезогігрофіти (MsHg), гігомезофіти (HgMs) і гігрофіти (Hg). Трофоморфи відповідно членуються на оліготрофи (OgTr), олігомезотрофи (OgMsTr), мезооліготрофи (MsOgTr), мезотрофи (MsTr), мезомегатрофи (MsMgTr), мегамезотрофи (MgMsTr) і мегатрофи (MgTr). Серед геліоморф О. Л. Бельгард виділяв облигатні світлолюбні рослини – геліофіти (He), факультативні світлолюбні рослини – сціогеліофіти (ScHe), геліосціофіти – факультативні тіньові рослини (HeSc), сціофіти – облигатні тіньові види (Sc).

Усю різноманітність екоморф у межах тих чи інших ценоморф (як, наприклад, пратанів) можна звести в періодичну типологічну систему, узявши як періоди ценоморфність, геліоморфність, а як підперіоди гігро- і трофоморфність (табл. 2.2.1).

Пратанти на фоні тільки одного періоду геліоморфності мають достатньо великі розбіжності в комбінаціях трофо- і гігроморфності, що широко відображає їхні екологічні можливості. Наведений фрагмент типологічної екоморфічної періодичної системи пратантів принципово показує можливість визначення інших ценоморф при різних періодах геліоморфізму, за О. Л. Бельгардом (1950), у достатньо великій множинності їхньої екоморфності.

Вид як сукупність популяцій, екотипів має розглядатися як системи споріднених і неспоріднених життєвих форм, екоморф, які характеризують його екологічний потенціал.

Екоморфозні ємності (кількості, набори екоморф) та спектри (співвідношення екоморф) рослинних видів, родів, родин, класів у будь-якій системі таких побудов дають достатню порівняльну картину екологічних можливостей різних таксонів, які входять до складу угруповань. Осмислення екоморфічних ємностей і спектрів рослинних таксонів спряжене з проблемами їхнього внутрішньопопуляційного і внутрішньовидового поліморфізму,

Таблиця 2.2.1

## Принципова схема (фрагмент) періодичної типологічної системи екоморф (пратанти)

Гіпоморфи	Ценоморфи							Гетиморфи
	Пратанти							
<b>Ks</b>	KsOgTrHe	KsOgMsTrHe	KsMsOgTrHe	KsMsTrHe	KsMsMgTrHe	KsMgMsTrHe	KsMgTrHe	<b>He</b>
<b>KsMs</b>	KsMsOgTrHe	KsMsOgMsTrHe	KsMsMsOgTrHe	KsMsMsTrHe	KsMsMsMgTrHe	KsMsMgMsTrHe	KsMsMgTrHe	
<b>MsKs</b>	MsKsOgTrHe	MsKsOgMsTrHe	MsKsMsOgTrHe	MsKsMsTrHe	MsKsMsMgTrHe	MsKsMgMsTrHe	MsKsMgTrHe	
<b>Ms</b>	MsOgTrHe	MsOgMsTrHe	MsMsOgTrHe	MsMsTrHe	MsMsMgTrHe	MsMgMsTrHe	MsMgTrHe	
<b>MsHg</b>	MsHgOgTrHe	MsHgOgMsTrHe	MsHgMsOgTrHe	MsHgMsTrHe	MsHgMsMgTrHe	MsHgMgMsTrHe	MsHgMgTrHe	
<b>HgMs</b>	HgMsOgTrHe	HgMsOgMsTrHe	HgMsMsOgTrHe	HgMsMsTrHe	HgMsMsMgTrHe	HgMsMgMsTrHe	HgMsMgTrHe	
<b>Hg</b>	HgOgTrHe	HgOgMsTrHe	HgMsOgTrHe	HgMsTrHe	HgMsMgTrHe	HgMgMsTrHe	HgMgTrHe	
	OgTr	OgMsTr	MsOgTr	MsTr	MsMgTr	MgMsTr	MgTr	
<b>Трофоморфи</b>								

видової та родової різноманітності родин, класів і входять у коло теоретичних уявлень еволюційної ботаніки, екології, теорії систематики.

М. В. Тимофєєв-Ресовський, М. М. Воронов, О. В. Яблоков (1969) відзначають як приклад алогенезу, на рівні класу, розвиток магноліофітів, які утворили множини життєвих форм, пристосованих до різних умов існування.

Ці автори підкреслили, що кількість видів певного великого таксону характеризує його еволюційний стан: велика кількість видів того чи іншого роду засвідчує його біологічний прогрес. Зберігаюча та добираюча еволюція таксонів іде в напрямку збільшення їхньої екологічної пластичності та підсилення середовищевірних функцій.

Екологічна диференційованість рослинних видів, їхніх популяцій теоретично по-різному осмислюється. Екоелемент, за К. М. Завадським (1968), це – внутрішньо- популяційна форма, котра має певний генетичний комплекс і здатна визначатись як самостійний екотип, тобто він є зачатком екотипу.

У рослин екоелемент визначається:

- 1) морфологічно (будова і розміри тіла, тип гілкування);
- 2) фізіологічно (відношення до субстратів, ґрунтів, ритми життєдіяльності);
- 3) особливостями росту і розвитку.

Поняття «екоелемент» характеризує морфобіологічні групи організмів, подібно реагуючих на середовище. Воно близьке до терміну «ізореагент» К. Раункієра (Завадський, 1968).

Екотип у рослин характеризується як:

- 1) генетично і фізіологічно відмежовані екологічні біотиши в межах сковиду, пристосовані до певних умов середовища (Ригер, 1967);
- 2) елементарна одиниця генетичної структури популяції або локальна екологічна раса (Завадський, 1968);
- 3) екологічна форма виду (Шмальгаузен, 1969);
- 4) адаптивна раса (Грант, 1980);
- 5) сукупність особин будь-якого виду організмів, пристосована до певних умов середовища, котра має успадковані екологічно обумовлені ознаки: морфологічно різні екотипи можуть виділятися як підвиди (Реймерс, 1990);
- 6) об'єднання близьких життєвих форм або екологічна раса чи особини одного виду, що пристосовані до певних умов і мають подібні, екологічно обумовлені спадкові ознаки (Реймерс, 1990).

К. М. Завадський (1968) ототожнює екологічну расу та екотип. Екотип у його розумінні – це популяція або група популяцій із спадково закріпленими пристосуваннями до умов певного місцезростання. Пристосованість до однакових умов існування виражається в наявності в них специфічних, успадкованих морфо-фізіологічних особливостей. Екотипи формуються при заселенні нових, раніше недоступних місцезростань.

Ековид (Ригер, 1967) є групою екотипів, які генетично близькі між собою, проте за певних умов середовища можуть виділятися як окремий вид. Біотип є:

1) елементарна одиниця генетичної структури популяцій, тобто група організмів, які мають майже тотожні генотипи та фенотипічно відрізняються від інших у популяції (Завадський, 1968);

2) сукупність фенотипів, які належать до певного генотипу – елементарний вид за Г. де Фрізом, геновид за К. Раункісром, гомогенний сингамеон за Дж. Лотсі (Ригер, 1967);

3) сукупність особин у популяції, котрі близькі генотипічно та фенотипічно (Шмитхьюзен, 1966; Реймерс, 1990);

4) синонім життєвої форми (Реймерс, 1991).

Екада є: 1) пристосована до екологічних умов форма, що виникла в результаті селективного впливу зовнішнього середовища (Ригер, Михаеліс, 1967); 2) група адаптивних модифікантів (Завадський, 1968). Поняття «екада» є близьким до терміну «акомодат», яке вживається до характеристики неспадкової морфологічної реакції виду в межах його фенотипічної пластичності. Такі прояви неспадкової мінливості характеризують норму реакції генотипу, тобто його видоспецифічну здатність формувати фенотип відповідно до конкретних умов середовища. Це проявляється в анатомо-морфологічних та фізіолого-біохімічних модифікаціях. Норма реакції за О. С. Северцовим (1987) визначає межі, у котрих може змінюватися фенотип без зміни генотипу, тобто це адаптивне реагування генотипу, а морфози (що імітують мутації) є неадаптивними неспадковими реакціями.

Біоморфа та її синоніми – епіморфа, феноїд (Быков, 1988) – це: 1) синонім життєвої форми (Миркин, 1983; Реймерс, 1990); 2) життєва форма, що виражається систематичним положенням видів, їхніми формами росту та біологічними ритмами (Быков, 1988).

Екобіоморфа як єдність біоморфи та екоморфи (Быков, 1988) являє собою певну сукупність видів, які мають схожі форми росту, біологічні ритми, а також еколого-фізіологічні та середовищевірні особливості, котрі виникли в процесі природного добору в певних умовах зовнішнього середовища. Екодим (Ригер, 1967) – це група ценової таксономічної категорії, пов'язана з певним специфічним середовищем. Екоклін (Ригер, 1967) – це внутрішньовидові варіації, що виникають у результаті реакції на різні умови екологічних зон, які входять в ареал виду. Клін (клина) є: 1) збільшенням або зменшенням частоти фенотипів (або відповідних алелів) у вигляді градієнта якоїсь географічної лінії (Ригер, 1967); 2) уся гама переходів від одного крайнього варіанту ознаки до іншого (Майр, 1968); 3) поступова зміна ценоекосистем, ценопопуляцій або виду у зв'язку з градієнтами екологічних факторів: до екоклінів відносяться також екологічні ряди (Быков, 1988); 4) поступові морфологічні зміни, що відповідають екологічному градієнту. Топокліни характеризують варіації, залежні від кліматичних чи

локальних умов ареалу виду (Леме, 1976). Кількість клинів популяції дорівнює числу мінливих ознак.

Екологічна раса є групою особин одних популяцій або виду, котрі характеризуються спільними пристосувальними особливостями анатомо-морфологічного чи фізіологічно-біохімічного характеру. В. Грант (1980) вважає екологічну расу одним із типів внутрішньовидової екологічної диференційованості, котрий характеризує генотипічно та фенотипічно різні сукупності особин, які пристосовані до різних осередків ареалу того чи іншого виду. Б. О. Биков (1988) ототожнює екологічну расу з екоципом. Е. Майр (1974) відмічає, що поліморфні варіанти (морфи) є генетично обумовлені зміни в межах популяції, а термін «раса» характеризує міжпопуляційні відмінності всередині одного виду. Разом з тим, на його думку, екологічною расою може бути названа локальна популяція, котра помітно адаптована до певного біотопу.

Екофени (Ригер, 1967) є рядами фенотипів, які характерні для генотипу певного виду всередині його природного ареалу. Екофени виражають норми реакції генотипу на ті або інші зміни певного екологічного фактора чи всього середовища в цілому.

Екофенотипи (Майр, 1974) окреслює сукупність ознак і властивостей рослинних організмів, котра формується на фоні екологічних умов. У такому розумінні термін «екофенотип» близький до поняття «екоцим», «топодим», «шлестотип» (Ригер, 1967), котрі характеризують групу фенотипічно відмінних особин одного таксону в конкретному середовищі.

Загалом спорідненість, паралелізм визначень формативного впливу екологічних факторів або всього середовища виявляються здебільшого пристосувальними, адаптивними змінами анатомо-морфологічного та фізіолого-біохімічного характеру.

Б. О. Биков (1988) процес формування екобіоморф у загальному процесі біогеоценогенезу називає екобіоморфозом, проте поняття «морфоз» широко вживається в генетиці (Шмальгаузен, 1948) для позначення індукованих, неспадкових, але подібних мутаціям, змін в організмах. Відносно числа життєвих форм або екоморф (за будь-якою системою їхньої класифікації), що входять у склад угруповання, родини, роду живих організмів, можна використати *поняття «екоморфічна сміність»* з абсолютним кількісним або відносним (%%) визначенням числа екоморф тієї чи іншої групи. Зауважимо також, що поняття «ємність» відносно складу організмів може виражатися не тільки в таксономічному та екоморфічному аспектах, але й стосовно екоморфозної, модифікаційної, стереометричної, фенотипічної, інформаційної ємностей тощо. Кожна одиниця ємностей відзначається своїм фондом біорізноманіття. Склад як сукупність генотипів, біологічних індивідуальностей унітарної чи фенотипів модулярної природи (Бигон, 1989) ще недостатньо теоретично осмислений у теорії екології. Це потребує



методологічних розробок як з позицій його специфічності, унікальності, так і формалізації.

Екоморфи різних класифікаційних груп включають певне число видів, різних таксонів, тому для такої характеристики екоморф можна використати поняття «*таксономічний фонд*» з абсолютними (за кількістю) або відносними (%%) показниками числа видів від їхнього загального числа в межах тієї чи іншої групи (Шанда, 1996).

*Таксономічна складність екоморф характеризується числом (фондом) видів, родів, родин та їхніми співвідношеннями (спектрами).* Таксономічні «фонд», «різноманіття» чи «багатство екоморф» багатоаспектно визначаються відповідно до принципів їх опису та визначення. Одні і ті ж і різні види можуть вписуватися в таксономічну характеристику тієї чи іншої екоморфи та разом з тим різні екоморфи екологічно характеризують види на основі їхньої генетичної гетерогенності та екологічного потенціалу.

Сенс виявлення таксономічних фондів і спектрів рослинних екоморф у сингенезі в тому, що вони в першому наближенні окреслюють поглиблення уявлень про розвиток екологічного складу рослинного угруповання, установлення екологічних можливостей різних видів. У розвитку угруповання таксономічні фонди і спектри екоморф можуть спрощуватися, збагачуватися, стабілізуватися. *Еволюція таксономічних фондів екоморф іде в напрямку зонального типу.* Об'єктивним є те, що характерні для зони екоморфи мають найбільші таксономічні фонди. У рослинних угрупованнях інтразонального типу та в деяких локусах зональних угруповань таксономічні фонди екоморф можуть мати відхилення від зонального характеру.

Таксономічні фонди екоморф різних типів загалом відповідають таксономічній ємності угруповання, вони об'єктивно залежать від екологічних потенцій видів і суб'єктивно – від принципів, підходів визначення екоморф і життєвих форм.

Зональна еволюція екоморф іде в напрямку стабілізації їхніх таксономічних фондів, а еволюція таксонів призводить до збільшення їхніх екоморфічних ємностей. Отже, склад рослинного угруповання слід характеризувати на підставі адаптивного та неадаптивного, спадково і неспадково визначеного реагування рослин, яке загалом визначає середовище угруповань, роль окремих екологічних факторів, екологічні позиції та потенції видів.

Різні екоморфи мають різні таксономічні фонди і спектри, проте характерні для зони екоморфи можуть мати в цьому певну спорідненість. Кожна стадія сингенезу якісно та кількісно характеризує екоморфи: типи екоморф можуть не змінюватися, але змінюються їхні таксономічні фонди та спектри.

У загальній теорії сингенезу ряди серійних угруповань можна розглядати як ряди таксономічних спектрів і фондів екоморф. Побудова деталізованих схем та визначення таксономічних фондів, спектрів різнотипних

життєвих форм рослинного угруповання є об'єктивно складним, багатоемким, громіздким завданням, але таким, яке поглиблює та розширює уявлення про екологічний склад рослинних угруповань та перспективи їхнього регулювання людиною.

Екоморфічна ємність будь-якого таксону є показником його екологічних, адаптивних можливостей. Такі екологічні потенції є еволюційно обумовленими та спадково визначаються: 1) екологічним спектром, тобто такою інтегрованою сукупністю екологічних амплітуд, яка розширює або звужує його екологічні валентності; 2) географічним поширенням; 3) межами чи об'ємом екологічної пластичності, тобто екологічним поліморфізмом (екотипи, екотиши, екологічні раси, життєві форми); 4) адаптивними модифікаціями анатомо-морфічного, фізіолого-біохімічного, репродуктивного характеру, котрі ілюструють спектри генотипічних норм реакцій видів.

Спектри екоморф різних типів по-різному характеризують екологічний стан рослинного угруповання та тенденції його перетворення. В угрупованнях виявляються такі явища, як комбінативні здатності видів.

Екоморфи різних типів вписуються в той чи інший таксон відповідно до його адаптивних, екологічних, генетично визначених ознак і властивостей. Здатність формувати певні життєві форми чи адаптивні модифікації є специфічною для кожного таксону, вона може обмежуватися чи збільшуватися внаслідок впливу угруповання. Адаптивні екологічні можливості будь-яких таксонів рослинного угруповання виражаються певними життєвими формами, а також екологічними модифікаціями (скадами, скофенами). *Таксономічно близькі види, роди, родини можуть визначатися гомологічними рядами екоморф і екологічних модифікацій.* Екоморфозна, екадна або екофенна ємність будь-якого виду характеризує його генотипічні норми реакцій.

У теорії різнорівневої дискретності структури рослинних угруповань аналіз складу рослинних угруповань може бути розширений шляхами переосмислення суті та вираження їхніх екологічних і таксономічних спектрів, деталізації характеристик таксонів і життєвих форм, які складають ці угруповання. Вихідними постулатами розробки основ теорії екологічних і таксономічних спектрів угруповань є, на нашу думку, те, що ця теорія є оптимальним варіантом виразу:

- 1) стану екологічної і таксономічної структурованості угруповань;
- 2) середовищотвірних функцій видів і угруповань;
- 3) ролі угруповань у зональному ландшафті;
- 4) можливих змін угруповань;
- 5) потенційних можливостей угруповань при змінах середовища;
- 6) їхньої здатності протистояти натиску мігруючих видів або тих видів, які інтенсивно розмножуються та поширюються.

Екоморфічний і таксономічний спектри можуть бути представлені як спряжений, подвійний ряд числових співвідношень таксонів і специфічних

(за принципом і визначенням) життєвих форм рослинного угруповання. Вони є природною, не жорстко детермінованою системою характеристики угруповань. Має сенс теоретичне та практичне розчленування екоморфічного і таксономічного спектрів як подвійних рядів, з яких один є багатоваріантним, а другий – обмеженим у наборі компонентів.

Рослинні таксони та різні життєві форми можуть складати ряди рясноти, щільності, покриття, чисельності, коефіцієнтів розмноження, типів розміщення організмів, популяцій, показників біомаси, енергії, певних речовин та хімічних елементів, накопичених у біомасі. Такі ряди можуть будуватися за цими та іншими довільно чи вивірено взятими характеристиками. За кількісними виразами послідовність і співвідношення життєвих форм не збігаються. Зображення спектрів можуть мати складні конфігурації, у тому числі імітувати екологічні піраміди чисел, біомас, енергії, якщо дотримується принцип послідовного зменшення або наростання певних кількостей.

*Динаміка екоморфічного і таксономічного спектрів може відбивати:*

1) гомологічні неспецифічні та специфічні реакції угруповань на зовнішні впливи;

2) стан автогенезу угруповання.

Зміни екоморфічного і таксономічного спектрів угруповань зонального типу можуть давати ряди гомологічної мінливості.

Визначення таксономічних фондів та спектрів тих екоморф, які складають рослинні угруповання на різних стадіях (і фазах) сингенезу, має сенс у теоретичному та прикладному відношенні.

Екологічна характеристика складу рослинного угруповання тільки за певними основними екоморфами значно звужує поле його екологічного аналізу, проте, на наш погляд, дає цілком надійну відносну, порівняльну картину стану угруповання у відповідний момент його існування. Розгорнутий екологічний опис складу рослинного угруповання можна реалізувати на основі використання різних систем життєвих форм.

Побудова деталізованих схем і визначення спектрів різнотипних життєвих форм рослинного угруповання є об'єктивно складним, багатоемним завданням, але таким, яке поглиблює та розширює уявлення про екологічний склад рослинних угруповань та перспективи їхнього регулювання людиною.

*Склад організмів кожного угруповання визначає його еко-, фено-, генондони.* Елементи всіх рівнів організованості складу певним чином пов'язані між собою. Принцип урахування певної спорідненості таких груп на основі суміжності емоностей, фондів, об'ємів служить розширенню осмислення складу рослинних угруповань, розвитку нових аспектів їхнього аналізу, особливо на основі розмірнісного, стереобіологічного підходів. Багатство форм у межах кожного таксону в угрупованнях організмів має різні просторово-часові вияви в їхньому існуванні та еволюції. Зосередження уявлень про біологічну різноманітність на таксономічному, екологічному та екосистемному рівнях не вичерпує всіх її проявів.

### 2.3 СТЕРЕОЕКОЛОГІЯ ТА БУДОВА БІОГЕОЦЕНОЗІВ

У системі сучасних біологічних знань проблема простору і часу здебільшого обговорюється поза межами їхніх фізичної сутності та філософського розуміння.

Біологічний зміст і екологічна значущість простору, захопленого елементами і компонентами різних рівнів органічного світу, недостатньо теоретично з'ясовані, проте їхнє поглиблене осмислення буде наближатися до таких з можливими новими аспектами бачення живої природи (Шанда, 2002).

Широке розуміння простору як важливого середовищевірного фактора та сутності, що визначає форму різних тіл живої природи на різних рівнях її організованості, є полем такого відгалудження біологічної науки, як стереобіологія всеохоплюючої галузі біологічних знань, яка вивчає особливості просторової будови всіх структур живого, роль простору в їхніх існуванні та еволюції. *Стереобіологія – це фундаментальна та універсальна система наук*, проблематику якої складають описова, якісна, порівняльна, кількісна природа просторів, захоплених елементами та компонентами всіх рівнів живого, просторові форми їхніх тіл і систем, простори, що їм відповідають, а також походження, формування, динаміка, еволюція цих просторів, закони та принципи, що проявляються в них, від уподібнення геометричним фігурам і фізичній суті простору – часу, захопленого різними біологічними структурами, – до математичних закономірностей будови різних тіл і їхніх сукупностей у неживій і живій природі.

*Просторові форми* макромолекул живого, вірусів, бактерій, клітинних органел, клітин, грибів, рослин, тварин, їхніх органів і частин у всій своїй невизначено великій різноманітності (розмінностях, протяжностях, об'ємах, масах, просторовій орієнтації, множинності складових, рухомості, дисиметриях, змінах), *безперечно, мають різні гомології та аналогії, лінійні та нелінійні залежності*.

