



КРИВОРІЗЬКИЙ ДЕРЖАВНИЙ ПЕДАГОГІЧНИЙ УНІВЕРСИТЕТ

·VERITAS·CREATIO·LIBERTAS·

ТЕОРЕТИЧНІ ПРОБЛЕМИ БІОГЕОЦЕНОЛОГІЇ

колективна монографія

Кривий Ріг 2020

Міністерство освіти і науки України
Криворізький державний педагогічний університет

ТЕОРЕТИЧНІ ПРОБЛЕМИ БІОГЕОЦЕНОЛОГІЇ

Колективна монографія

Кривий Ріг
2020

УДК 581.55+574.4

Т 33

Автори:

**В. І. Шанда, Е. О. Євтушенко, Н. В. Ворошилова,
Л. В. Шанда, Я. В. Маленко, О. О. Кобрюшко.**

Науковий редактор: **Н. А. Білова**, доктор біологічних наук,
академік УЕАН, професор.

Рекомендовано до друку рішенням Вченої ради Криворізького державного педагогічного університету (протокол № 11 від 25 червня 2020 р.)

Рецензенти:

В. І. Чорна, доктор біологічних наук, професор;
В. А. Горбань, кандидат біологічних наук, доцент.

Т 33 Теоретичні проблеми біогеоценології : колективна монографія /
В. І. Шанда, Е. О. Євтушенко, Н. В. Ворошилова, Л. В. Шанда, Я. В. Маленко,
О. О. Кобрюшко; наук. ред. Н. А. Білова; Криворізький державний
педагогічний університет. Видавець Чернявський Д.О. — Кривий Ріг, 2020. —
330 с.

ISBN 978-617-7784-68-4

Наукове видання присвячено широкому колу теоретичних проблем біогеоценології. У ній викладено уявлення авторів про принципи, методологію, концепції, диференційованість біогеоценології, її сучасні та перспективні теоретичні проблеми. Описано особливості організованості, структури, складу, будови, функціонування біогеоценозів з аспектами їх екологічних ніш. Окреслено основні риси теорії розвитку біогеоценозів. У колективній монографії висвітлено проблематику взаємовідносин організмів, алелопатії, розвитку й динаміки біогеоценозів, культур- та агробіогеоценології, техногенної біогеоценології. Розкрито зміст надзвичайних екологічних ситуацій, сучасних аспектів охорони природи.

Монографія може бути використана як навчальний посібник із спецкурсів «Проблеми фундаментальної екології», «Біогеоценологія» та для поглиблення навчальних курсів «Загальна екологія», «Основи екології», «Охорона природи» на природничих факультетах університетів.

Колективна монографія може бути корисною широкому колу біологів, екологів, студентів, магістрів, аспірантів.

УДК 581.55+574.4

ISBN 978-617-7784-68-4

© В. І. Шанда, 2020

Зміст

| | |
|--|------------|
| Від наукового редактора..... | 5 |
| ВСТУП | 9 |
| ЧАСТИНА 1. ЗАГАЛЬНІ ПИТАННЯ ТЕОРІЇ БІОГЕОЦЕНОЛОГІЇ | 11 |
| 1.1. Принципи невизначеності в біогеоценології..... | 11 |
| 1.2. Про методологію та теорію біогеоценології | 16 |
| 1.3. Гравітаційний аспект біогеоценології..... | 28 |
| ЧАСТИНА 2. СТРУКТУРА БІОГЕОЦЕНОЗІВ | 34 |
| 2.1. Організованість і хаос біогеоценозу | 34 |
| 2.1.1. Складність екотопу | 42 |
| 2.1.2. Ресурси біогеоценозу. Трофотоп як його підсистема ... | 48 |
| 2.1.3. Принципи доповняльності в теорії структури | 56 |
| 2.2. Склад біогеоценозів як об'єкт теорії | 67 |
| 2.2.1. Узагальнений підхід до складу | 67 |
| 2.2.2. Життєві форми, їхні прояви, таксономічні та екоморфічні спектри рослинних угруповань | 80 |
| 2.2.3. Стереоекологія та будова біогеоценозів..... | 90 |
| ЧАСТИНА 3. СКЛАДНІСТЬ ЛІСОВИХ БІОГЕОЦЕНОЗІВ СТЕПУ | 109 |
| 3.1. Основні закономірності лісових біогеоценозів степу | 109 |
| 3.2. Засновки теорії парцел..... | 112 |
| 3.3. Особливості та властивості парцел..... | 118 |
| 3.4. Складання та динаміка парцел | 122 |
| 3.5. Типологія парцел | 128 |
| ЧАСТИНА 4. ТЕОРЕТИЧНІ ПРОБЛЕМИ АЛЕЛОПАТІЇ ТА ВЗАЄМОВІДНОСИНИ РОСЛИН | 137 |
| 4.1. Методологія та теорія алелопатії..... | 137 |
| 4.2. Біохімічний простір біогеоценозу, його організованість і взаємозв'язки організмів | 143 |
| 4.3. Взаємовідношення рослин у ґрунті | 150 |