Усім тілам різних царств живої природи властивими є не тільки складність форм, яку важко визначити повністю поза їхніми частинами стереометрично, проте також невизначено велика складність поверхонь, яка на рівнях ультрамалих розмірностей фіксується скануючими мікроскопами. Форма та будова будь-якого тіла живої природи, незалежно від розмірності, маси та об'єму, є проявом його адаптованості, функцій у середовищі, що його вміщує. З різних позицій наукового бачення стереобіологія може бути диференційована на теоретичну та математичну, загальну, часткову, описову, кількісну, морфологічну, порівняльну, фізіолого-біохімічну, біофізичну, екологічну, нормальну, патологічну, еволюційну, котрі, однак, можуть певним чином бути спряжені з проблемною допільністю форм і розмірів тіл у рослин, тварин (Холдейн, 1976; Шмидт-Ніельсен, 1987), архітектонікою рослин (Раздорский, 1958) і будовою біогеоценозів.

Усі форми живого та біокосні системи Землі як фізичні тіла та геометричні фігури мають бути осмислені з екологічних, генетичних, фізіолого-біохімічних, еволюційних, біоенергетичних позицій: 1) форма, об'єм, маса і розміри будь-якого тіла живої природи спряжені на основі їхніх функцій і адаптацій; 2) усе це спадково, видоспецифічно визначається та може модифікуватися.

Властива елементам і компонентам різних рівнів органічного світу, тілам різних царств живої природи певна морфологічна схожість, подібність просторовим фігурам або їхнім частинам і комбінаціям дозволяє проводити широкі паралелі щодо просторів, захоплених різними біологічними структурами, шукати шляхи осмислення біологічної сутності та визначення закономірностей біологічної організованості, особливо на фоні еволюційно сформованих або середовищно модифікованих форм і утворень. Відповідно в *загальній екологічній морфології*, на нашу думку, можливо виділити *стереоекологію, або екологічну стереометрію*, проблематику якої складають дослідження модифікуючої чи мутагенної дії екологічних факторів, а також просторів існування та еволюційно визначених форм різних тіл живої природи. *Стереоекологія вивчає також роль простору як екологічного фактора на клітинному, організменому, екосистемному рівнях, вплив просторової форми організмів, їхніх органів, частин або освоєного простору на життєдіяльність, розвиток, еволюцію.* На організменому рівні стереоекологія визначає відповідність і зміни форми тіла, його частин і органів їхній масі, об'єму, функціям залежно від екологічних факторів.

Об'єктами стереоморфології є особливості просторової будови елементів та компонентів живої природи, їхніх частин, органів незалежно від рівня організованості та походження на фоні фізико-хімічної, генетичної, екологічної, еволюційної обумовленості. Вона може бути диференційована подібно загальній стереобіології.

Простори, захоплені різними, біологічно близькими або віддаленими тілами, можуть виявляти подібність або спорідненість форм. Порівняльна та кількісна стереоморфологія використовує як свої вихідні підходи, образи або уподібнення просторових форм стереометричним фігурам, методи чи способи обчислення площ їхньої поверхні, перерізів або цілих чи взаємопроникаючих об'ємів. Об'єми певних ізольованих тіл (організми, їхні частини, органи, плоди) можуть бути фізично або механічно визначені на основі занурення у воду. Стереоморфологічні, стереометричні залежності організмів у біогеоценозах, їхня ценотична роль поки що знаходяться за межами сучасного бачення, вони мало опрацьовані теоретично, практично та експериментально. Відзначимо, що розміри та форми тіл живої природи еволюціонують на фоні комбінацій елементів простих геометричних фігур.

Стереобудова тіл рослин, тварин, грибів, мікроорганізмів видоспецифічно спадково визначена та екологічно обумовлена нормою реакції генотипу. Оскільки габітус, форми тіла багатьох видів рослин можна звести

усереднено до певних типів геометричних фігур або уподібнено – до їхніх різних варіацій і комбінацій: прямо чи обернено конусоподібні, пірамідально-, куле-, циліндро-, сфероїдоподібні, скіпетро-, булаво-, зонтикоподібні і т.д., то цілком логічно ввести в ряд екоморф (Бельгард, 1950) *термін «стереоморфа» як особливу просторову характеристику тих видів, яким вона забезпечує утримання екологічних позицій у тих чи інших умовах.* Наприклад, куле- чи сфероїдоподібна стереоморфа «перекотиполя» забезпечує існування, поширення і розмноження багатьох степових видів. Загалом стереоморфічність властива видам рослин і тварин як специфічний просторовий стан з певними варіаціями та корелятивними залежностями.

В. В. Альохін у 1939 році описав (Алехин, 1986) архітектурні особливості та форму (у нашому розумінні «стереоморфи») стрижнекорневих рослин степу, виділивши шість типів, серед яких три мали життєву форму – кулеподібну «перекотиполя». Аналізуючи екологічну та ценотичну значущість цієї форми, яку в свій час у 1921 році більш широко обговорювали Г. М. Висоцький, Л. І. Казакевич (див. Алехин, 1986), він відмітив, що вона має подвійний зміст: розсіювання насіння та видалення надземної маси з місця виростання даної рослини (самоочищення фітоценозу). Стереоморфи типу «перекотиполе» властиві видам: *Ceratocarpus arenarins* L., *Salsola kali* L., *Centaurea diffusa* Lam., *Falcaria vulgaris* Moench., *Gypsophila paniculata* L., *Phlomis pungens* Wiegl., *Eringium campestre* L., *Crambe tataria* Sebeok. та іншим.

Різноманіття стереоморф інтегрується в будові біогеоценозів, забезпечує формування їхніх специфічних середовищ, ефективно використання ресурсів і факторів. Стереоморфи, незалежно від виду, можуть бути класифіковані за їхньою подібністю геометричним фігурам або комбінаціям частин цих фігур.

Біологічний простір є те, що захоплене тілом живого організму, його мікробіологічною, біохімічною, біофізичною сферами, виділюваними речовинами, похідними цих сфер, які складають ореол цього простору.

У межах одного біогеоценозу на фоні розбіжностей абіотичних і біотичних умов (екотони, меротопи, мікро- і наноеднорідність, мозаїчність, розташування та щільність рослин) один і той самий вид може мати різну стереоморфічність. *Стереоморфози – це особливі модифікації просторової будови рослин, вони можуть формуватися під впливом різних факторів і відповідно визначатися як трофо-, хеміо-, радіо-, фото-, термо-, гігростереоморфози, залежно від того, що змінило їхню видоспецифічну форму.*

Стереоекоморфи як особливі життєві форми слугують як об'єктивні характеристики всього біогеоценозу загалом. Гомологічність стереоекоморф, незалежно від таксономічної належності, суміщається при просторовому аналізі з виявами гігантизму, карликовості, плагіотропності, дисиметрії.

У межах таксономічно близьких видів можна виявити подібні стереоморфи, які складатимуть гомологічні ряди. Наприклад, форма та будова тіла багатьох тонкопогових (Poaceae L.) є більш або менш наближеними, а

в межах родини айстрових (*Asteraceae* L.) більш стереоморфічно близькими є форми певних родів.

Р. Фоулі (1990) певною мірою торкнувся окремих питань стереоекології, розглядаючи аспекти еволюції людини. Посилаючись на багатьох авторів, він у загальній проблематиці значущості розмірів тіла в еволюції ссавців порушує проблему алометрії, тобто галузі, що описує зміни пропорцій тіла при змінах його розмірів. Алометричний ріст визначає зміни форми тіла внаслідок різної швидкості зростання його окремих частин. Залежності розмірів тіла та форми достатньо пояснюються деякими геометричними побудовами. Якщо форма тіла не змінюється, то подвоєння лінійних розмірів збільшує площу його поверхні в чотири рази, а об'єм – у вісім разів. Цьому правилу підпорядковані не всі алометричні залежності, але загальний принцип взаємопов'язаних змін розмірів, маси та відносної поверхні тіла домінує в екологічній морфології тварин і має адаптивне значення (закони Бергмана, Аллена).

Наслідки збільшення розмірів тіла у ссавців Р. Фоулі (1990) визначає таким чином: це розширює трофічну нішу тварин, площу живлення, підвищує мобільність, тривалість життя, ефективність терморегуляції, сповільнює темпи розмноження, впливає на взаємини в популяціях і харчових ланцюгах і на масу головного мозку.

Використання апарату стереометрії, нарисної, аналітичної, диференціальної геометрії та топології та опису різних біологічних тіл дає можливість певним чином формалізувати їхню складність, підтвердити паралелізм об'ємного бачення та обчислень і деталізувати наслідки екологічних впливів на ті чи інші структури. В обчисленнях об'ємів просторів, котрі захоплені різними тілами, вихідними є стереометричні формули та диференціювання кожного тіла на окремі частини, сума яких дає певний визначений об'єм. Математизація стереобіології та стереоекології – необхідна умова їхнього розвитку в напрямку математичного моделювання і використання ІОМ для встановлення спряженості та біологічної ролі просторів, які окреслені біологічними структурами. Це об'єктивно виводить стереобіологію до відповідних розділів сучасної теоретичної фізики (Уиллер, 1970; Левитин, 1984).

У теорії біогеоценології цілісне бачення її об'єктів – біогеоценозів – недостатньо опрацьоване із стереобіологічних позицій. Стереоекологія біогеоценозів є гілкою їхньої загальної екології, яка вивчає: 1) роль простору в їхній будові, функціонуванні та розвитку; 2) їхні просторові форми та складаючі їх елементів і компонентів; 3) диференціювання простору, ними захопленого.

**Біогеоценози** – це особливі природні тіла, що формуються внаслідок захоплення тілами організмів певних частин атмосфери, ґрунтів і материнських порід. Їх можна уявляти як складні сукупності нерухомих і рухомих

геометричних тіл живої та неживої природи, невизначено складних форм, орієнтацій, об'ємів, розмірів, маси, фізичної та геометричної суті.

Як об'ємний витвір природи тіло біогеоценозу можна розглядати у формалізованому, уніфікованому (типологічному), топологічному підходах і щодо специфічності, індивідуальності, унікальності, цілісності та членованості з характеристиками відносних і абсолютних якісних і кількісних показників.

Простір як об'єкт факторіальної екології стандартизовано розглядається стосовно площі, об'єму певних середовищ життя, життєдіяльності, життєвих циклів, росту і розвитку, розмноження, пересування, міграцій організмів, тобто складаючих або попадаючих в угруповання тіл. *Простір, захоплений біогеоценозом, є хаотично організованим.* Ця хаотичність відповідає функціональній значущості складаючих угруповання тіл і їхніх частин. Фактори, що модифікують та регулюють будову біогеоценозу, можуть описуватися з різних позицій загальної екології екосистем, факторіальної та популяційної екології.

*Склад біогеоценозу* може розглядатися як *сукупність стереоморф, стерсоморфозів і їхніх варіацій.* Тіло біогеоценозу як ціле, як певний комплекс видів має різноярусне надземне та підземне розміщення, взаємопроникнення, часто зростання складаючих його тіл рослинних організмів. Їхні взаємопроникнення та зростання створюють також невизначено велику множину різноманітних просторових тіл.

Будова є виразом нестабільної функціональної організованості біогеоценозу, залежної від багатьох внутрішніх і зовнішніх чинників, різної природи та сили (концентрації, напруженості, діапазону) дії.

Усі картини вертикальної та горизонтальної будови біогеоценозів засвідчують складну множинну візерунковатість, хаотичну організованість, невпорядкованість мозаїк зайнятих і незайнятих організмами чи їхніми частинами просторів. Просторовий розподіл органів і тіл підпорядкований оптимізації функцій рослинних організмів, а невідповідність такого розподілу порушує функції та стан рослин.

*Просторові тіла біогеоценозів, аморфні геометричні фігури* з різними рівнями зовнішньо- та внутрішньообумовленої динаміки проявляються на фоні факторів середовища, росту та розмноження організмів. Відносно статичний характер рослинних тіл і динамічні зміни положень тіл тваринних організмів виявляються в різних просторово-часових масштабах від часток секунд до діб, років, десятків років, століть (частково). Будова біогеоценозу, його елементів і компонентів різної природи є об'єктами статичної та динамічної стереоекології.

*Смість тіла біогеоценозу не є монолітною*, а різнорівнєво вертикально та горизонтально диференційованою з невизначено великою кількістю просторових ніш, які постійно змінюють свою конфігурацію під впливом



життєдіяльності живих організмів, росту, змін в онтогенезі, переходу в інший стан і відмирання.

Біогеоценозу притаманні різні рівні впорядкованості – невпорядкованості, статичності – динамічності, постійної мінливості в якісних порівняльних і кількісних описах, співвідношеннях і залежностях складаючих їх елементів, компонентів, вільних або заповнених просторів цими складовими разом з біокосними активними та інертними (певною мірою) субстратами різної природи.

Умовно виділені вертикальна шаруватість і горизонтальна розчленованість біогеоценозів відзначаються складними стереочленованістю, взаємопроникненням, динамікою елементів і компонентів.

У біогеоценозах має місце самоорганізуюча послідовність змін просторових положень тіл, як рухомості фігур, у кожний період або момент його існування. Організованість біогеоценозу з позицій стереоекології характеризує взаємну прилаштованість, адаптованість тіл, його складаючих форм, на фоні складної багатофакторіальної обумовленості.

*Біогеоценоз* як складне невизначеної форми, об'єму та конфігурації природне тіло, нестабільне в своїх проявах, має складні топографічні надземну та підземну поверхні, невизначено велике число просторових ніш, які періодично заповнюються тілами живих організмів, особливо рослин, і сезонно вивільнюються від них. Він має складні конструктивні контури в межах кожного із середовищ життя, просторові частини його відрізняються фізико-хімічними властивостями, складом, зв'язками, динамічністю. Він є виразом взаємообумовленого існування своїх елементів і компонентів. Біогеоценоз є множиною тіл, складаючих його елементів і різними рівнями варіативності форм і поверхонь, розмірів, статичності та динамічності.

Біогеоценоз є простором, диференційованим сукупністю живих організмів. Він як певний об'ємний витвір природи парцелярно диференційований на всю свою товщу (Дылис, 1969). Парцели як факторіально-ресурсні просторові утворення (Л. Шанда, 2002) можуть розглядатися як локальні екологічні ніші для тих видів, які поза ними не можуть утримувати своїх екологічних позицій.

З позицій теорії будова біогеоценозу та його визначальної підсистеми рослинного угруповання, крім стандартизованих уявлень вертикальної та горизонтальної диференційованості, має включати уявлення про їх складну просторову сутність і невизначено великі: 1) топографічну складність надземних і підземних поверхонь; 2) розбіжності у внутрішньому заповненні біотичними, біокосними, косними складними стереоелементами та компонентами на основі їхнього розсіювання, контактування, перекриття, взаємопроникнення з вільними просторовими пішами, що мало піддаються описам, визначенням, моделюванню і є нестабільними у часі.

*«Зліпки» надземної та підземної поверхонь рослинного угруповання мають складну топографічну хаотичну картину з багатьма нішами між тілами рослин і всередині них.* Будова біогеоценозу формалізовано може зображатися вертикальними та горизонтальними площинними, планіметричними (одновимірними) проєкціями, як пропонував В. В. Альохін (1986) для фітоценозів. Відповідні цьому *горизонтальні та вертикальні перетини через всю товщу рослинного угруповання* під певними кутами дають невизначено велику множину площинних проєкцій картин стереобудови. Кожний такий перетин дає нову візерункуватість. Розбіжності таких картин будуть відбивати різноякісність просторових ніш. Тіла рослин (і тварин) так само, як і загалом усього біогеоценозу, є особливими формами захоплення простору.

Простір, членований тілами живих організмів, вільні, хаотично розміщені ніші між цими тілами та їхніми частинами складають простір біогеоценозу. В екологічних дослідженнях просторові неоднорідність та орієнтація тіла біогеоценозу не завжди враховується разом з його формою та об'ємом.

Стереоєкологічні картини біогеоценозу в часовому різномасштабному перебігу навіть у період більш-менш стабільного існування (стану) можуть бути калейдоскопічно множинними. Якщо, подумки, розкласти цілісне тіло біогеоценозу на його статичні та динамічні тіла, то це може дати уявлення про формотвірні функції цих тіл. Горизонтальні пошарові зрізи тіла біогеоценозу на фоні відносно нерухомих фігур рослин, які його складають, дають неочікувані картини горизонтального розчленування в порівнянні зі статичними або динамічними картинами загальної будови.

Вертикальна паруватість біогеоценозу як у надземній, так і в підземній частинах відзначається різноякісними зрізами основних тіл, які її складають. Таке різноманіття є індивідуалізованим, у ньому фіксується індивідуальна специфічність і унікальність будови, що засвідчує глибоку індивідуалізованість угруповань, незважаючи на їхню належність до певних типів зональної рослинності.

Уявна (можливо, і реальна) складна картина тіла будь-якого біогеоценозу відображає сутнісні відмінності надземної та підземної частин, своєрідну специфіку складання та компактування тіл рослин відповідно до їхньої складної стереобудови та їхнього взаємопроникнення. Його частини *(надземна та підземна) занурені в такі біокосні тіла, як приземна атмосфера та ґрунт з підґрунтом.* Усі тіла, що складають біогеоценоз, мають різну просторово-часову рухомість і взаємну позитивну відповідність.

Складна топографічна конфігурація поверхонь тіла біогеоценозу має вияви хаотичності, системної невизначеності. Модифікації окремих елементів і компонентів будови можуть мати різний характер, залежний від циклів їхньої життєдіяльності, фаз росту, стадій розвитку, генеративної здатності, періодів спокою, відмирання та розкладання.

Комбінування горизонтальних і вертикальних положень, переміщень організмів різних царств живої природи та їхніх зачатків від аеропланктону та едафону створює динамічну стереоструктуру біогеоценозу.

Ценотична роль форм тіла організмів, які складають угруповання, недостатньо з'ясована. Очевидно, стерсоморфічність пов'язана з величиною та розмірами тіла, особливостями функціонування, адаптацій і еволюції.

Будь-який біогеоценоз як цілісне природне тіло функціонує на основі своїх автотрофної та гетеротрофної частин, тобто рослинного угруповання, його ценопопуляцій тварин, грибів, мікроорганізмів і едафону як поліфункціональної підсистеми.

Ознаками будови біогеоценозу є: 1) невизначено складні стереометричні форми тіл складаючих елементів і компонентів; 2) розмірність (у лінійних, ємнісних одиницях і числах); 3) складна («топографічна») форма надземної і підземної поверхонь у різних проекціях, з просторовими нішами різних форм і об'ємів; 4) неоднакові щільність і типи розміщень елементів і компонентів у різних частинах тіла; 5) тривалість існування тіл елементів і компонентів; 6) різна їхня здатність до росту, збільшення – зменшення об'ємів і чисельності, самовідтворення, самовідновлення, переходу в інший стан у процесі старіння, відмирання та розкладання; 7) системність і хаос.

Властивостями будови тіла біогеоценозу є: 1) структурованість; 2) шаруватість; 3) неоднорідність частин; 4) розвиток; 5) аб- і адаптивність; 6) взаємозалежність; 7) самоорганізація; 8) саморегуляція; 9) просторові поширення (ценохорія) та скорочення з можливими конкурентними явищами і процесами.

Функціями будови є: 1) поглинальна; 2) пропускна; 3) відбивна; 4) опорна; 5) захисна; 6) обмінна; 7) внутрішньо- та зовнішньосередовищевірна.

Для будови біогеоценозу характерним є те, що вона: 1) інтегрована функція його складу та взаємодій з різними якісними та кількісними виявами; 2) фізіономічно визначається складом і станом, груповими та індивідуальними особливостями видів і всього рослинного угруповання; 3) їй властиві горизонтальна та вертикальна членованість, які залежать від абіотичного та біотичного середовища; 4) її існування та зміни взаємозалежні; 5) має складну об'ємну конфігурацію та окреслюється межами вертикального і горизонтального поширення органів, частин рослин і загалом формою заповненого ними простору в період вегетації чи спокою.

Умови формування, існування, функціонування та розвитку біогеоценозу визначають яскравість, щільність, зустріральність, біомаса, розміри тіл рослин. Рослинне угруповання є сутнісно важливим чинником динамічної структурованості біогеоценозів як природних тіл. У вузькому, конкретизованому, механістичному розумінні простір рослинного угруповання можна звести до стереоструктури, окресленої тільки тілами рослин, які їх утворюють, але в цьому підході простір рослинного угруповання можна більш широко визначати на основі достатньо помітного чи відчутного поширення

або прошикнення його плодів, частин, решток і метаболітів за окреслені надземними та підземними органами межі. Вертикальна (надземна, підземна) і горизонтальна неупорядкованість та хаотичність розміщення рослин, взаємопроникнення, зростання надземних і підземних органів рослин, їхні рухи, переміщення, поширення плодів та зачатків, накопичення, зміни, поповнення, занесення, розкладання, мінералізація решток рослин у ґрунті та на його поверхні формують мало уявну теоретично і практично маловивчену в цьому плані картину динамічної будови рослинних угруповань і всього біогеоценозу.

У теорії будови рослинних угруповань можна використати формалізацію при застосуванні певних символів для позначення типів горизонтальної та вертикальної будови, їхніх станів, факторіальної обумовленості, певності змін. Горизонтальна будова може бути структурована таким чином – недиференційована (а), мало- (в), помірно- (с), складно- (d) диференційована. Типи вертикальної будови можуть бути показані як одно- (с), дво- (р), три- (q), багато- (h) ярусні. У динаміці як горизонтальна, так і вертикальна будова проявляється в змінах до спрощення (z), до ускладнення (x), а також може бути їхня відносна стабільність (s). На основі цих визначень можна скласти періодичну динамічно-статичну систему типів загальної будови рослинних угруповань відповідно до їхньої синхронної чи асинхронної динаміки чи відносної статичності (табл. 2.3.1), де як періоди вибрані типи горизонтальної та вертикальної будови, а підперіодами є характеристики змін або їхня відсутність. Подібним чином можна побудувати ще одну швидко-факторіальну періодичну типологічну систему (табл. 2.3.2), у якій підперіодами є факторіальна обумовленість ( $f_1$  – мало-,  $f_2$  – помірно-,  $f_3$  – сутніснодіючі фактори на зміни будови рослинного угруповання) та швидкість таких змін ( $v_1$  – незначна,  $v_2$  – помірна,  $v_3$  – значна). У цих періодичних системах кожен тип горизонтальної будови комбінується з різними типами вертикальної будови, їхніх стану, факторіальної обумовленості та швидкості змін. Наприклад, формула  $azex$  (табл. 2.3.1) показує зміни горизонтальної та вертикальної будови синхронно до спрощення,  $bsqx$  відображає асинхронність у станах будови: горизонтальна будова відносно стабільна, а вертикальна виявляє тенденцію до ускладнення, що є можливим при розбіжностях росту рослин у висоту. Формула  $ae f_1 v_1$  (табл. 2.3.2) описує незначні впливи факторів середовища та швидкості змін горизонтальної та вертикальної будови.

Усе це дозволяє формалізовано оцінювати інформаційну типологічну ємність загальної будови рослинних угруповань, їхнє можливе різноманіття, що є теоретично плідним. Перспективним є встановлення змін, переходів типів горизонтальної та вертикальної будови. Формалізований підхід у динаміці будови рослинних угруповань є одним з виразів оцінки динамічності стереобудови біогеоценозу.

Таблиця 2.3.1  
Періодична динамічно-статична типологічна система загальної будови рослинних угруповань.

Горизонтальна	Тип будови												Зміни горизонтальної будови в часі
	Вертикальна												
	e			p			q			h			
a	azex	azes	azpz	azpx	azps	azqz	azqx	azqs	azhz	azhx	azhs	z	
	axex	axes	axpz	axpx	axps	axqz	axqx	axqs	axhz	axhx	axhs	x	
	asex	ases	aspz	aspx	asps	asqz	asqx	asqs	ashz	ashx	ashs	s	
b	bzex	bzes	bzpz	bzpx	bzps	bzqz	bzqx	bzqs	bzhz	bzhx	bzhs	z	
	bxex	bxes	bxpz	bxpx	bxps	bxqz	bxqx	bxqs	bxbz	bxbx	bxhs	x	
	bsex	bses	bspz	bspx	bpsp	bsqz	bsqx	bsqs	bshz	bshx	bshs	s	
c	czex	czes	czpz	czpx	czps	czqz	czqx	czqs	czhz	czhx	czhs	z	
	cxex	cxes	cxpz	cxpx	cxps	cxqz	cxqx	cxqs	cxhz	cxhx	cxhs	x	
	csex	cses	cspz	cspx	cspz	csqz	csqx	csqs	cshz	cshx	cshs	s	
d	dzex	dzes	dzpz	dzpx	dzps	dzqz	dzqx	dzqs	dzhz	dzhx	dzhs	z	
	dxex	dxes	dxpz	dpxp	dpxp	dxqz	dxqx	dxqs	dxhz	dxhx	dxhs	x	
	dsex	dses	dspz	dspx	dspz	dsqz	dsqx	dsqs	dshz	dshx	dshs	s	
	z	x	z	x	s	z	x	s	z	x	s		

Зміни в часі вертикальної будови

Таблиця 2.3.2

Періодична динамічно-факторіальна типологічна система загальної будови рослинних угруповань

Горизон- тальна		Тип будови											Факторіальна обумовленість змін
		Вертикальна											
		e			p			q			h		
a	ae <sub>f<sub>1</sub>v<sub>1</sub></sub>	ae <sub>f<sub>2</sub>v<sub>2</sub></sub>	ae <sub>f<sub>3</sub>v<sub>3</sub></sub>	ap <sub>f<sub>1</sub>v<sub>1</sub></sub>	ap <sub>f<sub>2</sub>v<sub>2</sub></sub>	ap <sub>f<sub>3</sub>v<sub>3</sub></sub>	aq <sub>f<sub>1</sub>v<sub>1</sub></sub>	aq <sub>f<sub>2</sub>v<sub>2</sub></sub>	aq <sub>f<sub>3</sub>v<sub>3</sub></sub>	ah <sub>f<sub>1</sub>v<sub>1</sub></sub>	ah <sub>f<sub>2</sub>v<sub>2</sub></sub>	ah <sub>f<sub>3</sub>v<sub>3</sub></sub>	f <sub>1</sub>
	ae <sub>f<sub>2</sub>v<sub>1</sub></sub>	ae <sub>f<sub>2</sub>v<sub>2</sub></sub>	ae <sub>f<sub>2</sub>v<sub>3</sub></sub>	ap <sub>f<sub>2</sub>v<sub>1</sub></sub>	ap <sub>f<sub>2</sub>v<sub>2</sub></sub>	ap <sub>f<sub>2</sub>v<sub>3</sub></sub>	aq <sub>f<sub>2</sub>v<sub>1</sub></sub>	aq <sub>f<sub>2</sub>v<sub>2</sub></sub>	aq <sub>f<sub>2</sub>v<sub>3</sub></sub>	ah <sub>f<sub>2</sub>v<sub>1</sub></sub>	ah <sub>f<sub>2</sub>v<sub>2</sub></sub>	ah <sub>f<sub>2</sub>v<sub>3</sub></sub>	f <sub>2</sub>
	ae <sub>f<sub>3</sub>v<sub>1</sub></sub>	ae <sub>f<sub>3</sub>v<sub>2</sub></sub>	ae <sub>f<sub>3</sub>v<sub>3</sub></sub>	ap <sub>f<sub>3</sub>v<sub>1</sub></sub>	ap <sub>f<sub>3</sub>v<sub>2</sub></sub>	ap <sub>f<sub>3</sub>v<sub>3</sub></sub>	aq <sub>f<sub>3</sub>v<sub>1</sub></sub>	aq <sub>f<sub>3</sub>v<sub>2</sub></sub>	aq <sub>f<sub>3</sub>v<sub>3</sub></sub>	ah <sub>f<sub>3</sub>v<sub>1</sub></sub>	ah <sub>f<sub>3</sub>v<sub>2</sub></sub>	ah <sub>f<sub>3</sub>v<sub>3</sub></sub>	f <sub>3</sub>
b	be <sub>f<sub>1</sub>v<sub>1</sub></sub>	be <sub>f<sub>2</sub>v<sub>2</sub></sub>	be <sub>f<sub>3</sub>v<sub>3</sub></sub>	bp <sub>f<sub>1</sub>v<sub>1</sub></sub>	bp <sub>f<sub>2</sub>v<sub>2</sub></sub>	bp <sub>f<sub>3</sub>v<sub>3</sub></sub>	bq <sub>f<sub>1</sub>v<sub>1</sub></sub>	bq <sub>f<sub>2</sub>v<sub>2</sub></sub>	bq <sub>f<sub>3</sub>v<sub>3</sub></sub>	bh <sub>f<sub>1</sub>v<sub>1</sub></sub>	bh <sub>f<sub>2</sub>v<sub>2</sub></sub>	bh <sub>f<sub>3</sub>v<sub>3</sub></sub>	f <sub>1</sub>
	be <sub>f<sub>2</sub>v<sub>1</sub></sub>	be <sub>f<sub>2</sub>v<sub>2</sub></sub>	be <sub>f<sub>2</sub>v<sub>3</sub></sub>	bp <sub>f<sub>2</sub>v<sub>1</sub></sub>	bp <sub>f<sub>2</sub>v<sub>2</sub></sub>	bp <sub>f<sub>2</sub>v<sub>3</sub></sub>	bq <sub>f<sub>2</sub>v<sub>1</sub></sub>	bq <sub>f<sub>2</sub>v<sub>2</sub></sub>	bq <sub>f<sub>2</sub>v<sub>3</sub></sub>	bh <sub>f<sub>2</sub>v<sub>1</sub></sub>	bh <sub>f<sub>2</sub>v<sub>2</sub></sub>	bh <sub>f<sub>2</sub>v<sub>3</sub></sub>	f <sub>2</sub>
	be <sub>f<sub>3</sub>v<sub>1</sub></sub>	be <sub>f<sub>3</sub>v<sub>2</sub></sub>	be <sub>f<sub>3</sub>v<sub>3</sub></sub>	bp <sub>f<sub>3</sub>v<sub>1</sub></sub>	bp <sub>f<sub>3</sub>v<sub>2</sub></sub>	bp <sub>f<sub>3</sub>v<sub>3</sub></sub>	bq <sub>f<sub>3</sub>v<sub>1</sub></sub>	bq <sub>f<sub>3</sub>v<sub>2</sub></sub>	bq <sub>f<sub>3</sub>v<sub>3</sub></sub>	bh <sub>f<sub>3</sub>v<sub>1</sub></sub>	bh <sub>f<sub>3</sub>v<sub>2</sub></sub>	bh <sub>f<sub>3</sub>v<sub>3</sub></sub>	f <sub>3</sub>
c	ce <sub>f<sub>1</sub>v<sub>1</sub></sub>	ce <sub>f<sub>2</sub>v<sub>2</sub></sub>	ce <sub>f<sub>3</sub>v<sub>3</sub></sub>	cp <sub>f<sub>1</sub>v<sub>1</sub></sub>	cp <sub>f<sub>2</sub>v<sub>2</sub></sub>	cp <sub>f<sub>3</sub>v<sub>3</sub></sub>	cq <sub>f<sub>1</sub>v<sub>1</sub></sub>	cq <sub>f<sub>2</sub>v<sub>2</sub></sub>	cq <sub>f<sub>3</sub>v<sub>3</sub></sub>	ch <sub>f<sub>1</sub>v<sub>1</sub></sub>	ch <sub>f<sub>2</sub>v<sub>2</sub></sub>	ch <sub>f<sub>3</sub>v<sub>3</sub></sub>	f <sub>1</sub>
	ce <sub>f<sub>2</sub>v<sub>1</sub></sub>	ce <sub>f<sub>2</sub>v<sub>2</sub></sub>	ce <sub>f<sub>2</sub>v<sub>3</sub></sub>	cp <sub>f<sub>2</sub>v<sub>1</sub></sub>	cp <sub>f<sub>2</sub>v<sub>2</sub></sub>	cp <sub>f<sub>2</sub>v<sub>3</sub></sub>	cq <sub>f<sub>2</sub>v<sub>1</sub></sub>	cq <sub>f<sub>2</sub>v<sub>2</sub></sub>	cq <sub>f<sub>2</sub>v<sub>3</sub></sub>	ch <sub>f<sub>2</sub>v<sub>1</sub></sub>	ch <sub>f<sub>2</sub>v<sub>2</sub></sub>	ch <sub>f<sub>2</sub>v<sub>3</sub></sub>	f <sub>2</sub>
	ce <sub>f<sub>3</sub>v<sub>1</sub></sub>	ce <sub>f<sub>3</sub>v<sub>2</sub></sub>	ce <sub>f<sub>3</sub>v<sub>3</sub></sub>	cp <sub>f<sub>3</sub>v<sub>1</sub></sub>	cp <sub>f<sub>3</sub>v<sub>2</sub></sub>	cp <sub>f<sub>3</sub>v<sub>3</sub></sub>	cq <sub>f<sub>3</sub>v<sub>1</sub></sub>	cq <sub>f<sub>3</sub>v<sub>2</sub></sub>	cq <sub>f<sub>3</sub>v<sub>3</sub></sub>	ch <sub>f<sub>3</sub>v<sub>1</sub></sub>	ch <sub>f<sub>3</sub>v<sub>2</sub></sub>	ch <sub>f<sub>3</sub>v<sub>3</sub></sub>	f <sub>3</sub>
d	de <sub>f<sub>1</sub>v<sub>1</sub></sub>	de <sub>f<sub>2</sub>v<sub>2</sub></sub>	de <sub>f<sub>3</sub>v<sub>3</sub></sub>	dp <sub>f<sub>1</sub>v<sub>1</sub></sub>	dp <sub>f<sub>2</sub>v<sub>2</sub></sub>	dp <sub>f<sub>3</sub>v<sub>3</sub></sub>	dq <sub>f<sub>1</sub>v<sub>1</sub></sub>	dq <sub>f<sub>2</sub>v<sub>2</sub></sub>	dq <sub>f<sub>3</sub>v<sub>3</sub></sub>	dh <sub>f<sub>1</sub>v<sub>1</sub></sub>	dh <sub>f<sub>2</sub>v<sub>2</sub></sub>	dh <sub>f<sub>3</sub>v<sub>3</sub></sub>	f <sub>1</sub>
	de <sub>f<sub>2</sub>v<sub>1</sub></sub>	de <sub>f<sub>2</sub>v<sub>2</sub></sub>	de <sub>f<sub>2</sub>v<sub>3</sub></sub>	dp <sub>f<sub>2</sub>v<sub>1</sub></sub>	dp <sub>f<sub>2</sub>v<sub>2</sub></sub>	dp <sub>f<sub>2</sub>v<sub>3</sub></sub>	dq <sub>f<sub>2</sub>v<sub>1</sub></sub>	dq <sub>f<sub>2</sub>v<sub>2</sub></sub>	dq <sub>f<sub>2</sub>v<sub>3</sub></sub>	dh <sub>f<sub>2</sub>v<sub>1</sub></sub>	dh <sub>f<sub>2</sub>v<sub>2</sub></sub>	dh <sub>f<sub>2</sub>v<sub>3</sub></sub>	f <sub>2</sub>
	de <sub>f<sub>3</sub>v<sub>1</sub></sub>	de <sub>f<sub>3</sub>v<sub>2</sub></sub>	de <sub>f<sub>3</sub>v<sub>3</sub></sub>	dp <sub>f<sub>3</sub>v<sub>1</sub></sub>	dp <sub>f<sub>3</sub>v<sub>2</sub></sub>	dp <sub>f<sub>3</sub>v<sub>3</sub></sub>	dq <sub>f<sub>3</sub>v<sub>1</sub></sub>	dq <sub>f<sub>3</sub>v<sub>2</sub></sub>	dq <sub>f<sub>3</sub>v<sub>3</sub></sub>	dh <sub>f<sub>3</sub>v<sub>1</sub></sub>	dh <sub>f<sub>3</sub>v<sub>2</sub></sub>	dh <sub>f<sub>3</sub>v<sub>3</sub></sub>	f <sub>3</sub>
	V <sub>1</sub>	V <sub>2</sub>	V <sub>3</sub>	V <sub>1</sub>	V <sub>2</sub>	V <sub>3</sub>	V <sub>1</sub>	V <sub>2</sub>	V <sub>3</sub>	V <sub>1</sub>	V <sub>2</sub>	V <sub>3</sub>	
<b>Швидкості змін</b>													

На організменому, біогеоценотичному рівнях можуть досліджуватися особливості протяжностей об'єму, площ, орієнтації індивідуальних, групових популяційних просторів, їхня екологічна роль і наслідки їхніх змін у територіальній, просторовій поведінці організмів. У культурних рослин виявлені групові та індивідуальні видові ефекти в так званих фонових посівах або в їхніх модифікаціях (Шанда, 1971), а також роль конфігурації площі живлення окремих видів у взаємовідносинах рослин (Шанда, 1969). Наприклад, коли площа живлення рослин кукурудзи залишалася незмінною в оточенні інших видів, але була трикутною, квадратною, прямокутною, коловою, то корені її рослин відповідно перебували в призмах, паралелепіпедах, циліндрах, контури яких складали корені того чи іншого оточуючого виду. У природних умовах і в штучних насадженнях як надземні, так і підземні частини рослин по-різному контактують і вкладаються в займані ними простори, утворюючи різні комбінації.

У біогеоценологічних дослідженнях значущість безпосередньої просторової складності організмів і угруповань щодо захопленого тілами простору, невизначеної множинності вільних просторових ніш, форми смисловості, орієнтації, протяжності простору угруповання мало теоретично та практично опрацьовані. Універсальність стереобіології та стереоекології, їхнє можливе проникнення в дослідження різних рівнів організованості життя виводять їх у ранг фундаментальних розгалужень біології поряд із фізіологією, біохімією, біофізикою, з якими вони пов'язані.

Загалом відзначимо можливі закономірності стереобіологічного підходу в екології: 1) екологічно й еволюційно є доцільними форма простору, захопленого певним тілом, його об'єм, поверхня і маса; 2) форми будь-яких тіл живої природи – молекул, органел, різних клітин, частин і самих організмів – полігенно контролюються; 3) біологічні, екологічні, хімічний і фізичний зміст форми простору, захопленого тілами живої природи чи біокосними системами, ще недостатньо з'ясовані; 4) об'єм, маса, форма будь-якого тіла живої природи генетично визначені та екологічно обумовлені; 5) комбінативна та мутаційна мінливість визначають різноманіття форм живого, а генотипічні норми реакції – їхні варіації; 6) форма, об'єм, розміри та будова тіл живої природи відповідає їхнім функціям і адаптаціям; 7) має місце онтогенетична мінливість тіл і їхніх елементів у своїх формах і функціях на фоні екологічних умов; 8) універсальною властивістю органічного світу є спорідненість (гомології) форм тіл різного походження; 9) кривизна ліній, обрисів, площин є атрибутивна властивість живого; 10) біогеоценози з певною довільністю можна уявити як природні тіла; 11) вони належать до розряду особливих геометричних фігур, опис яких знаходиться за межами сучасних можливостей стереометрії та нарисованої геометрії; 12) для кожного біогеоценозу характерними є спектри таксонів за чисельністю, формами, об'ємом, масою, а також спектри стереоморф; 13) форма, маса, надземна та підземна поверхні, об'єм, конфігурація та

орієнтація в просторі кожного біоценозів впливають на його структуру, функціонування та розвиток; 14) фрагментарні картини сучасних стерсобіологічних уявлень можуть слугувати для побудови цілісних просторових образів біогеоценозів як природних тіл.

## 2.4 РОЗВИТОК БІОГЕОЦЕНОЗІВ

Теорія рослинності, як системи рослинних угруповань, включає уявлення про їхню сутність, структуру, функціонування та рух у часі. Розвиток угруповання є такою сукупністю явищ і процесів, протікання яких відзначається різною просторово-часовою масштабністю, нез'ясованістю зв'язків, невизначеністю причин і наслідків. Учення про розвиток в екології та фітоценології недостатньо опрацьовано у зв'язку з його теоретичною складністю (Ниценко, 1973; Василевич, 1983), проте його прикладне значення, навіть орієнтовно, є особливо суттєвим.

Передумови теорії розвитку рослинності ми вбачаємо не тільки в екологічних, фітоценологічних засновках, але також у загальнометодологічній інтерпретації, спорідненнях із загальнонауковою та міждисциплінарною методологією природничих наук.

Розвиток визначається як: 1) направлена, необоротна, якісна зміна ідеальних чи матеріальних об'єктів, у якому можуть переплітатися різноспрямовані тенденції (Фролов, 1985); 2) процес переходу з одного стану в інший більш досконалий або перехід від старого до нового якісного стану, від простого до складного, від нижчого до вищого (Ожегов, 1988); 3) формування якісно нового стану системи та процес спрямованих змін (Миклин, 1980); 4) упорядкована послідовність змін до прояву нової якості (Южаков, 1981); 5) стійкі зміни якісного стану системи пов'язані з переходом до нового рівня цільності та збереження еволюційних можливостей (Миклин, 1988); 6) складний системний процес, що відзначається спрямованістю, необоротністю, якісними перетвореннями, циклічністю (Рыжих, 1981); 7) розвиток системи від нижчого до вищого у вигляді спіралі, де кожний виток відзначається взаємопереходом, взаємодією суперечностей у вигляді початку та результату розвитку (Югай, 1976); 8) зміна станів системи в часі (Ван Гиг, 1981). Усі ці визначення не є альтернативними і загалом окреслюють поняття прогресу та регресу в біології, застосованість яких щодо екосистем залишається проблематичною (Риклефс, 1976; Майр, 1981; Мей, 1986).

У теоретичному плані проблема, яку ми розглядаємо, пов'язана з еволюційною парадигмою, котра є однією з визначальних у біології (Вернадський, 1928, 1977; Шмальгаузен, 1969, 1975; Яблоков, 1979; Хохряков, 1975; Печуркин, 1982, 1988; Пригожин, 1986) і характеризує: 1) зміни станів живих систем у напрямку інтенсифікації онтогенезу; 2) зростання різноманіт-



ності та натиску життя; 3) утворення форм, які підсилюють вплив живої речовини на середовище; 4) підвищення енергетичної потужності організмів; 5) перехід до більш високих форм складності; 6) збільшення енергетичного потоку та пвидкості метаболічних процесів; 7) прискорення біогенної міграції елементів; 8) зниження рівня ентропії.

Ці синтетичні побудови цілком вписуються в проблематику розвитку угруповань організмів та фітоценозів, але безпосередньо, саме стосовно їх, не достатньо з'ясовані, тому що захоплюють переважно організменій та популяційний рівні організованості органічного світу. Названі еколого-еволюційні особливості насамперед відносяться до організмів з їхніми функціями, взаємодіями, реакціями, адаптаціями, розвитком, але реалізуються в угрупованнях на фоні їхньої просторово-часової різномасштабності. Екстраполовати все це на рівень угруповань достатньо складно, і може постати питання доцільності та правомірності як екстраполяцій, так і подібних аналогій.

У методології біологічного розвитку суттєво важливими є взаємопроникнення субстратної, енергетичної та інформаційної концепцій. Субстратна концепція є загальновизнаною, панівною, тривіальною у фітоценології та екології, незважаючи на її складності, а контури двох інших концепцій тільки більш або менш окреслені (Александрова, 1962; Разумовский, 1981) і зовсім не розроблені в культурфітоценології та агрофітоценології.

До термодинамічної концепції розвитку рослинних угруповань (Василевич, 1983) слід додати положення Дж. Хокінга (1990) про рух уздовж термодинамічної стріли часу зі зміною станів їхньої стійкості та нестійкості.

Термодинамічна стріла часу вказує напрямок розвитку рослинного угруповання від впорядкованого до невпорядкованого стану. Проте цей процес у будь-якому ландшафті може бути зворотним за рахунок властивостей самоорганізації, самопідтримання, самовідновлення рослинного угруповання на певному етапі його існування. Коливальні цикли упорядкованість – невпорядкованість угруповань живих організмів при змінах їхнього складу, будови, відносин мають вести, за В. І. Вернадським (1923), до зростання впорядкованості та стабільності угруповань, відносної незалежності, автономності від умов оточуючого середовища. Ендогенні процеси вздовж термодинамічної стріли часу можуть спричиняти в рослинних угрупованнях (і в агрофітоценозах) як упорядкованість, так і хаос, який ми (Шанда, 1988, 1993) розглядаємо як систему, що суб'єктивно виділяється серед об'єктивно існуючих, але таких, які в різній мірі пізнані чи зрозумілі людиною на сучасному етапі розвитку наук.

Рух уздовж термодинамічної стріли часу систем живих організмів, у тому числі рослинних угруповань, відзначається різними рівнями впорядкованості та системності. Незалежно від напрямів такого руху – до прогресу чи регресу, стабільного чи нестабільного стану, високої чи низької продуктивності, закони, що описують цей рух, залишаються однаковими (Хокінг,

1990). Отже, у прямих та зворотних змінах угруповань можна знаходити однакові закономірності.

У розробці уявлень про розвиток рослинних угруповань слід звернутися до ідей І. Пригожина, І. Стенгерс (1986) про те, що відкриті системи еволюціонують до більш високих форм складності і що необоротність включає три основних елементарних процеси: нестійкість, внутрішні випадковості та необоротність змін. Останню можна тлумачити на основі індивідуалістичної концепції, тому що будь-яке угруповання – це неповторна сукупність неповторних особин, індивідів кожного царства органічного світу.

З позицій загальнонаукової методології проблема розвитку у фітоценології може бути пояснена на основі положень про переважання нестійкості та невривноваженості в багатьох реальних системах, нерівномірності розвитку та мінливості підсистем, необоротності розвитку систем і підсистем (Пригожин, 1986). Обґрунтованість та плідність подальших розробок у цьому напрямі можна пов'язати з такими уявленнями в теорії розвитку угруповань, як рухлива рівновага М. І. Льїнського (Ярошенко, 1963) та їхній неперервний розвиток – сингенез (Сукачев, 1952).

Поняття розвитку в теорії угруповань сформувалося на основі уявлень про онтогенез організмів та загальноприйнятого розуміння розвитку. Ми схильні думати, що цей підхід є наслідком свідомого чи несвідомого сповідання концепції організму та стереотипного мислення.

Не поділяючи в повній мірі ідей організму, В. М. Сукачев (1972) все ж вживає термін «онтогенез» для осмислення процесів розвитку як фітоценозів, так і біогеоценозів. Звертаючись до сучасних уявлень про онтогенез як індивідуальний розвиток організму, відзначимо, що: 1) онтогенез є реалізацією спадкової програмованості структур та функцій організму; 2) він є розгортанням його можливостей; 3) кожному його етапу притаманний свій рівень складності. У біології онтогенезу до цього часу мало з'ясованими та вивченими залишаються онтогенетична диференційованість та спеціалізація, унаслідок яких з однієї зиготи формуються, наприклад, у рослин як клітини та тканини пелюстки квіток, кістянок, деревини, кори. Усі ці утворення характеризують онтогенез одного і того ж об'єкта – рослинного організму.

Відповідно до цього можна постулювати різні рівні ускладнення угруповань організмів у їхніх послідовних змінах, зауваживши, що довготривалість складу, будови та зв'язків забезпечує їхню стабільність.

Концепція організму прослідковується і в уявленнях про філоценогенез (Сукачев, 1972) як ценотичний гомолог філогенезу в таксонах органічного світу. Ця своєрідна спроба проведення паралелей є також і в критеріях еволюційного прогресу В. В. Мазінга (1970), які запозичені у біологів-еволюціоністів (Шмальгаузен, 1969).

Досягнення таких характеристик біогеоценозом чи рослинним угрупованням практично неможливе в їхніх існуючих просторово-часових межах, тому що еволюціонують ландшафти, ґрунти, рельєф, гідрологічні умови, організми, а біогенетичний закон повторення рис філогенезу в онтогенезі можна інтерпретувати для рослинних угруповань тільки з великим припущенням.

Зауважимо, що сумірність, порівняльність філогенезу рослин та філоценогенезу є складною, тому що безпосередньо виводять до проблем співвідношення мікро- та макроеволюції, складних питань синтетичної теорії еволюції, у якій поки що еволюція угруповань знаходиться поза полями бачення та опрацювання. Критерії біологічного прогресу стосовно угруповань мають бути визначені на принципово інших засадах, ніж для організмів.

Розвиток будь-якого рослинного угруповання біологічно забезпечується фундаментальними властивостями видів, які його складають або знаходяться за його межами, проте суттєво діють на нього: 1) самовідтворенням, на основі насінневого та вегетативного розмноження; 2) розселенням і поширенням у просторі; 3) середовищтвorenням. Ці властивості у складній нероз'ємності внутрішньо- та позафітоценотичних проявів визначають мінливі стійких змін складу та будови фітоценозів, взаємодій рослин між собою та середовищем. Така сутність розвитку дозволяє розглядати його як саморозвиток, як прояв саморуху (загального атрибуту матерії) у рослинному світі, як автогенез або ендоекогенез, за В. М. Сукачовим (1972).

Ендоекогенез не слід сприймати з позиції теорії замкнених систем – це мінливі процеси, що формують специфічне середовище угруповання за рахунок функцій його елементів, але ці функції пов'язані із зовнішніми впливами. Абстрагування від зовнішніх впливів дозволяє акцентувати значення та дію внутрішньоценотичних факторів (виявів властивостей рослинного угруповання) – самовідновлення, захоплення та перетворення простору, що призводять до зміни механізмів, які керують угрупованням, і перетворень його в складі, будові та взаємозв'язках.

На нашу думку, поділ розвитку рослинного на екзо- та ендоекогенну стадії (Ниценко, 1983) слід уважати методологічним засобом для акцентування внутрішніх екологічних потужностей угруповання, ніж для характеристики незалежності від середовища чи певної автономності в середовищі. Відчленованість і автономність угруповань як систем є однією з їхніх ознак, але вона специфічно проявляється на різних етапах та стадіях його розвитку.

Уявлення про автономний генезис рослинного угруповання (автогенез, ценогенез), за В. М. Сукачовим (1928), М. Ф. Комаровим (1951), є необхідною умовою для поглиблення знань про розвиток рослинного покриву.

Фітоценоз як історично сформована сукупність рослин, яка існує на території з більш-менш однотипними кліматичними, ґрунтовими та іншими умовами, відзначається достатньо тривалою просторово-часовою стійкістю

та відрізняється від тих угруповань, у процесі зміни яких він сформувався за складом, будовою, взаємозв'язками, внутрішнім середовищем. Флористична спорідненість початкового та кінцевого угруповання, як правило, достатньо слабка – її складають зовсім інші елементи – рослини-індивіди, види та життєві форми, кількість, щільність, співвідношення, взаємозв'язки, реакції, функції, біомаса яких є якісно зовсім іншою в переважній більшості випадків. Аналогія з організмом, яка тут напрошується про неподібність зигот, ембріонів та дорослих організмів, є невиправданою, тому що онтогенетичні зміни охоплюють особину, індивід на основі особливостей та елементів складу, що зберігається постійно (клітинна будова, гісто-, органогенез, хромосоми, гени і т.д.). У той же час на певній ділянці ландшафту, вільній або зайнятій організмами, здійснюються явища та процеси проникнення, вселення, заселення, взаємодій, зживання, добору різних рослинних видів. Потік видів, популяцій, індивідів у часі на певних територіях забезпечує досягнення певних більш або менш стійких угруповань. Отже, слід бути точними і визначати не розвиток угруповань, а їхнє походження. Поняття «розвиток» доцільніше вживати до характеристики необоротних змін у межах однієї зі стадій формування рослинного угруповання, а поняттям динаміки характеризувати оборотні та необоротні зміни в межах фаз та між фазами кожної стадії.

Динаміка як зміна будь-якого явища або як рух, дія та розвиток (Ожегов, 1988) у фітоценології розуміється як зміни різної природи, що охоплюють угруповання в межах незначних проміжків часу. Аналізуючи проблему розвитку рослинного покриву, погляди В. М. Сукачова та інших авторів, О. О. Ніценко (1973) відзначив: 1) поки існує рослинність, розвиток угруповань іде постійно; 2) основний, нормальний стап рослинного угруповання – ендоекогенез, обумовлений неперервністю розвитку та постійністю сингенезу як механізму чи фактору змін; 3) суттєву роль у розвитку відіграють внутрішньофітоценотичні взаємодії та суперечності; 4) у розвитку чергуються періоди відносної постійності та саморегуляції з періодами змін; 5) ендегенні причини розвитку поєднуються з екзогенними.

Розвиток будь-якого угруповання організмів слід характеризувати також як потік індивідів у часі. Цей потік у кожний момент – відрізок часу характеризується сполученням неповторних індивідів та їхніх станів. Угруповання як унікальні комплекси індивідів відновлюються в часі не тільки на основі нових комплексних відносин організмів (утворення зачатків, їхній розвиток, функціонування, перехід у латентні фази чи відмирання), але й за рахунок їхніх якісних і кількісних змін (онтогенетична та екологічна мінливість), а також змін просторового положення. Часові якісні зсуви у живій підсистемі угруповання, його внутрішньому середовищі та в оточенні є об'єктивними та постійними, проте не завжди виявляються на сучасному рівні досліджень. Вони, як і кількісна варіабельність усіх підсистем

угруповань, *відбивають фундаментальну ознаку живого – його просторово-часову різномасштабну нестабільність.*

Бачення унікальності рослинного угруповання в певному розумінні також означає повернення до ідей організмізму (Миркин, 1983) на новому методологічному рівні та поняттєвому тлумаченні: не уподібнюючи угруповання організму, уважати його унікальним на основі неповторності складових його організмів (особин, індивідів). Це забезпечується взаємопроникненням, переплетінням та співіснуванням таких важливих властивостей, як генетична та екологічна різноякісність особин, а також якісними та кількісними відносинами між їхніми типами та всередині них. *Розвиток як фундаментальна властивість означає постійну різномасштабну мінливість угруповань.* Він є невід'ємною ланкою в еволюції ландшафту. Розвиток у нашому розумінні як атрибут будь-якої біологічної системи означає рух у різних просторово-часових масштабах. Прогресивним вважається заростання вільних від організмів територій та акваторій, збільшення продуктивності та загальної складності угруповань, а регресивні іміни відрізняються відсутністю лінійних залежностей між продуктивністю та складністю. *Рух від простого до складного як один із критеріїв розвитку не може бути використаний як абсолютний для характеристики угруповань організмів:* видова різноманітність при сингенезі (початковому формуванні угруповання) може зростати, а потім зменшуватися та стабілізуватися. Останнє відповідає такому критерію розвитку, як перехід від менш стабільного до більш стабільного стану.

Стосовно теорії існування рослинних угруповань відзначимо: 1) просторово-часові межі угруповання є функціями взаємодії угруповання та біотичного середовища; 2) склад визначається взаємним узгодженням функцій; 3) неадаптовані види можуть підтримуватися адаптованими.

*Характерними рисами розвитку є:* 1) нелінійні залежності; 2) нерівномірність та неоднозначність змін у складі, будові та у зв'язках; 3) запізнення корелятивних змін за рахунок гомеостатичних явищ та процесів; 4) коригуюча роль середовища загалом або лімітуючих факторів у певний момент. *Склад угруповання є функцією різних факторів середовища,* що інтегруються, зміни в рослинному угрупованні можуть мати різні просторово-часові вияви.

Сучасне теоретичне бачення рослинного угруповання з позицій загальної екології та різних рівнів загальнонаукової методології, теорій систем, множин, катастроф, імовірностей, комбінаторики дозволяє, на наш погляд, використати деякі елементарні математичні моделі для опису тих або інших явищ та процесів.

Відмітимо, що: 1) ділянки рослинного покриву як компоненти локальних, регіональних та зональних біот мають різну горизонтальну організованість; 2) зростання різноманітності може супроводжуватися випаданням деяких, у тому числі піонерних, видів; 3) самовідновлювані фрагменти рос-

линних угруповань можуть відіграти детермінуючу, організуючу роль – виявляти ініціальну дію в прискоренні розвитку оточуючих ділянок; 4) будь-яким чином зруйновані або трансформовані ділянки рослинного покриву можуть відновлюватися за рахунок саморозвитку; 5) порушення будь-якої стадії самовідтворення рослинного угруповання повертає його до попередньої, а частіше до вихідної; 6) локальні порушення збільшують мозаїчність, візерункованість рослинного угруповання; 7) саморозвиток будь-якого порушеного угруповання є таким еколого-автоматичним процесом, який об'єктивно розвивається в напрямку зонально обумовленого типу рослинності; 8) саморозвиток може мати локальні вирази на площі порушеного рослинного угруповання; 9) мозаїчно порушене рослинне угруповання дає відповідні локальні ефекти саморозвитку (на незайманих тривалий час ділянках зруйнованих степових угруповань фрагментарно відновлюється корінна степова рослинність); 10) різні компоненти угруповань еволюціонують з різною швидкістю; 11) еволюція рослинних популяцій може бути корелятивною, взаємозалежною; 12) еволюція видів може нівелювати біологічні конфлікти; 13) можуть бути аделопатично взаємно нейтралізуючі види; 14) типи розвитку рослинних угруповань є гомологічними та зонально обумовленими; 15) спонтанний розвиток будь-якого угруповання в типових для зони умовах іде в напрямку збільшення його стабільності; 16) відновлювальні сукцесії ідуть у напрямку стабілізації рослинних угруповань, вони підвищують їхню просторово-часову стійкість.

Майже всі зональні варіації рослинного покриву степу в тій або іншій мірі трансформовані людиною.

Рослинний покрив є основною формою вияву середовищевірної, самовідтворювальної, саморегулюючої та самопідтримуючої функції біосфери.

Теорія рослинності як сукупності угруповань включає уявлення про сутність, структуру, функціонування, розвиток. Феномен розвитку в ученні про рослинність, рослинний покрив є надзвичайно складною сукупністю явищ та процесів, які об'єктивно викликають увагу науковців своєю значною об'ємністю, багатогранністю, малоз'ясованістю та принадливістю аналогій з формуванням організмів різних таксонів, особливо у зв'язку з концепцією організму. Проблема розвитку в екології пов'язується взагалі зі становленням та змінами угруповань, а особливо рослинних, які є визначальними в будь-яких екосистемах.

Є ще один важливий аспект, на який не звертається, на наш погляд, увага: ідея просторово-часового континууму є плодом власне еволюціонізму, вона гомологічна панівним та розповсюдженим еволюційним побудовам, які заперечують катастрофізм, різкі зміни чи переходи, визначають обов'язкову наявність вже виявлених, втрачених або поки що незнайдених (а, може, їх і не буде) проміжних ланок в еволюції всіх таксонів органічного світу. Ми далекі від прямих екстраполяцій чи аналогій, але є суцільності та уможливленості в уявленнях різних авторів щодо існування та розвитку

рослинних угруповань та покриву в цілому. Визнання незаперечним та об'єктивно існуючим зонального типу відновлення рослинних угруповань характеризує їхню повну визначеність або еквіфінальність розвитку.

З концепції просторово-часового континууму логічно випливає виключна роль характеристик поступовості просторового переходу від існуючого до наступного в часі угруповання.

У руслі цієї проблематики актуальним та нерозробленим є вчення про просторові перехідні зони між угрупованнями – екотони. Якщо визнати реальність, всюдність та значимість екотонів, то вони, як буферні зони, компенсуючи розбіжності між сусідніми угрупованнями, повинні мати особливий статус, тому що відрізняються за складом та будовою, поєднуючи риси двох або більшої кількості угруповань. Просторово відчленивши екотон, ми можемо вивчити кожне угруповання окремо як дискретну, просторово виокремлену одиницю, тобто ідея просторово-часового континууму не заперечує дискретну, системну організованість живого покриву планети, але така диспертність по-різному відзначається своїми межами. До теорії екотону ми прямо можемо віднести ідею В. І. Вернадського (1928) про основні планетарні скупчення життя на межах розподілу фаз (атмосфери, літосфери, гідросфери). Екстраполяція цих поглядів дозволяє постулювати більшу видову різноманітність будь-якого екотону, ніж самих угруповань, які відчленовані ним. Поступовість переходів, неперервність угруповань не заперечує наявності в них специфічних рис. Таким чином, організмизм, дискретність угруповань і континуальність мають вкладатися в одну концепцію системності та структурованості рослинного покриву та рослинних угруповань.

Проблема розвитку рослинних угруповань може розглядатися на основі: 1) широкого розуміння структурно-елементних відносин та зв'язків; 2) загальних уявлень про еволюцію рослинності та ландшафтів; 3) різномасштабних оцінок руху фітоценозів у часі та просторі.

Розвиток є ландшафом перетворень угруповання в напрямку стабільного стану. Цей стан у реальних умовах може ніколи не бути досягнутим, але всі угруповання рухаються в напрямку стабільності. Отже, кожне угруповання, нагальше рослинне, розвивається в напрямку більш або менш стабільного, спокійного стану. Розвиток є однією з важливих властивостей рослинних угруповань, яка пов'язана зі зміною станів у напрямку певної сталої стадії, характерної для зони.

Розвиток угруповання в часі включає різні періоди мінливості та сталості, що відрізняються по тривалості, темпах, просторових масштабах. Він розглядається нами як спряжені ланки змін стану, складу, будови та взаємозв'язків, включаючи організацію та дезорганізацію. Еколого-автоматичні процеси в будь-якому ландшафті (Шанда, 1972, 1978, 1979, 1993) ми розуміємо як спонтанні прояви гомеостазу природних угруповань на основі їхніх функцій самопідтримання, самовідтворення, саморегулювання.

Для еволюції рослинних угруповань характерними є декілька шляхів: 1) поступовий перехід одного угруповання в інше; 2) докорінна різка перебудова; 3) катастрофічне, повне зведення попереднього та формування нового у звільненому від рослин та інших організмів просторі.

У числі закономірностей розвитку рослинних угруповань ми виділяємо такі: 1) усі рослинні угруповання розвиваються в напрямку сталого існування; 2) розвиток будь-якого угруповання визначається реалізацією потенційних можливостей рослин та екотопу в кожний даний момент.

На наш погляд, слід думати, що концепція розвитку у фітоценології повинна виходити не тільки з перебудов чи оборотних змін угруповань, але також включати в себе уявлення про перебудови в популяціях, про мікроеволюційні явища та процеси. Необхідно сформулювати синтетичну теорію фітоценогенезу. Як одна з методологічних опор цієї теорії міг би бути постулат В. І. Вернадського (1928) про підсилення впливу живої речовини в біосфері. Ми гадаємо, що це стосується саме стабільності та середовищевірної функції угруповань організмів.

Маючи на увазі об'єктивну просторово-часову складність будь-яких угруповань, цілком припустимо стверджувати, що вони одночасно можуть мати в собі, у межах складу, будови, зв'язків протилежні тенденції змін ускладнення – спрощення, стабілізація – дестабілізація.

Рослинність як сукупність рослинних угруповань є результирующим виразом еко-, флоро- та ценогенезу, сутність яких не з'ясована в повній мірі.

Серед проблем теорії розвитку рослинності ми виділяємо такі: 1) склад рослинних угруповань; 2) інтеграція еволюційних потоків різних рівнів; 3) еколого-автоматичні процеси; 4) різномасштабність просторово-часової неперервності та дискретності; 5) адаптаціогенез; 6) сингенез.

Фітоценотичними причинами змін в угрупованнях можуть бути: 1) наростання локальних змін горизонтальної будови внаслідок природної мозаїчності рослинного покриву; 2) локальний чи розсіяний ецезис, тобто вселення нових видів; 3) часткова чи повна зміна окремих ценопопуляцій; 4) вплив рослин оточуючих фітоценозів, особливо на їхніх межах.

Теоретичне осмислення тенденцій розвитку рослинних угруповань дозволяє розглядати проблему їхньої стабільності на фоні визнання концепції просторово-часового континууму. *Стабільність угруповань* вивчається в теоретичному, пізнавальному плані (її природа, формування) та в прикладному відношенні (забезпечення, підтримання, регулювання, керування, використання). Вона *ітерпретується* (Шандя, 1996) як: 1) збереження стану угруповання за рахунок забезпечуючих явищ, процесів, факторів; 2) стабільність структури – складу, будови, взаємозв'язків елементів і підсистем; 3) постійність властивостей, якостей, параметрів, які відзначають угруповання в часі; 4) підтримання фізіономічності, організованості та продуктивності протягом певного періоду; 5) здатність протистояти зовнішнім системоруйнівним факторам і адаптуватися, зберігаючи свою індивідуаль-



ність і специфічність; 6) ідентичне самовідтворення та самопідтримання угруповання в часі; 7) збалансованість, рівновага системотвірних та системоруйнівних процесів, які забезпечують один і той же стан біогеоценозу невизначено довгий час.

Феномен стабільності (Шанда, 1992) можна тлумачити на загальнонаукових і дисциплінарних методологічних засадах теорії систем, структури інформації, кібернетики, еволюції, адаптаціогенезу, екологічної ніші. Стосовно угруповань теоретично та упереджено можна визначити різну стійкість їхніх компонентів. Це може бути вихідною передумовою для використання закону обмежуючого фактора Ю. Лібіха та інших визначень у теорії розвитку рослинних угруповань. У теоретичне обґрунтування стабільності угруповань організмів ми покладаємо такі положення: 1) залежно від зовнішніх і внутрішніх умов саме угруповання та його компоненти можуть виявляти різну стійкість; 2) існування будь-якого угруповання може обмежуватися його найбільш вразливим або порушливим компонентом; 3) зовнішні та внутрішні фактори угруповання визначають, яка ланка його структури може відігравати роль фактора, що обмежує його стійкість або навіть існування; 4) стійкість угруповання є інтегральною, вона визначається стійкістю його частин і підсистем, мірою компенсації ними нестійких компонентів чи нейтралізацією дестабілізуючих явищ та процесів; 5) стійкість угруповань є багатофакторною, широкообумовленою.

Логічно виділяти зовнішні та внутрішні фактори стійкості, провідні та підпорядковані, консервативні та лабільні підсистеми, що визначають сталість угруповань. Як сталість угруповань, так і сталість їхніх компонентів може вимірюватись у різних масштабах часу, вона залежить від самовідновлювальних і саморегулятивних процесів, які визначають збереження всіх притаманних їм ознак та властивостей.

У плані розвитку уявлень про елементи рослинних угруповань (Василевич, 1983), системність (Куркин, 1986), їхню структуру (Травлеєв, 1978) відмітимо, що неоднорідність, нерівноцінність, різна тривалість їхнього існування та здатність до самовідтворення елементів у теорії біологічних систем не опрацьовані, проте їхня різноманітність, безперечно, сприймалася як постулат. У теорії рослинних угруповань і в екології ці властивості елементів, частин, підсистем як об'єктивні реальності ще недостатньо помислені, проте виявляються більше, ніж в інших системах.

*Стабільність широко розуміється як збереження певних станів угруповань.* Такі стани можуть бути статичними (статика, істинна сталість) або лабільними, чи динамічними (стійка динаміка), чи розтягнутими на десятки років.

Закономірним є те, що всі угруповання розвиваються в напрямку рівноважного стабільного стану. Проте реальні угруповання в цьому стані практично ніколи не перебувають (Сукачев, 1974). Це дає можливість для широкої екстраполяції в екологію закону Харді-Вайнберга (Шмальгаузен,

1989) з генетики, згідно з яким усі популяції розвиваються в напрямку збалансованості, урівноваженості генотипів. У плані таких аналогій можна уподібнювати філоценогенез екологічним механізмам переплетіння макрота мікроеволюції.

Пізнання стабільності рослинних угруповань є необхідним для: 1) оптимізуючих заходів у будь-якому ландшафті; 2) визначення гранично припустимих антропогенних навантажень; 3) забезпечення та керування стабільністю; 4) прискорення процесів, спрямованих на стабілізацію угруповань; 5) створення штучних, стабільних угруповань.

Поняття розвитку певних об'єктів, явищ та процесів відбиває стійкі, спрямовані зміни, їхню наступність, появу нових ознак і властивостей. Розвиток (як потік стійких змін будь-якої системи) для фітоценозу чи взагалі угруповання організмів означає ланцюг докорінних перебудов (сукцесій), який виражається в етапах, які змінюються (серійні угруповання) до того часу, поки не буде досягнута стадія більш або менш стабільного стану.

Ми дотримуємося тих позицій, що концепція організмізму не суперечить уявленню про просторово-часовий континуум рослинних угруповань, а означає одну з можливих варіацій їхнього існування у вигляді розмитих просторово-часових меж, наявності проміжних фаз між ними, поряд з реально існуючою, у багатьох випадках, різкою просторовою відчленованістю.

На наш погляд, ідея неперервності, континууму в живому покриві планети зародилася значно раніше, відбиваючись певним чином у працях А. Гумбольта, Ч. Дарвіна, К. Мебіуса (за Федоровим, 1988) з їхніми сітками життя.

Тривіально визначення розвитку з деяких екологічних позицій може розглядатися догматично. Рух від простого до складного не забезпечує збереження угруповання організмів в екстремальних умовах, а навпаки: спрощення складу може сприяти сталості та виживанню угруповання.

Уся проблематика розвитку рослинних угруповань може розглядатися на основі широкого розуміння структурно-елементних відносин та зв'язків, загальних уявлень про еволюцію рослинності, ландшафтів та різномасштабних оцінок руху угруповань у часі та просторі, з використанням формалізованих підходів і побудови *періодичної типологічної системи* (табл. 2.4.1).

Відтворення степової рослинності проходить в чотири етапи – стадії: бур'янову ( $S_1$ ), кореневищних трав ( $S_2$ ), нещільно кущових ( $S_3$ ) і щільно кущових, або клімаксових трав ( $S_4$ ). Кожна з цих стадій характеризується дискретністю, яка виражається в ініціальній (i), оптимальній (o) і термінальній (t) фазах з відповідними позначеннями ( $i_1, i_2, i_3, i_4 \setminus o_1, o_2, o_3, o_4 \setminus t_1, t_2, t_3, t_4$ ).

Таблиця 2.4.1  
 Періодична типологічна факторіально-швидкісна система відтворення степової рослинності

Факторіальна обумовленість	Стадії відтворення рослинного покриву															Швидкість проходження фаз					
	S <sub>1</sub>					S <sub>2</sub>					S <sub>3</sub>						S <sub>4</sub>				
f <sub>1</sub>	S <sub>11</sub> f <sub>1</sub> V <sub>1</sub>	S <sub>101</sub> f <sub>1</sub> V <sub>1</sub>	S <sub>11</sub> f <sub>1</sub> V <sub>1</sub>	S <sub>12</sub> f <sub>1</sub> V <sub>1</sub>	S <sub>13</sub> f <sub>1</sub> V <sub>1</sub>	S <sub>21</sub> f <sub>1</sub> V <sub>1</sub>	S <sub>201</sub> f <sub>1</sub> V <sub>1</sub>	S <sub>21</sub> f <sub>1</sub> V <sub>1</sub>	S <sub>22</sub> f <sub>1</sub> V <sub>1</sub>	S <sub>23</sub> f <sub>1</sub> V <sub>1</sub>	S <sub>31</sub> f <sub>1</sub> V <sub>1</sub>	S <sub>301</sub> f <sub>1</sub> V <sub>1</sub>	S <sub>31</sub> f <sub>1</sub> V <sub>1</sub>	S <sub>32</sub> f <sub>1</sub> V <sub>1</sub>	S <sub>33</sub> f <sub>1</sub> V <sub>1</sub>	S <sub>41</sub> f <sub>1</sub> V <sub>1</sub>	S <sub>401</sub> f <sub>1</sub> V <sub>1</sub>	S <sub>41</sub> f <sub>1</sub> V <sub>1</sub>	S <sub>42</sub> f <sub>1</sub> V <sub>1</sub>	S <sub>43</sub> f <sub>1</sub> V <sub>1</sub>	V <sub>1</sub>
	S <sub>11</sub> f <sub>1</sub> V <sub>2</sub>	S <sub>101</sub> f <sub>1</sub> V <sub>2</sub>	S <sub>11</sub> f <sub>1</sub> V <sub>2</sub>	S <sub>12</sub> f <sub>1</sub> V <sub>2</sub>	S <sub>13</sub> f <sub>1</sub> V <sub>2</sub>	S <sub>21</sub> f <sub>1</sub> V <sub>2</sub>	S <sub>201</sub> f <sub>1</sub> V <sub>2</sub>	S <sub>21</sub> f <sub>1</sub> V <sub>2</sub>	S <sub>22</sub> f <sub>1</sub> V <sub>2</sub>	S <sub>23</sub> f <sub>1</sub> V <sub>2</sub>	S <sub>31</sub> f <sub>1</sub> V <sub>2</sub>	S <sub>301</sub> f <sub>1</sub> V <sub>2</sub>	S <sub>31</sub> f <sub>1</sub> V <sub>2</sub>	S <sub>32</sub> f <sub>1</sub> V <sub>2</sub>	S <sub>33</sub> f <sub>1</sub> V <sub>2</sub>	S <sub>41</sub> f <sub>1</sub> V <sub>2</sub>	S <sub>401</sub> f <sub>1</sub> V <sub>2</sub>	S <sub>41</sub> f <sub>1</sub> V <sub>2</sub>	S <sub>42</sub> f <sub>1</sub> V <sub>2</sub>	S <sub>43</sub> f <sub>1</sub> V <sub>2</sub>	V <sub>2</sub>
	S <sub>11</sub> f <sub>1</sub> V <sub>3</sub>	S <sub>101</sub> f <sub>1</sub> V <sub>3</sub>	S <sub>11</sub> f <sub>1</sub> V <sub>3</sub>	S <sub>12</sub> f <sub>1</sub> V <sub>3</sub>	S <sub>13</sub> f <sub>1</sub> V <sub>3</sub>	S <sub>21</sub> f <sub>1</sub> V <sub>3</sub>	S <sub>201</sub> f <sub>1</sub> V <sub>3</sub>	S <sub>21</sub> f <sub>1</sub> V <sub>3</sub>	S <sub>22</sub> f <sub>1</sub> V <sub>3</sub>	S <sub>23</sub> f <sub>1</sub> V <sub>3</sub>	S <sub>31</sub> f <sub>1</sub> V <sub>3</sub>	S <sub>301</sub> f <sub>1</sub> V <sub>3</sub>	S <sub>31</sub> f <sub>1</sub> V <sub>3</sub>	S <sub>32</sub> f <sub>1</sub> V <sub>3</sub>	S <sub>33</sub> f <sub>1</sub> V <sub>3</sub>	S <sub>41</sub> f <sub>1</sub> V <sub>3</sub>	S <sub>401</sub> f <sub>1</sub> V <sub>3</sub>	S <sub>41</sub> f <sub>1</sub> V <sub>3</sub>	S <sub>42</sub> f <sub>1</sub> V <sub>3</sub>	S <sub>43</sub> f <sub>1</sub> V <sub>3</sub>	V <sub>3</sub>
f <sub>2</sub>	S <sub>11</sub> f <sub>2</sub> V <sub>1</sub>	S <sub>101</sub> f <sub>2</sub> V <sub>1</sub>	S <sub>11</sub> f <sub>2</sub> V <sub>1</sub>	S <sub>12</sub> f <sub>2</sub> V <sub>1</sub>	S <sub>13</sub> f <sub>2</sub> V <sub>1</sub>	S <sub>21</sub> f <sub>2</sub> V <sub>1</sub>	S <sub>201</sub> f <sub>2</sub> V <sub>1</sub>	S <sub>21</sub> f <sub>2</sub> V <sub>1</sub>	S <sub>22</sub> f <sub>2</sub> V <sub>1</sub>	S <sub>23</sub> f <sub>2</sub> V <sub>1</sub>	S <sub>31</sub> f <sub>2</sub> V <sub>1</sub>	S <sub>301</sub> f <sub>2</sub> V <sub>1</sub>	S <sub>31</sub> f <sub>2</sub> V <sub>1</sub>	S <sub>32</sub> f <sub>2</sub> V <sub>1</sub>	S <sub>33</sub> f <sub>2</sub> V <sub>1</sub>	S <sub>41</sub> f <sub>2</sub> V <sub>1</sub>	S <sub>401</sub> f <sub>2</sub> V <sub>1</sub>	S <sub>41</sub> f <sub>2</sub> V <sub>1</sub>	S <sub>42</sub> f <sub>2</sub> V <sub>1</sub>	S <sub>43</sub> f <sub>2</sub> V <sub>1</sub>	V <sub>1</sub>
	S <sub>11</sub> f <sub>2</sub> V <sub>2</sub>	S <sub>101</sub> f <sub>2</sub> V <sub>2</sub>	S <sub>11</sub> f <sub>2</sub> V <sub>2</sub>	S <sub>12</sub> f <sub>2</sub> V <sub>2</sub>	S <sub>13</sub> f <sub>2</sub> V <sub>2</sub>	S <sub>21</sub> f <sub>2</sub> V <sub>2</sub>	S <sub>201</sub> f <sub>2</sub> V <sub>2</sub>	S <sub>21</sub> f <sub>2</sub> V <sub>2</sub>	S <sub>22</sub> f <sub>2</sub> V <sub>2</sub>	S <sub>23</sub> f <sub>2</sub> V <sub>2</sub>	S <sub>31</sub> f <sub>2</sub> V <sub>2</sub>	S <sub>301</sub> f <sub>2</sub> V <sub>2</sub>	S <sub>31</sub> f <sub>2</sub> V <sub>2</sub>	S <sub>32</sub> f <sub>2</sub> V <sub>2</sub>	S <sub>33</sub> f <sub>2</sub> V <sub>2</sub>	S <sub>41</sub> f <sub>2</sub> V <sub>2</sub>	S <sub>401</sub> f <sub>2</sub> V <sub>2</sub>	S <sub>41</sub> f <sub>2</sub> V <sub>2</sub>	S <sub>42</sub> f <sub>2</sub> V <sub>2</sub>	S <sub>43</sub> f <sub>2</sub> V <sub>2</sub>	V <sub>2</sub>
	S <sub>11</sub> f <sub>2</sub> V <sub>3</sub>	S <sub>101</sub> f <sub>2</sub> V <sub>3</sub>	S <sub>11</sub> f <sub>2</sub> V <sub>3</sub>	S <sub>12</sub> f <sub>2</sub> V <sub>3</sub>	S <sub>13</sub> f <sub>2</sub> V <sub>3</sub>	S <sub>21</sub> f <sub>2</sub> V <sub>3</sub>	S <sub>201</sub> f <sub>2</sub> V <sub>3</sub>	S <sub>21</sub> f <sub>2</sub> V <sub>3</sub>	S <sub>22</sub> f <sub>2</sub> V <sub>3</sub>	S <sub>23</sub> f <sub>2</sub> V <sub>3</sub>	S <sub>31</sub> f <sub>2</sub> V <sub>3</sub>	S <sub>301</sub> f <sub>2</sub> V <sub>3</sub>	S <sub>31</sub> f <sub>2</sub> V <sub>3</sub>	S <sub>32</sub> f <sub>2</sub> V <sub>3</sub>	S <sub>33</sub> f <sub>2</sub> V <sub>3</sub>	S <sub>41</sub> f <sub>2</sub> V <sub>3</sub>	S <sub>401</sub> f <sub>2</sub> V <sub>3</sub>	S <sub>41</sub> f <sub>2</sub> V <sub>3</sub>	S <sub>42</sub> f <sub>2</sub> V <sub>3</sub>	S <sub>43</sub> f <sub>2</sub> V <sub>3</sub>	V <sub>3</sub>
f <sub>3</sub>	S <sub>11</sub> f <sub>3</sub> V <sub>1</sub>	S <sub>101</sub> f <sub>3</sub> V <sub>1</sub>	S <sub>11</sub> f <sub>3</sub> V <sub>1</sub>	S <sub>12</sub> f <sub>3</sub> V <sub>1</sub>	S <sub>13</sub> f <sub>3</sub> V <sub>1</sub>	S <sub>21</sub> f <sub>3</sub> V <sub>1</sub>	S <sub>201</sub> f <sub>3</sub> V <sub>1</sub>	S <sub>21</sub> f <sub>3</sub> V <sub>1</sub>	S <sub>22</sub> f <sub>3</sub> V <sub>1</sub>	S <sub>23</sub> f <sub>3</sub> V <sub>1</sub>	S <sub>31</sub> f <sub>3</sub> V <sub>1</sub>	S <sub>301</sub> f <sub>3</sub> V <sub>1</sub>	S <sub>31</sub> f <sub>3</sub> V <sub>1</sub>	S <sub>32</sub> f <sub>3</sub> V <sub>1</sub>	S <sub>33</sub> f <sub>3</sub> V <sub>1</sub>	S <sub>41</sub> f <sub>3</sub> V <sub>1</sub>	S <sub>401</sub> f <sub>3</sub> V <sub>1</sub>	S <sub>41</sub> f <sub>3</sub> V <sub>1</sub>	S <sub>42</sub> f <sub>3</sub> V <sub>1</sub>	S <sub>43</sub> f <sub>3</sub> V <sub>1</sub>	V <sub>1</sub>
	S <sub>11</sub> f <sub>3</sub> V <sub>2</sub>	S <sub>101</sub> f <sub>3</sub> V <sub>2</sub>	S <sub>11</sub> f <sub>3</sub> V <sub>2</sub>	S <sub>12</sub> f <sub>3</sub> V <sub>2</sub>	S <sub>13</sub> f <sub>3</sub> V <sub>2</sub>	S <sub>21</sub> f <sub>3</sub> V <sub>2</sub>	S <sub>201</sub> f <sub>3</sub> V <sub>2</sub>	S <sub>21</sub> f <sub>3</sub> V <sub>2</sub>	S <sub>22</sub> f <sub>3</sub> V <sub>2</sub>	S <sub>23</sub> f <sub>3</sub> V <sub>2</sub>	S <sub>31</sub> f <sub>3</sub> V <sub>2</sub>	S <sub>301</sub> f <sub>3</sub> V <sub>2</sub>	S <sub>31</sub> f <sub>3</sub> V <sub>2</sub>	S <sub>32</sub> f <sub>3</sub> V <sub>2</sub>	S <sub>33</sub> f <sub>3</sub> V <sub>2</sub>	S <sub>41</sub> f <sub>3</sub> V <sub>2</sub>	S <sub>401</sub> f <sub>3</sub> V <sub>2</sub>	S <sub>41</sub> f <sub>3</sub> V <sub>2</sub>	S <sub>42</sub> f <sub>3</sub> V <sub>2</sub>	S <sub>43</sub> f <sub>3</sub> V <sub>2</sub>	V <sub>2</sub>
	S <sub>11</sub> f <sub>3</sub> V <sub>3</sub>	S <sub>101</sub> f <sub>3</sub> V <sub>3</sub>	S <sub>11</sub> f <sub>3</sub> V <sub>3</sub>	S <sub>12</sub> f <sub>3</sub> V <sub>3</sub>	S <sub>13</sub> f <sub>3</sub> V <sub>3</sub>	S <sub>21</sub> f <sub>3</sub> V <sub>3</sub>	S <sub>201</sub> f <sub>3</sub> V <sub>3</sub>	S <sub>21</sub> f <sub>3</sub> V <sub>3</sub>	S <sub>22</sub> f <sub>3</sub> V <sub>3</sub>	S <sub>23</sub> f <sub>3</sub> V <sub>3</sub>	S <sub>31</sub> f <sub>3</sub> V <sub>3</sub>	S <sub>301</sub> f <sub>3</sub> V <sub>3</sub>	S <sub>31</sub> f <sub>3</sub> V <sub>3</sub>	S <sub>32</sub> f <sub>3</sub> V <sub>3</sub>	S <sub>33</sub> f <sub>3</sub> V <sub>3</sub>	S <sub>41</sub> f <sub>3</sub> V <sub>3</sub>	S <sub>401</sub> f <sub>3</sub> V <sub>3</sub>	S <sub>41</sub> f <sub>3</sub> V <sub>3</sub>	S <sub>42</sub> f <sub>3</sub> V <sub>3</sub>	S <sub>43</sub> f <sub>3</sub> V <sub>3</sub>	V <sub>3</sub>
F	f <sub>1</sub>	o <sub>1</sub>	f <sub>1</sub>	f <sub>2</sub>	f <sub>3</sub>	k <sub>1</sub>	o <sub>2</sub>	f <sub>2</sub>	f <sub>3</sub>	f <sub>4</sub>	o <sub>3</sub>	f <sub>3</sub>	f <sub>4</sub>	f <sub>5</sub>	o <sub>4</sub>	f <sub>4</sub>	f <sub>5</sub>	f <sub>6</sub>	f <sub>7</sub>	V <sub>4</sub>	
																				V <sub>5</sub>	
																				V <sub>6</sub>	

Фази відтворення рослинного покриву

На фоні дії стимулюючих ( $f_1$ ), гальмуючих ( $f_2$ ) або суттєво не впливаючих ( $f_3$ ) факторів ці стадії та фази можуть проходити з різними швидкостями ( $V_1$  – незначна, повільна;  $V_2$  – помірна;  $V_3$  – прискорена). Згідно з цими міркуваннями можна побудувати періодичну типологічну факторіально-швидкісну систему розвитку рослинності, коли як періоди вибрані стадії та факторіальна обумовленість, а підперіодами є фази стадій та швидкості руху в часові (змін) тієї чи іншої фази. Так, наприклад, формула  $S_{f_1}f_1V_1$  описує стан ініціальної фази першої стадії, яка розвивається повільно на фоні сприятливих стимулюючих умов, формула  $S_{4f_3}f_3V_3$  показує прискорений розвиток термінальної фази четвертої стадії на фоні несуттєво впливаючих умов. Теоретично ця фаза є заключною, проте може відкривати нові можливості змін.

Таким чином, формалізовано можна охопити та прогнозувати всю різноманітність станів рослинних угруповань при відтворенні стенового рослинного покриву.

Короткочасні чи тривалі оборотні та необоротні зміни, вікова еволюція організмів можуть виявитися певними циклами. Циклічність визначає певне, колоподібне (у часі) повторення якісних і кількісних показників стану й особливостей тих або інших явищ в угрупованнях організмів. Вона є своєрідною, не завжди точною, довільною формою повернення до того чи іншого вихідного стану; окреслює просторово-часові рухи елементів, компонентів екосистем, речовин, енергії, інформації, організмів; має свої специфічні риси прояву та розвитку, їй властиві різноякісні, різномасштабні, різнооб'ємні ланки.

Циклічність як закономірне повернення до минулого стану в системах різної природи може оцінюватися як об'єктивно існуюче та суб'єктивно оцінюване явище, де видимість відновлення попереднього стану дозволяє визначати закінчення циклу.

*Циклічну природу в угрупованнях організмів* мають: 1) відтворення організмів; 2) відносні концентрації та міграція речовин, енергії та інформації; 3) градієнти різних факторів середовища. Угруповання організмів є просторами циклів різної природи. Деякі циклічні процеси мають надекосистемну значущість. Елементарні складові будь-якого циклу можуть перебувати в різних станах. Узагальнені ознаки, властивості чи особливості циклів не вкладаються в однозначні схеми.

*Особливостями циклів* в угрупованнях організмів є: 1) об'єктивність; 2) складність; 3) різна обумовленість; 4) нерівнозначність і різнооб'ємність складових; 5) неспецифічність і специфічність етапів і ланок.

*Ознаки циклів:* 1) об'єми, обсяги, кількості, маси залучених і відновлюваних організмів, речовин, енергії, інформації; 2) просторово-часова масштабність; 3) дискретність ланок та основних етапів; 4) їхня деталізація та різноякісність; 5) відносна кількісна несумісність, незбігання вихідних і кінцевих показників; 6) різнопотенціальність ланок, етапів; 7) відновлюваність.

**Властивості циклів:** 1) організованість; 2) системність; 3) склад, будова, зв'язки; 4) рухомість, розвиток; 5) адаптивність. Цикли в екосистемах можуть бути: 1) простими, складними, довго- та короткочасними; 2) мати різну просторово-часову масштабність; 3) включати різні, специфічні спільні ланки; 4) мати різні ємності своїх етапів і ланок; 5) по-різному пульсувати; 6) характеризуватися різними варіаціями реалізації етапів, ланок і закінчення; 7) мати різні рівні замкнутості. Зміни в циклах, їхні викривлення можуть бути природно чи антропо обумовленими.

Цикли як еколого-автоматичні процеси характеризують зміни:

- 1) станів угруповань організмів, їхніх елементів і компонентів від початкових, вихідних до кінцевих, похідних, близьких за значенням показників;
- 2) перетворень речовин, енергії, інформації;
- 3) колоподібної рухомості явищ і процесів самовідтворення, самовідновлення, саморегуляції в популяціях і екосистемах;
- 4) потсній елементів і компонентів екосистем;
- 5) градієнтів екологічних факторів;
- 6) екологічних амплітуд;
- 7) екологічних і таксономічних спектрів;
- 8) модифікацій популяцій;
- 9) процесів міграції організмів;
- 10) ієрархічності та спряженості їх в екосистемах і в міжекосистемних взаємодіях.

Циклічність властива розвитку угруповань організмів, їхнім накопичувальним, трансформаційним, руйнівним, відновним явищам і процесам. В угрупованнях організмів можна виділяти циклічність:

- 1) системності, хаотичності, сумативності, самовідтворення, самовідновлення, саморозповсюдження організмів;
- 2) біотичних, біокосних і косних підсистем;
- 3) складу, будови, зв'язків;
- 4) системотвірних і системоруйнівних факторів.

Циклічним характером відзначаються явища та процеси в структурі екотопів і біоценозів, у сітях взаємообумовленого існування організмів, у графічних і біохімічних ланцюгах і сітях.

У теорії циклічності угруповань організмів не розробленими є:

- 1) підвалини методологічного аналізу;
- 2) формування та розвиток циклів;
- 3) стимулювання чи блокування їхніх окремих етапів і ланок.

# ЧАСТИНА 3

## ТЕОРЕТИЧНІ ПРОБЛЕМИ АЛЕЛОПАТІЇ ТА ВЗАЄМОВІДНОШЕНЬ РОСЛИН

### 3.1. МЕТОДОЛОГІЯ ТА ТЕОРІЯ АЛЕЛОПАТІЇ

Алелопатія є взаємним впливом рослин на основі виділюваних ними речовин при життєдіяльності та посмертному розкладанні (Грюммер, 1957). Це такий комплекс явищ і процесів, які виявляються різною активністю та реакціями рослин – алелопатичною активністю, толерантністю, за А. М. Гродзинським (1973), порогами чутливості, за М. М. Матвєєвим (1985). Алелопатія характеризується позитивними, негативними ефектами та нейтралізмом, відіграє суттєву роль у житті рослин, їхніх угруповань і біогеоценозів.

Проблематика алелопатії є достатньо широкою. Теоретичні та методологічні розробки, фактологічний матеріал потребують поглибленого аналізу, переосмислення, розширення. Основні методологічні проблеми алелопатії недостатньо конкретизовані та відчленовані від теоретичних. Екологічна, широка біологічна роль алелопатії була та залишається об'єктом теоретичних пошуків і різнопланових практичних досліджень у широких ретро- і перспективах. Екологічна роль хімічних взаємодій у живій природі вимагає багатоцільового опрацювання як вільного пошукового, цілеспрямованого плану, так і прикладних розробок.

Започатковані Г. Ф. Гаузе уявлення про хімічну біоценологію, загальнобіологічний підхід у теорії алелопатії зі звернення до її біосферної еволюційної ролі (Чернобривенко, 1970) дозволяють згідно з розробками багатьох авторів (Чернобривенко, 1956; Гродзинский, 1965; Иванов, 1972; Райс, 1978; Матвєєв, 1985) викласти її аксіоматику на широкій екологічній основі.

*Біохімічні зв'язки та взаємодії в живій природі є складними сукупностями явищ і процесів, характерними для всіх рівнів її організованості, вони є її еволюційним надбанням. У них виявляються рухи речовин, енергії, інформації в органічному світі, циклічність формування, функціонування, перетворення біологічно активних речовин у біогеоценозах. Вони є формами та ланками біогенної міграції хімічних елементів у біосфері.*

Усі існуючі елементи та компоненти органічного світу є хімічно екскреторно активними, вони продукують і виділяють у середовище в процесі життєдіяльності та посмертного розкладання специфічні та неспецифічні речовини різної хімічної і фізичної природи, що є багатофакторно обумовленими, онтогенетично залежними, неоднаково стійкими в різних середовищах, здатними до хімічного реагування.

*Екскреторні функції організмів еволюційно склалися та забезпечили їхні певні: 1) просторово-часову стійкість, утримання екологічних позицій*

у популяціях і в угрупованнях організмів; 2) мікроеволюційну значущість. Усі форми живого є екскретомутантами і рескомбінантами. Речовинам, які виділяються, притаманна видоспецифічність, поліфункціональна значущість, інформаційна, сигнальна, енергетична, метаболічна, трофічна роль у життєдіяльності, розвитку, розмноженні організмів, у коротко- чи довготривалій еволюції їхніх угруповань.

Специфічним і неспецифічним речовинам, які виділяються при житті та посмертному розкладанні, притаманні різні діапазони дії, різні взаємодії (антагонізм, синергізм або по-різному виражений нейтралізм) та специфічні й неспецифічні реакції, включаючи різні адаптації, модифікації, мімітизм, стреси, морфози, фенокопії, мутації.

Ці речовини формують в угрупованнях організмів специфічні, індивідуальні та інтегровані хімічні сфери, біохімічні середовища, режими специфічного характеру, які екологічно та онтогенетично обумовлені.

Особливе, специфічне індивідуальне середовиществорення всіх елементів органічного світу інтегрується в угрупованнях організмів і на рівні урочищ ускладнюється рухливістю сфери легких виділень організмів, їхніх решток та обміну з сусідніми угрупованнями й урочищами.

В угрупованнях організмів формуються *специфічні та неспецифічні біохімічні ланцюги і сіті, котрі поєднують пасовищні та детритні трофічні ланцюги в одну систему* взаємообумовленого існування організмів.

Речовини, що виділяються рослинними організмами, можуть визначити візерунковатість будови, мозаїчність рослинних угруповань, їхнього біохімічного середовища та фітонцидної сфери – сфери легких речовин. Вони суттєво важливі в оборотних і необоротних змінах угруповань, особливо в літофільних або псамофільних сукцесіях, коли субстрати збіднені колоїдами. Разом з тим мозаїчність рослинного покриву – «зелена мозаїка» – формує неоднорідність біохімічного середовища – «мозаїку концентрацій» – біологічно активних речовин, сфери легких виділень в угрупованнях організмів.

Система біохімічних зв'язків організмів з відповідними ланцюгами та сітями утворює біохімічний підпростір екологічного простору біогеоценозу. Субстратною основою цього підпростору є біохімічне середовище.

Уявлення про біохімічне середовище біогеоценозу має бути розширене. Воно формується на основі видільних (хімічних) функцій усіх його підсистем (біотичної, біокосної, косної). Невизначена множинність формованих і виділюваних речовин і продуктів їхнього хімічного реагування інтегрується в ньому і складає біохімічний фон будь-яких взаємодій організмів. Біохімічне середовище має свій невизначено великий фонд (набір, пул) сполук, «міність видоспецифічних речовин, які можуть бути ідентифіковані та характеризувати індивідуальну специфічність кожного біогеоценозу. Біохімічне середовище, як динамічна система, має добові, сезонні та річні ритми, специфічні якісні та кількісні зміни, що по-різному проявляються в

надземних і підземних частинах. Біохімічне середовище біогеоценозу є загальним фоном існування будь-якого організму, його власного індивідуального середовища, фітогенного поля чи алелопатичної сфери, що інтегруються в ньому.

Взаємини організмів у повітрі, ґрунті модифікуються великими масами легких речовин і водорозчинних речовин, які пасивно вимиваються з надземних і підземних частин, крім активного виділення. Біологічні види загалом взаємодіють, створюючи спільне середовище біогеоценозу і власні осередки (чарунки) у біохімічних сітках зв'язків.

Сучасна методологія та теорія алелопатії, крім спеціальних конкретно-наукових основ, має опиратися на фундаментальні різнорівневі екологічні розробки багатьох учених (Гродзинский, 1973; Чернобривенко, 1970; Райс, 1978; Матвеев, 1985).

Онтологічними проблемами алелопатії є: 1) видова, екологічна, онтогенетична обумовленість біохімічних зв'язків і взаємовпливів рослин, їхніх реакцій і адаптацій; 2) сутнісні агенти, фактори алелопатії, їхній хімізм, функції, динаміка.

Гносеологічні проблеми визначаються в алелопатії в першому приближенні як такі: 1) концептуальні основи теоретичних, практичних, прикладних досліджень; 2) наукова картина світу в алелопатії як вищий рівень систематизації знань; 3) теоретизація та класифікація напрямів досліджень і пізнавальних підходів; 4) алелопатична інформатика як частина екоінформатики.

Загальнонаукова методологія достатньо широко характеризується різними підходами (системний, елементно-структурний, імовірнісний) та методами (формалізації, моделювання, аналогій, екстраполяцій). Серед загальнонаукових проблем алелопатії виділимо: 1) системність, дискретність алелопатичних явищ і процесів; 2) елементно-структурний аналіз статички та динаміки взаємодій організмів; 3) організованість біохімічного простору та біохімічного середовища; 4) формалізацію типів і моделювання біохімічних взаємовпливів; 5) імовірнісні явища та процеси у взаємовпливах організмів; 6) аналого-екстраполяційні визначення в описах алелопатії.

Підходи загальнонаукової методології достатньо реалізуються в алелопатії. Алелопатична толерантність рослин (Гродзинский, 1973), пороги алелопатичної чутливості (Матвеев, 1985) є екстрапольованими варіаціями закону толерантності Е. Шелфорда. Біохімічне середовище біогеоценозу (Чернобривенко, 1966) модифіковане в біохімічне середовище фітоценозу (Марков, 1967), алелопатичну сферу (Гродзинский, 1973), алелопатичний режим (Матвеев, 1985) фітоценозу. Біогенне поле рослин (Уранов, 1966) модифіковане в інтегральну алелопатичну сферу (Гродзинский, 1973).

А. М. Гродзинський (1973) наводить ряд аналогічно визначених майже однозначних (бластоколіни – коліни – фітоліни – біоліни) та неоднозначно, аналогічно визначених понять (коліни – маразміни – сапроліни – міазміни),



що характеризують агентів алелопатичного впливу здебільшого як одних і тих самих сполук. Біохімічне середовище, індивідуальна, алелопатична сфера, фітогенне поле не є теоретичними абстракціями. Це реальні сутності, які є складовими організованості біогеоценозу.

На рівні конкретно-наукової методології виділимо такі проблеми:

1) різнорівнева структурованість алелопатії (теоретична, загальна, у тому числі факторіальна, спеціальна – часткова); 2) типологія біохімічних взаємодій рослин.

Конкретно-наукові методологічні розробки ще недостатньо розчленовані стосовно диференційованості алелопатії, але частково реалізовані у визначеннях типів і форм взаємодій складності біохімічного середовища і біохімічного простору.

На дисциплінарному рівні методології алелопатії можна виділити проблеми: 1) цитологічні, генетичні, анатомо-морфологічні, фізіолого-біохімічні ефекти алелопатії; 2) фізіолого-біохімічні особливості екскреторних функцій рослин; 3) внутрішньовидові та міжвидові алелопатичні взаємодії. Зауважимо, що ці проблеми і ті, що визначені для інших рівнів методології, є комплексними і можуть бути розділені на конкретні та менш ємкі.

На міждисциплінарному рівні методології алелопатії виділяються такі проблеми: 1) екологічна, біогеоценотична роль алелопатії; 2) хімічна ідентифікація виділюваних рослинами виділень і тих, які взагалі формуються в просторі біогеоценозу; 3) еволюційні аспекти алелопатії; 4) антивірусна та антимікробна активність рослинних виділень; 5) рослинні виділення як антибіотики, інсектициди, фунгіциди тощо; 6) біохімічні взаємодії рослин і тваринних організмів; 7) співвідношення біохімічних і конкурентних взаємодій рослин; 8) алелопатичні фактори як модифікатори фенотипів та мутагени. Така, далеко не повна проблематика цього рівня алелопатії методологічно відображає основи багатоспрямованих, теоретичних практичних та прикладних розробок у вірусології, мікробіології, мікології, біохімії, фізіології рослин і тварин і частково в генетиці.

Методологічні проблеми алелопатії спрямовані на подальше формування її теоретичних засновків, визначення конкретних теоретичних проблем.

Теоретизація алелопатії є відображенням її методологічної проблематики в їхній конкретиці та звуженні змісту. Методологічні та теоретичні проблеми, як похідні перших, можуть бути сформульовані як оглядові, оглядово-аналітичні, аналітичні з уточненням, переосмисленням існуючих уявлень і виходом на нові теоретичні рішення. Як теоретичні, різнорівневі проблеми визначимо деякі: 1) суть і зміст, місце алелопатії у фітології, фітоценології, біогеоценології; 2) алелопатія як комплекс системних явищ і процесів; 3) концепції алелопатії; 4) біохімічне середовище як фон алелопатії та зв'язків взаємообумовленого існування; 5) алелопатія як фактор формування, функціонування, розвитку рослинних угруповань і біогеоценозів; 6) статика та динаміка алелопатії; 7) генетика та екологія алелопати-

чних взаємодій; 8) специфічність і неспецифічність алелопатичних впливів і реакцій; 9) антагонізм, синергізм, гомеостаз, гомеорез у явищах і процесах алелопатії; 10) алелопатія та теорія екологічної ніші; 11) дискретність алелопатії на дво- та багатовидовому рівнях; 12) поліфункціональність виділюваних речовин і адаптаціогенез рослин; 13) рослинні виділення як фактори мутагенезу; 14) статичні та різноступінчасті динамічні форми алелопатичних впливів; 15) динаміка оборотності та необоротності алелопатичних реакцій; 16) алелопатична активність і толерантність як вирази генотипічної норми реакції; 17) порівняльні еколого-географічні аспекти алелопатичних взаємодій, активності та толерантності видів; 18) градієнтний аналіз алелопатії; 19) еколого- та онтогенетично залежні видозміни алелопатичних зв'язків; 20) добові, сезонні, річні ритми екскреторних функцій рослин; 21) еволюція екскреторних функцій рослин.

Усі ці проблеми, так само як і методологічні, можуть бути по-різному розділені, розширені та доповнені у своєму переліку та суті. Їхнє визначення відображає певні точки зору різних авторів і не претендує на якусь остаточність, а тим більше на завершеність.

Сутність самої алелопатії неоднозначно, але достатньо наближено визначалася різними авторами в її зв'язках з хімічною біогеоценологією, алелохімією, телестоксією, алелобіохімією (Гродзинский, 1965, 1973; Чернобривенко, 1970).

Зміст алелопатії в системі фітології, фітоценології, біогеоценології має бути насамперед пов'язаний з її визначенням як взаємного впливу рослин на основі речовин, які виділяються, та розширення її змісту до кругообігу фізіологічно активних речовин у біогеоценозах і біосфері (Гродзинский, 1965, 1973). Етимологічно взаємовплив рослин і кругообіг біологічно активних речовин є незіставними. Коректніше, обмежувати біогеоценотичну та біосферну роль алелопатії її вихідним розумінням і доповнювати розумінням її як проявами руху речовин, енергії та інформації в сітках взаємообумовленого існування організмів у біогенній міграції елементів у біосфері (Чернобривенко, 1970). У цьому ракурсі цілком сприйнятливим є визначення А. М. Гродзинським (1973) алелопатії як способу хімічної саморегуляції угруповання, що є складною кібернетичною системою.

Алелопатія як багатовидове явище не обов'язково пов'язана з обмінами речовинами, що виділяються видами, крім того, обміни можуть бути нерівнозначними. Алелопатичні впливи можуть бути однобічними, негативними або позитивними. Одна і та ж рослина може бути одночасно і донором, і реципієнтом активних речовин для різних видів.

Алелопатично активні речовини є факторами біохімічного екологічного гомеостазу в біогеоценозах, а біохімічне середовище – одним з його суттєвих гомеостатів. Алелопатію можна розглядати як фактор спонтанного та індукованого (в експериментальних умовах) мутагенезу (Чернобривенко, 1956; Шанда, 1976, 1986).

Розробка методології та теорії алелопатії є актуальним напрямом хімічної біогеоценології, біохімічної екології.

Розширення уявлень про широку екологічну, ценотичну, еволюційну роль алелопатії можливе не тільки на широкій методологічній основі, але й на засновках факторіальної екології, що може бути деталізовано структурована.

Визначення певного кола методологічних і теоретичних проблем може уточнюватися, розширюватися з виходом на нові рівні практичних досліджень в лабораторних і польових умовах.

### 3.2 БІОХІМІЧНИЙ ПРОСТІР БІОГЕОЦЕНОЗУ, ЙОГО ОРГАНІЗОВАНІСТЬ І ВЗАЄМОЗВ'ЯЗКИ ОРГАНІЗМІВ

Теоретизація проблематики хімічної біоценології (Гаузе, 1944) об'єктивно виводить на її осмислення з позицій організованості біогеоценозу. Організованість є певним рівнем взаємообумовленості структури (складу, будови, зв'язків), функцій, адаптацій і розвитку. Вона може мати різні структурно-функціональні вирази, характеризує екологічний (як сукупність екологічних факторів різної природи) і відповідно біохімічний простір біоценозу, що мають сітьову (мережисту) структуру.

Структура як форма зв'язків елементів будь-якої системи може мати різні варіації, проте сітьова модель, яка включає лінійні ланцюги та кільцеві зв'язки у вигляді складних графів без контурів (Лернер, 1967) або сіті зв'язків (Винер, 1968), виявляється характерною для всіх складних систем, у тому числі для біогеоценозів. Цей аспект біогеоценологічної теорії недостатньо розроблений.

Уявлення про сітьову організованість живої природи (Федоров, 1980) розвивалися від стародавніх авторів, які визначали ланцюги живлення, до Ч. Дарвіна з його «сіткою життя». Д. М. Кашкаров (1938) відмітив, що вплив Ч. Дарвіна дозволив Х. Мебіусу, Ч. Елтону, Е. Шелфору сформулювати положення про сіті живлення, або трофічні сіті. Звертаючи увагу на суттєву важливість у біогеоценозах трофічних зв'язків, Д. М. Кашкаров (1938) писав про те, що всі члени біогеоценозу формують систему біологічної залежності. Завдяки цьому саморегулюванню вся система коливається навколо якогось середнього положення, а структура біоценозу є інтегрована реакція його компонентів на екологічні фактори. Отже, поняття системності, саморегуляції, інтеграції, адаптивності структури, незважаючи на їх сучасне звучання, розглядалася досить давно (Кашкаров, 1938) як важливі атрибутивні властивості біогеоценозу з усіма забезпечуючими зв'язками, явищами, процесами та впливаючими наслідками для організмів і самих біогеоценозів. Разом з тим відзначимо, що сітьова структура всіх угруповань організмів у більшості випадків розглядалася тільки в одному, трофо-функціо-

нальному, відношенні, хоч достатньо очевидно вважалися інтегруюча (системотвірна) роль усіх внутрішньо- та міжвидових взаємовідносин, за І. І. Шмальгаузенем (1968). Маючи на увазі, що для взаємовідносин організмів характерними є багатоканальність, просторові, трофічні, хімічні, біофізичні явища, різноманітні форми конкуренції та обміну інформації, звернемо увагу на те, що вирішальні трофічні (у широкому розумінні) та просторові відносини опосередковані множиною інших зв'язків, відносин і що біохімічні зв'язки (взаємовпливи) є найбільш універсальними та відносно стабільними за своєю природою, на основі видоспецифічності речовин, виділюваних організмами в процесі життя та помертвого розкладання.

Стрес як неспецифічна реакція організмів на несприятливі умови може мати різну природу залежно від градієнтів хімічних та фізичних чинників. Напруженість, інтенсивність, частота впливів тих чи інших факторів або їх комбінацій (групи, комплекси) характеризуються специфічним складом і загальною неспецифічною реакцією. Деякими дослідниками постулюється положення про неспецифічну дію та неспецифічні реакції організмів на той чи інший біохімічний вплив. Проте неспецифічне зниження росту та інші прояви життєдіяльності ще не доводять принципову неспецифічність реакції.

Стреси організмів, які обумовлені різними факторами, у тому числі біохімічними впливами (алелохімічні стреси), можуть мати наближені фізіолого-біохімічні внутрішні стапи та зовнішні прояви, але явища та процеси генотипічної реакції можуть бути неоднаковими, видоспецифічними. Наприклад, неспецифічне зниження проростання насіння та росту рослин може бути зумовлене дією багатьох екологічних чинників, зокрема температури, вологості середовища, радіоактивності, електромагнітних полів, гравітації, неорганічних та органічних речовин, у тому числі біотичної та біокосної природи. В усякому разі, навіть апріорно, можна судити про незаперечну різницю внутрішніх механізмів такої неспецифічної зовнішньої реакції. Цей момент логічних міркувань є важливим для встановлення принципів підходу до побудови схеми біотичних взаємодій у біогеоценозах, розширення таких уявлень до рівня біохімічних сіток в обсязі одного чи ряду суміжних біогеоценозів, урочища чи біому. Основою для цього є висока видоспецифічність речовин, які виділяються, та висока чутливість, вибірковість організмів до цих речовин, яка виявляється на великих відстанях і відіграє роль у процесах саморегуляції ценопопуляцій та в міжпопуляційних взаємодіях.

Агентами біохімічного впливу одного організму на інший можуть бути як видоспецифічні, так і неспецифічні речовини. Специфічна біохімічна дія організмів обумовлена їхньою біохімічною індивідуальністю (унікальністю, специфічністю). Реакція будь-якого організму на конкретну дію неоднозначна, специфічна за своєю природою, проте індивідуальний комплекс елементарних реакцій утворює загальну неспецифічну (зовні) реакцію стимуляції чи зниження росту та розвитку на ту чи іншу дію.

Елементарні явища та пропеси внутрішнього середовища будь-якого організму (ті чи інші синтези, біохімічні явища і процеси, зміна концентрації речовин у цитоплазмі, інтенсивність вбирання та виділення води, тих чи інших газів, хімічних елементів, зрушення ростових процесів, явищ росту та диференціації клітин) у кожному конкретному випадку утворюють складну систему реагування на той чи інший вплив.

Морфологічно більшість специфічних реакцій виявляються у вигляді неспецифічної схожості з іншими (іншої етіології) змінами життєдіяльності організму. Таким чином, у теорії адаптації та стресу організмів, особливо на фоні біохімічних впливів, необхідні пошуки та осмислення тонких механізмів реагування.

Речовини, що виділяються організмами, мають видоспецифічний характер і відзначаються поліфункціональністю. Разом з тим одні і ті ж види (насамперед тваринні) можуть виділяти речовини різного функціонального призначення (Киришенблатт, 1972) – сигнальні, захисні, середовищотвірні, модифікуючі морфологію, фізіологію, біохімію, поведінку організмів тощо. Речовини, що виділяються, сприймаються, поглинаються організмами, обумовлюють сітьову структуру багатьох зв'язків організмів. Так, фаготрофія (життя за рахунок поїдання) у своїх різних проявах заснована на сприйманні корму та толерантності щодо нього. Кожний трофічний ланцюг забезпечується передачею та сприйманням інформації в кожній ланці зв'язку: хімізм у широкому розумінні (запахи, сліди), звуки, форма, колір тіла, особливості життєдіяльності та стану організмів. Оптична, акустична, хімічна, біофізична та інші форми інформації про джерела корму пов'язані з різними сигналами, тому трофічні ланцюги та сітки є також інформаційними ланцюгами та сітками з неоднаковою інтенсивністю та об'ємом інформації в різних ланках і ділянках. Сутнісна значущість хімізму їжі, корму в трофології (Уголев, 1987), прояви видоспецифічного метаболізму організмів у різних екскреторних функціях дозволяють вважати капали біохімічних зв'язків невід'ємними від трофічних. Трофічні ланцюги та трофічні сітки за своєю природою не охоплюють всієї різноманітності біохімічних зв'язків, що забезпечують системоформування біогеоценозу.

Біохімічний ланцюг – це не послідовні підпорядковані елементи, а ряд біохімічно зв'язаних організмів. Цей ланцюг може бути закріпльованим, утворюючи елементарну чарунку. Чарункова будова біохімічних сіток біогеоценозу є відображенням багатообумовлених зв'язків організмів.

Сітки біохімічних (алелохімічних) зв'язків організмів (Шанда, 1985, 1990) утворюються не тільки на основі прямих, але й непрямих багатоступінчатих впливів. Біохімічний вплив одного організму на інший (як зв'язку) є елементарною ланкою біохімічного ланцюгу, а хімічні зв'язки кожного члена цієї ланки з іншими організмами утворюють елементарну чарунку в біохімічній сітці будь-якого біогеоценозу. Біохімічні ланцюги та чарунки сітей одних і тих же видів у різних угрупованнях характеризуються

певним рівнем специфічності залежно від біохімічного середовища (Чернобривенко, 1966, 1970). Для кожного угруповання специфічною є своя біохімічна структура на основі біохімічних зв'язків.

Наше визначення чарунки біохімічних сітей біогеоценозів і фітоценозів є ширшим і більш формалізованим ценочарунки В. С. Іпатова (1966), котра обмежується трофічними відносинами між рослинами. Такі ценочарунки властиві рослинним угрупованням, проте це твердження суперечить уявленню про єдність метаболічної (кореневої головним чином) системи рослинного угруповання, його загальну та біохімічну структури, що інтегрують усі зв'язки як у природних, так і в штучно сформованих системах рослин.

Ідея чарункової біохімічної організованості угруповань організмів є цілком можливою, вона може бути модельована передаванням мічних атомів у ланцюгу (Іванов, 1972) послідовно розташованих рослин.

Видільна (алелопатична) активність рослин, як і внутрішньорослинний метаболізм, знаходиться під генетичним контролем. Форми алелопатичних зв'язків можуть бути статичними, динамічними, різноступінчастими. У межах кожного типу відносин можуть бути виявлені різні форми зв'язків і взаємодій – нейтралізм, антибіоз, симбіоз, які окреслюють усі позитивні односторонні чи взаємні відносини. Специфічний біохімічний вплив організмів обумовлений їхньою біохімічною індивідуальністю. Реакція будь-якого організму на певний вплив неоднозначна і складна за своєю природою. Залежно від специфічності впливу того чи іншого фактора, обумовленого його природою, напруженістю та інтенсивністю, у реагуючому організмі розвиваються ті чи інші елементарні пропеси (реакції). Специфічні поєднання елементарних реакцій можуть давати одну й ту ж неспецифічну зовнішню реакцію. Отже, у теорії адаптації і стресу, особливо на фоні біохімічних впливів, необхідними є пошуки і осмислення тонких механізмів реагування.

У широкій екологічній перспективі, у плані проблеми, що розглядається нами, біогеоценози являють собою складну, таку, що змінюється, хімічну мозаїку організмів чи їх залишків як джерел біологічно активних речовин. Л. Джилберт (1983) хімічну мозаїку екосистем пов'язує тільки з розташуванням рослин як джерел міжвидового різноманіття вторинних метаболітів, які визначають сенсорну і харчову спеціалізацію фітофагів, а потім і складні трофічні (живильні) сітки.

Зелена мозаїка біогеоценозів, на наш погляд, може розглядатися ще в двох аспектах і визначає: 1) просторові візерунки та концентрації тих або інших первинних (залежно від накопиченої біомаси) та вторинних (залежно від видової специфіки) речовин; 2) складні динамічні візерунки, що утворюють індивідуальні біохімічні сфери різних організмів, насамперед рослинних, і є елементами мозаїки рослинних угруповань, тобто це групи, що включають різні види, а також виділовальні речовини всього сапробіонтного комплексу біогеоценозу. Разом з тим вкажемо на свідчення алелопатично обумовлених змін мозаїчності, візерунковатості та складу рослинних угру-

повань під впливом летких і водорозчинних речовин деяких видів (Гродзинский, 1973; Райс, 1978).

Лісові культурбіогеоценози, особливо на початкових етапах свого становлення, характеризуються антропогенною впорядкованістю головних та супутніх порід, натиском бур'янів та регіональної рослинності, постійним або періодичним антропогенним регулюванням стану продуцентів та чисельності консументів, особливо рослиноїдних. Тому хімічна мозаїка польових культурбіогеоценозів відрізняється впорядкованим розташуванням основних продуцентів біологічно активних речовин, імовірнісним розміщенням інших видів, які спонтанно розвиваються, і в різній мірі рухомих організмів, які утворюють базовий рівень біохімічних сітей усіх біогеоценозів, на основі чого формуються всі інші біохімічні зв'язки. Л. Джилберт (1983), не торкаючись еволюційних аспектів хімічної мозаїки та трофічних ланцюгів в екосистемах, відмічав, що в рослиноїдних комах історично сформувалися сепсорна та трофічна спеціалізація, що визначається вторинними речовинами рослин, тобто такими, які не відіграють важливої ролі в первинних метаболічних процесах (синтези, дихання і т.п.). Д. Харборн (1983), узагальнюючи дані з біохімічної екології, звертав увагу на біохімічну коеволуцію тварин та рослин (нижчих і вищих), а залишив поза полем зору екологічно та еволюційно важливі зв'язки тварин і грибів, тварин і мікроорганізмів, рослин і грибів. Теорія екологічної біохімії (алелохімії), що торкається ролі вторинних рослинних сполук (у тому числі, що виділяються в середовище), за Д. Харборном (1983), пояснює: 1) вторинні речовини рослин є ефективним засобом, який стримує великий руйнівний потенціал травоядних комах; 2) більшість рослиноїдних комах добре розрізняють рослини за їхньою кормовою придатністю та багато з них більш чи менш спеціалізовані в своїй трофіці; 3) різні види рослин, які є хазяїнами комах, можуть мати схожі вторинні речовини, але відрізнятися за анатомо-морфологічними особливостями; 4) багато вторинних сполук токсичні для комах, але абсолютно токсичних не існує; 5) для покритонасінних рослин характерна видова (родова) спеціалізація за накопиченням вторинних сполук тільки певного класу; 6) вторинні сполуки можуть характеризувати хімічну мімікрію рослин, їхня токсичність може бути прихованою, неповною або такою, що не підлягає точному визначенню. Д. Харборн також детально розглядає екологію та особливо біохімію запилення (у тому числі роль летких речовин), дію рослинних токсинів на тварин, гормональні взаємодії між рослинами та тваринами (гормони диньки та ювенільні гормони комах у рослинах), дію вторинних речовин як харчових аттрактантів та детергентів, роль феромонів та інших захисних речовин тварин, біохімічну взаємодію вищих та нижчих рослин (власне алелопатія).

Складна біохімічна взаємодія та коеволуційні зв'язки в природних біогеоценозах визначаються зеленою мозаїкою їхніх рослинних угруповань. Проблема біохімічних сітей біогеоценозів є однією з ключових у біохімічній екології. Структура біохімічної сітей може бути тільки простою моделлю

трофічної сіті, проте за своєю суттю біохімічна сіть охоплює більше число видів незалежно від їхньої трофічної спеціалізації та супідрядності, а з іншого боку, вона може покривати значні простори ряду біогеоценозів. Специфіка хімічних комунікацій тварин, висока вибірковість дій антибіотиків, видова та родова специфіка вторинних рослинних сполук свідчать про ефективність неспецифічних сполук рослинного походження та є показником складності та невизначеності біохімічних зв'язків. Біохімічні взаємодії характеризуються широкою значущістю як засіб не тільки внутрішньо-, але й міжбіогеоценотичних зв'язків та інтегруючого фактора в масштабах ландшафтів і загалом біосфери.

Ефекти впливу організмів у всіх ланках біохімічних ланцюгів та сіток біогеоценозів визначаються їхньою біогеоценотичною значущістю як факторів середовища або споживання корму та сприймання біологічно активних речовин. Екологічний вплив виділень організмів усіх функціональних груп (продуценти, консументи, біоредукенти) та специфічного детритного комплексу біогеоценозів пов'язаний з їхньою діяльністю як екзогенних регуляторів росту, розвитку, життєдіяльності, реакцій, поведінки як тератогенів, мутагенів, антимутагенів, танативних факторів.

Перспективи розвитку цієї проблеми визначаються не тільки її розширенням і поглибленням, але й виходом на більш високий рівень теоретичного осмислення біохімічних зв'язків на міжекосистемному та біосферному рівнях.

У широкому екологічному розумінні всі угруповання організмів слід уявляти у вигляді складної мінливої мозаїки на основі розташування організмів і їхніх решток як джерел виділення біологічно активних речовин.

Проблема біохімічних сітей угруповань організмів мало обґрунтована в теоретичному відношенні та практично не використовується. Біохімічні зв'язки рослинних організмів утворюють базовий рівень біохімічних сітей усіх угруповань. На їхній основі розвиваються інші біохімічні сіті. Біохімічні сіті угруповань організмів значно складніші трофічних, вони поєднують пасовищні та детритні ланцюги та сіті, тобто зв'язки автотрофних і гетеротрофних організмів незалежно від їхньої трофічної спеціалізації, як усередині груп, так і між ними. Реальність біохімічних сітей, як і самого біохімічного взаємодіючого, підтверджується міграцією радіонуклідів у біогеоценозах у ланцюгах ґрунт – рослини – рослини – рослини – тварини – тварини (Верховская, 1972; Куликов, 1975).

Відносні монотонність, нерівномірність і мозаїчність рослинних угруповань, безумовно, відбиваються на структурованості біохімічного середовища, рівнях загальної та специфічної концентрації речовин і відповідно впливають на прояви біохімічних зв'язків. Таким чином, біохімічний підпростір біогеоценозу може бути по-різному структурований з різними ланцюгами та сітями, що можуть модифікувати трофічні зв'язки. Біохімічний підпростір біогеоценозу як система характеризує також коеволюційні зв'язки організмів, які зонально екологічно та біохімічно обумовлені.



У міжбіогеоценотичних зв'язках має місце накладання сфер легких речовин, яке обумовлене рухом приземного повітря, а в агроландшафтах парові поля поглинають леткі речовини з повітря. Певна концентрація летких біохімічних речовин у біогеоценозах є нормою, що гомеостатично підтримується. Біохімічне середовище біогеоценозу може бути оптимальним для біологічного виду, популяції, але не для їхніх окремих екотипів або екоелементів. Прижиттєве та посмертне виділення біологічно активних і неактивних речовин є формами активності видів.

На основі уявлень про хімічний взаємовплив організмів як ланку в біогенній міграції речовин та сутнісний прояв руху речовин, енергії та інформації в біосфері (Чернобривенко, 1970) ми, з позиції загальноекологічного та біогеохімічного осмислення сутності біохімічних ланцюгів, сітей, біохімічного простору, вважаємо, що кожне угруповання організмів можна розглядати як сіті біогенної міграції хімічних елементів.

Сітьову структуру природних і антропо сформованих угруповань, біохімічний простір біогеоценозу ми уявляємо як просторове об'ємне багаточарове мозаїчне утворення з множиною різноманітних за своєю природною сутністю, спрямованістю, каналізованістю зв'язків.

Сітьова структура біогеоценозу формується на основі інтеграції біохімічних та інших багатоманітних зв'язків, у яких виділювальні речовини здатні відігравати також трофічні функції. У сітьовій структурі угруповань організмів поліфункціональність виділювальних речовин може по-різному проявлятися в різних ланцюгах і ланках, з різними якісними та кількісними ефектами дії (стимуляція, пригнічення) або не виявлятися в певні періоди чи зовсім (нейтралізм). Поняття зв'язку може характеризувати різноманітні процеси, відносини в реальному стані біогеоценозу, кожний тип зв'язку може по-різному відображати його структуру.

В урочищах як у комплексах біогеоценозів і в біогеоценотичному покриві достатньо великої протяжності інтегруючі функції виконують насамперед частково леткі та водорозчинні речовини рослин. Леткі речовини вважаються характерною геохімічною особливістю кожного природного ландшафту (Персельман, 1989).

Сфері летких речовин біохімічного (спрощено фітонцидного) середовища, як динамічній системі, притаманними є різноспрямовані, вітробумовлені рухи, турбулентність, дифузії, застійні явища, розсіювання, поглинання ґрунтом, частково рослинами. Біохімічне середовище, сіті біохімічних зв'язків є інтегрованими сутностями, що забезпечують усі взаємодії організмів. Біохімічний простір біогеоценозу є сітьовою системою біохімічних зв'язків організмів. Він є нестабільним і динамічним.

Біохімічні взаємовпливи рослин сутнісні в сітьовій організованості взаємообумовленого існування організмів біогеоценозу, а його біохімічне середовище є складною системою, у якій реалізуються біохімічні та всі інші зв'язки організмів.

### 3.3 Взаємовідношення рослин у ґрунті

Екологічна багатозначність ґрунтів (Рассел, 1955; Наумов, 1963; Зонн, 1964; Сукачев, 1964; Блэк, 1973; Ковда, 1973; Церельман, 1989; Ковальський, 1977; Карпачевський, 1983; Добровольський, 1990; Белова, 1991) у біогеоценозах визначається як:

- 1) зосередження (депо) організмів, їхніх зачатків, вологи, енергії, хімічних елементів;
- 2) життєвий простір, притулок або тимчасове житло;
- 3) сорбент речовин;
- 4) стимулятор або гальмувач життєвих процесів;
- 5) дзеркало ландшафту, що відображає його екологічну сутність, історію;
- 6) субстрат і механічна опора для наземних організмів;
- 7) сигнальний фактор багатьох екологічних явищ і процесів.

Ґрунти відіграють сутнісну роль:

- 1) в акумуляції та трансформації речовин і енергії;
- 2) очищенні вод і газів;
- 3) регуляції складу, будови, зв'язків організмів;
- 4) ініціації явищ і процесів сукцесій біогеоценозів.

Ґрунти також виконують глобальні функції:

#### *I. Для атмосфери:*

- 1) поглинання та відбивання сонячної, космічної, розсіяної від неба та хмар радіації;
- 2) регулювання газових і вологісних циклів;
- 3) джерела постачання твердих частинок, речовин, діаспор, мікроорганізмів;
- 4) поглинання та утримання газів;
- 5) регулювання термічного режиму.

#### *II. Для літосфери:*

- 1) біохімічного перетворення її верхніх шарів;
- 2) джерела утворення мінералів і корисних копалин;
- 3) передачі теплової енергії в глибинні шари;
- 4) пропускання променів, частинок від сонця і космосу в глибинні шари;
- 5) захисту від ерозії.

#### *III. Для гідросфери:*

- 1) трансформації поверхневих вод у ґрунтові;
- 2) забезпечення річного стоку;
- 3) підтримання біологічної продуктивності водою;
- 4) захисту від забруднення.

#### *IV. Загалом для біосфери:*

- 1) середовища життя;
- 2) джерела речовин і енергії;
- 3) ланки зв'язку біологічного та геологічного кругообігів і біогеохімічних циклів;

4) захисного бар'єру;

5) фактора еволюції.

Взаємовпливи рослин у ґрунті, залежно від їхніх екоморфічних характеристик, по-різному складаються на фоні рівнів зволоження, термічних умов, хімізму ґрунту, специфічних і неспецифічних потреб кореневого живлення щодо тих чи інших хімічних елементів (або ресурсів взагалі), якими може забезпечити ґрунт рослини відповідно до їхньої вибіркової здатності, ємностей і темпів поглинання та накопичення хімічних елементів.

*Рослинні організми пов'язані між собою сітями взаємообумовленого існування, які включають трофічні, біохімічні та інші взаємозалежності.*

Кожен вид займає певне положення в цих сітках, яке відповідає його специфічним функціям, специфічному сприйманню екологічних факторів і споживанню ресурсів. Ці сіті можуть розглядатися в трофо-функціональному відношенні як системи перерозподілу окремих хімічних елементів і загалом ресурсів.

У рослинних угрупованнях на основі взаємопроникнення, близького контактування та зростання підземних органів рослин формуються трофо-функціональні метаболічні системи, у яких поглинання та виділення хімічних сполук різної природи та хімічних елементів сиріє цілісності угруповання, що було доведено в дослідях з кореневими виділеннями та міграцією радіонуклідів (Иванов, 1969; Рахтеенко, 1966; Верховская, 1972). У теорії та практиці досліджень конкурентних відносин рослин у ґрунті плідним і неопрацьованим є підхід з позицій теорії екоморф (О. Л. Бельгарда (1950).

На основі екоморфічного визначення і формалізації можна описати конкурентні відносини рослин у ґрунті, комбінації їхніх загальних активності та реакцій.

Рослинні угруповання в складі біогеоценозів відзначаються таксономічними та екоморфічними спектрами, ємностями, таксами – ємністю екоморф, екоморфи – фондами таксонів. Взаємовідношення рослин, насамперед вищих, складаються так, що відіграють провідну роль у функціонуванні, адаптації, розвитку, розвитку та змінах біогеоценозів.

У трофічних і біохімічних (алелопатичних) зв'язках рослин особливу значущість має ґрунт як середовище і визначальний фон поглинання та виділення певних хімічних сполук і елементів. Ґрунт накопичує речовини, які вивільнюються опадами з надземних органів рослин і їхніх решток на поверхні ґрунту, та речовини, що виділяються підземними органами рослин у процесі життя та розкладання решток (Травлев, 1973). Усе це обумовлює особливий стан ґрунту для взаємодії корневих систем, їхні обмінні та необмінні процеси, винесення хімічних елементів. Конкуренція рослинних організмів у ґрунті, як збіг їхніх потреб щодо того чи іншого хімічного елемента (ресурсу), при всій своїй складності, одночасності чи розчленованості в часі, є невідривною від біохімічного фону ґрунту та його органічної

речовини, властивої кожному біогеоценозу, специфічність якої ще недостатньо оцінена. Конкурентні взаємодії рослин у ґрунті відзначаються залежністю від його трофності та зволоженості.

Загалом взаємовідношення рослин окреслюються багатьма складними ефектами змін життєдіяльності, росту, розвитку, репродуктивних і адаптивних можливостей, модифікаційної та мутаційної мінливості за рахунок впливу аделопатичних речовин як мутагенів (Шанда, 1976).

У системі рослинних екоморф О. Л. Бельгарда (1956) загальне відношення рослин до трофності ґрунту визначене трофоморфами, відповідно адаптованими до ґрунтів: бідних – оліготрофи, помірно трофних – мезотрофи, високотрофних – мегатрофи. *Конкурентні відношення рослин у ґрунті можна розглядати як взаємодії трофоморф з їхніми неспецифічними та специфічними потребами, смістями та темпами споживання* (поглинання) ресурсів. На наш погляд, слід *розчленувати загальну та видоспецифічну трофоморфність* як відношення рослин до загального рівня трофності ґрунту і до окремих хімічних елементів, у яких є специфічна потреба тієї чи іншої трофоморфи. Ситуації загального та специфічного збігу потреб різних або однакових трофоморф описуються складними конкурентними явищами та процесами. У рослинному угрупуванні трофоморфи одного типу можуть належати до різних груп екоморф – цено-, термо-, гігро-, геліоморф тощо, тобто один і той же рослинний вид може по-різному характеризуватися в екоморфічному плані.

*Середовиществірні функції трофоморф* виявляються:

1) у видоспецифічному збідненні ґрунту за рахунок виносу хімічних елементів, у вибіркових поглинанні та концентрації їх у своєму тілі;

2) у збагаченні ґрунту своїми специфічними речовинами прижиттєвих виділень надземних, підземних органів і продуктів їхнього посмертного розкладання;

3) у формуванні специфічних ризомікро- та мезобіот.

Різні трофоморфи специфічно реалізують свої можливості кореневого живлення та конкуренції в ґрунті на фоні умов його трофності та зволоженості. Трофоморфи однієї і тієї ж групи відрізняються неспецифічними та специфічними потребами поглинання та концентрації хімічних елементів.

Прийосованість рослин до умов зволоження ґрунту були охарактеризовані О. Л. Бельгардом як гігморфність. Серед гігморф виділені такі рослини: 1) здатні існувати в умовах недостатнього зволоження ґрунтів – ксерофіти, 2) в умовах помірного зволоження – мезофіти; 3) високого – гігрофіти.

Очевидним є те, що в умовах малих трофності та зволоженості ґрунтів оліготрофи та ксерофіти мають перевагу в конкурентних відношеннях, тобто відрізняються більшою конкурентною силою.

Л. Г. Раменський (1938) відзначив, що не існує конкурентно сильних і слабких рослин (помилка С. І. Коржинського), а все залежить від умов, у яких

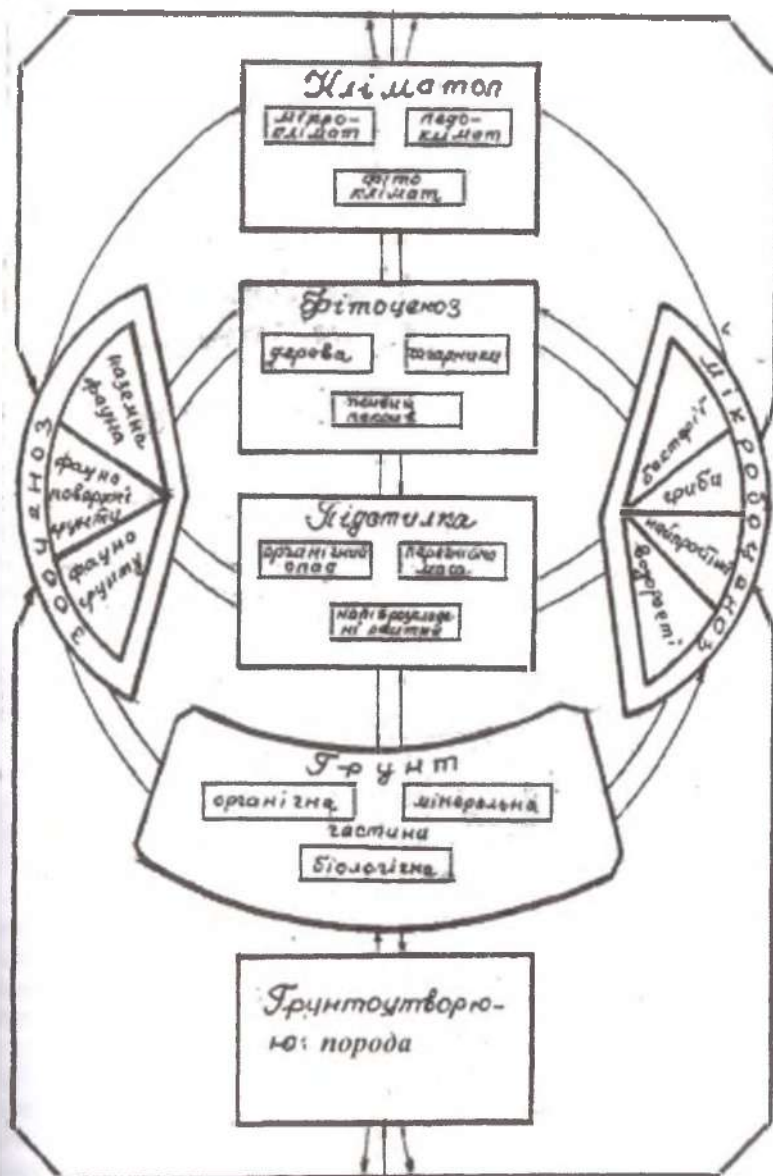


Рис. 3.3.1. Деталізована схема будови лісового біогеоценозу  
(Травлев, 1973)

взаємодіють рослинні організми. З таких позицій оліготрофність, мегатрофність, мезотрофність рослинних видів має розглядатися під кутом оцінки їх належності до того чи іншого класу екоморф і умов середовища.

Л. Г. Раменський (1938) конкурентну силу («моцність») визначив як здатність виду займати те чи інше положення в біоценозі внаслідок біотичних і трансбіотичних взаємовідношень.

Ця сила залежить від біології виду, його толерантності до умов біотопу та активності в біоценотичному відборі. Т. О. Работнов (1983) розрізняє загальну та локальну конкурентну здатність видів. Загальна відзначається розмірами ареалу виду, здатністю зберігати та розширювати його, типами фітоценозів, у склад яких входить вид, зайнятою площею та положенням виду у фітоценозах. Локальна – це положення виду в певному фітоценозі та можливість зберігати його (положення) протягом років і під впливом короткочасних зовнішніх чинників.

Такий підхід Л. Г. Раменського та Т. О. Работнова є широко та сутнісно фітоценотичним. *Екологічно конкурентну силу або здатність можна розуміти як явища та процеси переважання в інтенсивності сприймання факторів, споживання ресурсів, ростові, розвиткові, розмноженні, адаптованості, загальному середовищотворенні при взаємодії двох або більшого числа організмів одного чи різних видів на фоні багатфакторної обумовленості їхнього існування.*

У фітоценотичному аспекті щодо конкурентних, як і інших взаємодій рослин взагалі та особливо в ґрунті слід звернутися до особливого класу екоморф О. Л. Бельгарда – ценоморф, які адаптовані до певних рослинних угруповань і в переважній більшості їх складають.

Так, за О. Л. Бельгардом (1956) екоморфи степів – степанти, луків – пратанти, лісів – силванти, боліт – палюданти тощо. Будь-яке рослинне угруповання формується з визначаючих його та властивих йому ценоморф, а також можливо проникаючих у нього видів, здатних певний період або тривало утримувати в ньому свої екологічні позиції.

Усі взаємовідношення ценоморф, особливо конкурентні, не опрацьовані щодо їхньої трофо- та гігоморфності. На фоні змін умов середовища *рослинне угруповання може модифікуватися, флюктувати чи докорінно змінюватися залежно від існуючих у ньому співвідношень ценоморф відповідно до їхніх трофо- та гігоморфічних характеристик.*

Ценоморфи – рудеранти, які можуть траплятися у степових агрофітоценозах, мають різну трофо- і гігоморфічну (за В. В. Тарасовим, 1969) належність: *Setaria glauca* (L); P. Beauv. – мегатроф, мезоксерофіт; *Setaria viridis* (L) P. Beauv. – олігомезотроф, ксеромезофіт; *Echinochloa crusgalli* (L) P. Beauv. – олігомегатроф, мезогірофіт; *Elyzigia repens* (L.) Nevski – мезотроф, ксеромезофіт. Залежно від стану зволоження ґрунту, його родючості та щільності травостану конкурентні взаємовідносини цих видів можуть складатися по-різному.

У травостанах соснових лісів Присамар'я Дніпровського по-різному комбінуються ценоморфи з різними трофоморфічними та гігоморфічними можливостями. У сосняках з лишайниками основні види, описані О. Л. Бельгардом (1950) як ценоморфи, були степантами, псамофітами, у трофоморфічному відношенні – оліготрофами, але як гігоморфи вони більш диференційовані: *Festuca beckeri* (Hack.) Trautv. – ксерофіт; *Potentilla arenaria* Borkh. – ксеромезофіт; *Allysun tortuosum* Waldstet Kit, *Kochia laniflora* (S.G.Gmell) Borb., *Helichrysum arenarium* (L.) Moench., *Thymus pallasianus* H. Braun. – мезоксерофіти; *Carex ligERICA* I. Gay – мезофіт. Таким чином, при коливанні зволоженості субстратів це рослинне угруповання може гігоморфічно модифікуватися, а це виявиться у функціонуванні певних оліготрофів і їхніх конкурентних можливостях.

**Взаємовідношення ценоморф загалом не опрацьовані в трофологічному відношенні.** Однакові та різні трофоморфи можуть мати різні неспецифічні та видоспецифічні потреби, специфічну вибірку поглинальну здатність та концентраторну спроможність щодо різних хімічних сполук, елементів, і це впливає на їхню конкуренцію.

Конкурентні та інші взаємовідношення ценоморф одного чи різних типів можуть розглядатися в комбінаціях: оліготрофи – оліготроф, оліготрофи – мезотроф, оліготрофи – мегатроф, мезотроф – мезотроф, мезотроф – мегатроф, мегатроф – мегатроф щодо певних хімічних елементів чи загалом якогось ресурсу ґрунту.

У сосняках, березняках з куничником спектри екоморф є значно ширшими: *Dianthus campestris* M. Bieb. – олігомегатроф, ксеромезофіт, степант, псамофіт; *Scutellaria galericulata* L. – мезотроф, мезогірофіт, пратант або палюдант; *Anthericum ramosum* L. – оліготроф, мезофіт, сільвант; *Solidago virgaurea* L. – мезотроф, ксеромезофіт, сільвант, пратант; *Hypericum perforatum* L. – олігомезотроф, мезоксерофіт, сільвант, пратант; *Carex lupine* Wahlenb. – оліготроф, ксеромезофіт, сільвант, пратант, степант; *Hieracium echinoides* (Walast. et. Kit). – олігомегатроф, мезоксерофіт, степант, сільвант; *Phleum phleoides* (L.) Karst. – мезотроф, ксеромезофіт, пратант, степант; *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth. – оліготроф, мезофіт, пратант, сільвант. Цьому угрупованню властиві широкі можливості при змінах клімату, короткочасних чи тривалих, модифікуватися до ксерофільності чи мезофільності з відповідною перебудовою відносин трофоморф, особливо при збігові потреб на фоні онтогенезу та різних ємностей і швидкостей поглинання хімічних елементів у ґрунті.

У сосняку з куничником у ценоспектрі пратанти–псамофіти, палюданти, сільванти. Гігоморфічно має місце ряд – мезофіт – мезогірофіт – гірофіт, у трофоморфічному відношенні переважають мезотрофи. Основні види в екоморфічному плані виглядають так: *Scutellaria galericulata* L. – мезотроф, мезогірофіт, палюдант, пратант; *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth. – оліготроф, мезофіт, пратант, псамофіт, сільвант; *Lysimachia vulgaris* L. –

мезотроф, гігрофіт, палюдант; *Carex acutiformis* Ehrh. – мезотроф, мезогігрофіт, сільвант, палюдант; *Phragmites australis* (Cau.) Trin. ex. Steud. – мезотроф, мезогігрофіт, палюдант. Можливості широких модифікацій такого угруповання при зміні клімату обмежені, зниження зволоженості ґрунту в конкурентних відношеннях покриває можливості мезофітів.

*У теорії екоморфічного аналізу рослинності імовірнісними є явища та процеси формування спрощених і ускладнених спектрів екоморф.* Залежно від трофності та зволоженості ґрунтів це забезпечує варіабільність стану та складу, флюктуативність чи сукцесійність рослинного угруповання та конкурентні можливості (здатність) видів, які його складають.

*Природна збалансованість різних екоморф у рослинних угрупованнях є їхньою фундаментальною особливістю.* Екоморфічна, насамперед трофо- та гігроморфічна збалансованість рослинних угруповань складається природно та підтримується в процесі мінімізації негативних, особливо конкурентних взаємовпливів.

По мірі збільшення трофності та вологості ґрунтів спостерігається більша диференційованість угруповань у трофо- та гігроморфічному відношенні. Зростання трофності та заплавності ґрунтів одночасно характеризує збільшення екоморфічного, особливо трофо- та гігроморфічного різноманіття.

У ситуації припустимого, достатнього чи надмірного ресурсу для трофоморф А і В їхні потреби та споживання в своїх збігах можуть не виключати конкуренції. Якщо максимум потреб, висока швидкість споживання однієї трофоморфи збігаються з максимумом потреб і незначною швидкістю споживання другої, то перша трофоморфа виявиться більш конкурентно спроможною. Конкурентні відносини рослин у ґрунті багатofакторно екологічно та оптогенетично обумовлені. Трофоморфи, близькі або віддалені в своєму онтогенетичному розвитку, взаємодіють по-різному. Формалізовано збіги потреб і особливостей споживання будь-якого хімічного елемента (загалом ресурсу) при конкурентних взаємовідношеннях двох трофоморф А і В (незалежно від інших їхніх екоморфічних характеристик) можна звести у періодичну типологічну систему (табл. 3.3.1 і 3.3.2). Як періоди нами визначені потреби трофоморф А і В, а підперіоди – швидкість ( $V$ ) або темп ( $T$ ) споживання ресурсу. Потреби трофоморф А і В можуть бути відсутніми ( $a_0$  і  $b_0$ ), мінімальними ( $a_1$  і  $b_1$ ), помірними ( $a_2$  і  $b_2$ ), значними ( $a_3$  і  $b_3$ ). Швидкість ( $V$  для трофоморфи В) і темп ( $T$  для трофоморфи А) споживання ресурсу може бути низьким ( $v_1$  і  $t_1$ ), середнім ( $v_2$  і  $t_2$ ), високим ( $v_3$  і  $t_3$ ).

Згідно з цим усі можливі конкурентні ситуації двох трофоморф виражені відповідними формулами. Наприклад, формула  $a_3 v_1 b_1 t_1$  показує, що трофоморфа А має максимальні потреби, але низький рівень споживання ресурсу, а трофоморфа В має мінімальні потреби та малу швидкість споживання ресурсу.



Таким чином, періодична типологічна система (табл. 3.3.1) має достатню інформаційну ємність для визначення та опису конкурентних взаємовідношень.

Отже, як конкурентні, так і будь-які відношення трофоморф (або будь-яких екоморф) або рослинних видів можна відобразити періодичною системою комбінацій їхніх активностей і реакцій (табл. 3.3.2). Активність видів ми вибрали як періоди, а їхні реакції – підперіоди.

Активність виду А може бути нульовою ( $a_0$ ), слабкою ( $a_1$ ), помірною ( $a_2$ ), сильною ( $a_3$ ). Реакції виду А можуть бути мінімальними ( $r_1$ ), помірними ( $r_2$ ), сильними ( $r_3$ ). Для виду В характерні ті самі параметри активності ( $v_0, v_1, v_2, v_3$ ) і реакцій ( $S_1, S_2, S_3$ ). Таким чином, збіг різних рівнів активностей і реакцій описується багатьма формулами, відображаючи цілком реальні ситуації взаємодії двох видів або екоморф у межах кожної групи або між ними.

Загалом структурованість системи зв'язків рослинних видів (екоморф у тому числі) відрізняється внутрішньовидовою та міжвидовою багатоспрямованістю, множинністю, різнотипністю, одночасністю, нестабільністю, періодичністю, мінливістю, паралелізмом взаємодій, накладанням, синергізмом, антагонізмом, нейтралізмом, багатофакторною та онтогенетичною обумовленістю, адаптивністю, напруженістю впливів і реакцій, вибірковістю впливів, накопичувальними та наростаючими ефектами.

Таблиця 3.3.1

## Періодична система конкурентних взаємодій двох трофоморф (А і В) у ґрунті

		Потреби трофоморфи В											Темп	
		В <sub>0</sub>			В <sub>1</sub>			В <sub>2</sub>			В <sub>3</sub>			
		а <sub>0</sub>	а <sub>1</sub>	а <sub>2</sub>	а <sub>0</sub>	а <sub>1</sub>	а <sub>2</sub>	а <sub>0</sub>	а <sub>1</sub>	а <sub>2</sub>	а <sub>0</sub>	а <sub>1</sub>		а <sub>2</sub>
Потреби трофоморфи А	a <sub>0</sub>	a0v1b0t1	a0v2b0t1	a0v3b0t1	a0v1b1t1	a0v2b1t1	a0v3b1t1	a0v1b2t1	a0v2b2t1	a0v3b2t1	a0v1b3t1	a0v2b3t1	a0v3b3t1	t <sub>1</sub>
		a0v1b0t2	a0v2b0t2	a0v3b0t2	a0v1b1t2	a0v2b1t2	a0v3b1t2	a0v1b2t2	a0v2b2t2	a0v3b2t2	a0v1b3t2	a0v2b3t2	a0v3b3t2	t <sub>2</sub>
		a0v1b0t3	a0v2b0t3	a0v3b0t3	a0v1b1t3	a0v2b1t3	a0v3b1t3	a0v1b2t3	a0v2b2t3	a0v3b2t3	a0v1b3t3	a0v2b3t3	a0v3b3t3	t <sub>3</sub>
		a1v1b0t1	a1v2b0t1	a1v3b0t1	a1v1b1t1	a1v2b1t1	a1v3b1t1	a1v1b2t1	a1v2b2t1	a1v3b2t1	a1v1b3t1	a1v2b3t1	a1v3b3t1	t <sub>1</sub>
		a1v1b0t2	a1v2b0t2	a1v3b0t2	a1v1b1t2	a1v2b1t2	a1v3b1t2	a1v1b2t2	a1v2b2t2	a1v3b2t2	a1v1b3t2	a1v2b3t2	a1v3b3t2	t <sub>2</sub>
		a1v1b0t3	a1v2b0t3	a1v3b0t3	a1v1b1t3	a1v2b1t3	a1v3b1t3	a1v1b2t3	a1v2b2t3	a1v3b2t3	a1v1b3t3	a1v2b3t3	a1v3b3t3	t <sub>3</sub>
		a2v1b0t1	a2v2b0t1	a2v3b0t1	a2v1b1t1	a2v2b1t1	a2v3b1t1	a2v1b2t1	a2v2b2t1	a2v3b2t1	a2v1b3t1	a2v2b3t1	a2v3b3t1	t <sub>1</sub>
		a2v1b0t2	a2v2b0t2	a2v3b0t2	a2v1b1t2	a2v2b1t2	a2v3b1t2	a2v1b2t2	a2v2b2t2	a2v3b2t2	a2v1b3t2	a2v2b3t2	a2v3b3t2	t <sub>2</sub>
		a2v1b0t3	a2v2b0t3	a2v3b0t3	a2v1b1t3	a2v2b1t3	a2v3b1t3	a2v1b2t3	a2v2b2t3	a2v3b2t3	a2v1b3t3	a2v2b3t3	a2v3b3t3	t <sub>3</sub>
		a3v1b0t1	a3v2b0t1	a3v3b0t1	a3v1b1t1	a3v2b1t1	a3v3b1t1	a3v1b2t1	a3v2b2t1	a3v3b2t1	a3v1b3t1	a3v2b3t1	a3v3b3t1	t <sub>1</sub>
		a3v1b0t2	a3v2b0t2	a3v3b0t2	a3v1b1t2	a3v2b1t2	a3v3b1t2	a3v1b2t2	a3v2b2t2	a3v3b2t2	a3v1b3t2	a3v2b3t2	a3v3b3t2	t <sub>2</sub>
		a3v1b0t3	a3v2b0t3	a3v3b0t3	a3v1b1t3	a3v2b1t3	a3v3b1t3	a3v1b2t3	a3v2b2t3	a3v3b2t3	a3v1b3t3	a3v2b3t3	a3v3b3t3	t <sub>3</sub>
	V <sub>1</sub>	V <sub>2</sub>	V <sub>3</sub>	V <sub>1</sub>	V <sub>2</sub>	V <sub>3</sub>	V <sub>1</sub>	V <sub>2</sub>	V <sub>3</sub>	V <sub>1</sub>	V <sub>2</sub>	V <sub>3</sub>		
V (швидкість)														

## Періодична система комбінацій активностей і реакцій у взаємодіях екоморф або видів А і В

Таблиця 3.3.2

		Активність екоморфи В											Реакції екоморфи А	
		b0			b1			b2			b3			
		а <sub>0</sub>	а <sub>1</sub>	а <sub>2</sub>	а <sub>0</sub>	а <sub>1</sub>	а <sub>2</sub>	а <sub>0</sub>	а <sub>1</sub>	а <sub>2</sub>	а <sub>0</sub>	а <sub>1</sub>		а <sub>2</sub>
Активність екоморфи А	a <sub>0</sub>	a0r1b0s1	a0r2b0s1	a0r3b0s1	a0r1b1s1	a0r2b1s1	a0r3b1s1	a0r1b2s1	a0r2b2s1	a0r3b2s1	a0r1b3s1	a0r2b3s1	a0r3b3s1	r1
		a0r2b0s2	a0r3b0s2	a0r3b0s3	a0r2b1s2	a0r3b1s2	a0r3b1s3	a0r2s1b2	a0r2b2s2	a0r2b2s3	a0r2b3s1	a0r2b3s2	a0r2b3s3	r2
		a0r3b0s1	a0r3b0s2	a0r3b0s3	a0r3b1s1	a0r3b1s2	a0r3b1s3	a0r3s1b2	a0r3b2s2	a0r3b2s3	a0r3b3s1	a0r3b3s2	a0r3b3s3	r3
		a1r1b0s1	a1r2b0s1	a1r3b0s1	a1r1b1s1	a1r2b1s1	a1r3b1s1	a1r1s1b2	a1r1b2s2	a1r1b2s3	a1r1b3s1	a1r1b3s2	a1r1b3s3	r1
		a1r2b0s1	a1r3b0s1	a1r3b0s3	a1r2b1s1	a1r3b1s1	a1r3b1s3	a1r2s1b2	a1r2b2s2	a1r2b2s3	a1r2b3s1	a1r2b3s2	a1r2b3s3	r2
		a1r3b0s1	a1r3b0s2	a1r3b0s3	a1r3b1s1	a1r3b1s2	a1r3b1s3	a1r3s1b2	a1r3b2s2	a1r3b2s3	a1r3b3s1	a1r3b3s2	a1r3b3s3	r3
		a2r1b0s1	a2r2b0s1	a2r3b0s1	a2r1b1s1	a2r2b1s1	a2r3b1s1	a2r1s1b2	a2r1b2s2	a2r1b2s3	a2r1b3s1	a2r1b3s2	a2r1b3s3	r1
		a2r2b0s1	a2r3b0s1	a2r3b0s3	a2r2b1s1	a2r3b1s1	a2r3b1s3	a2r2s1b2	a2r2b2s2	a2r2b2s3	a2r2b3s1	a2r2b3s2	a2r2b3s3	r2
		a2r3b0s1	a2r3b0s2	a2r3b0s3	a2r3b1s1	a2r3b1s2	a2r3b1s3	a2r3s1b2	a2r3b2s2	a2r3b2s3	a2r3b3s1	a2r3b3s2	a2r3b3s3	r3
		a3r1b0s1	a3r2b0s1	a3r3b0s1	a3r1b1s1	a3r2b1s1	a3r3b1s1	a3r1s1b2	a3r1b2s2	a3r1b2s3	a3r1b3s1	a3r1b3s2	a3r1b3s3	r1
		a3r2b0s1	a3r3b0s1	a3r3b0s3	a3r2b1s1	a3r3b1s1	a3r3b1s3	a3r2s1b2	a3r2b2s2	a3r2b2s3	a3r2b3s1	a3r2b3s2	a3r2b3s3	r2
		a3r3b0s1	a3r3b0s2	a3r3b0s3	a3r3b1s1	a3r3b1s2	a3r3b1s3	a3r3s1b2	a3r3b2s2	a3r3b2s3	a3r3b3s1	a3r3b3s2	a3r3b3s3	r3
	S1	S2	S3	S1	S2	S3	S1	S2	S3	S1	S2	S3		
Р е а к ц і ї (S) е к о м о р ф и В														