| | |
|---|------------|
| ЧАСТИНА 5. ФУНКЦІОНАЛЬНИЙ АСПЕКТ | |
| БІОГЕОЦЕНОЗУ | 161 |
| 5.1. Екологічна ніша біологічного виду як об'єкт теорії біогеоценології..... | 161 |
| 5.2. Обриси загальної теорії екологічної ніші..... | 169 |
| 5.3. Елементи факторіально-ресурсної сутності та періодичні типологічні системи екологічних ніш | 175 |
| 5.4. Екологічна ніша біологічного виду як система | 189 |
| 5.5. Екологічні спектри, толерантність, активність і реальні стани біологічних видів | 201 |
| ЧАСТИНА 6. ТЕОРЕТИЧНІ АСПЕКТИ КУЛЬТУР- ТА АГРОБІОГЕОЦЕНОЛОГІЇ | 212 |
| 6.1. Культур- та агробіогеоценози, їхні біотопи та агроедафотопи..... | 212 |
| 6.2. Системне бачення культур- та агробіогеоценозів..... | 221 |
| ЧАСТИНА 7. РОЗВИТОК І ДИНАМІКА БІОГЕОЦЕНОЗІВ | 230 |
| 7.1. Розвиток біогеоценозів: теоретичний контекст..... | 230 |
| 7.1.1. Сингенез як синонім розвитку біогеоценозів: їхня організація | 245 |
| 7.1.2. Сукцесії: теоретичні аспекти | 253 |
| 7.1.3. Сукцесійні: системи та аналіз | 259 |
| 7.1.4. Ценопопуляції рослинних серійних угруповань і їхній аналіз..... | 263 |
| 7.2. Динаміка біогеоценозу як явище та процес | 268 |
| 7.2.1. Стан руху та хід розвитку складу..... | 268 |
| 7.2.2. Стан руху та хід розвитку будови..... | 274 |
| 7.2.3. Стан руху та хід розвитку зв'язків..... | 278 |
| ЧАСТИНА 8. ПРОБЛЕМАТИКА ОХОРОНИ ПРИРОДИ | 284 |
| 8.1. Загальні, соціальні, освітянські, психологічні аспекти охорони природи | 284 |
| 8.2. Надзвичайні екологічні ситуації як об'єкти теорії техногенної біогеоценології..... | 295 |
| 8.3. Техногенна біогеоценологія та періодичні типологічні системи техногенних екотопів..... | 299 |
| ПІСЛЯМОВА | 304 |
| БІБЛІОГРАФІЯ | 306 |

Від наукового редактора

Дана книга, створена групою авторів за участю та під керівництвом професора В. І. Шанди, є органічним продовженням з переопрацюванням, доповненням і певними скороченнями попередньої монографії про теорію, методологію екології та біогеоценології, що була високо оцінена чл. кор. НАНУ проф. А. П. Травлеєвим.

Основні, визначальні біогеоценологічні принципи системності, розвитку, адаптаціогенезу, еволюціонізму, деталізації, екоморфічного та сукцесійного аналізу були логічно доповнені екстрапольованими з теоретичної фізики принципами невизначеності та доповняльності. Це дало можливість значно розширити теоретичний пошук у біогеоценології, горизонти бачення всіх явищ і процесів, включаючи такий аспект їхньої системності як хаос.

Монографія відзначається цілісністю, багатогранністю, завершеністю. Вона є неординарним явищем і за змістовністю та побудовою не має аналогів у вітчизняній українській науковій літературі. Розкриваючий і узагальнюючий стиль мислення дозволив авторам знаходити оригінальні рішення та формулювання, з їхньою деталізацією, що виходять за межі стандартизованих підходів у опрацьованих ними розділах біогеоценології.

Автори показали, що невизначеність проявляється в біогеоценозах у великій різноманітності організмів різних царств живої природи, множинності їхніх зв'язків, у варіантах будови біогеоценозу, формах його тіл і організмів, які його складають, у внутрішньоорганізменних (для рослин) і міжорганізменних просторових нішах, проявах адаптаціогенезу та особливостях руху біогеоценозу в часові. Принцип доповняльності в теорії структури дав можливість визначити та деталізувати її сутнісну змістовність і різні прояви та форми. Відзначивши, що сучасна біогеоценологія перебуває в стадії розбудови, автори описали та розширили уявлення про функції біогеоценозів, напрями біогеоценологічних досліджень, рівні їхньої методології, концепції, сучасні та перспективні проблеми.

У поглибленні уявлень про біогеоценоз був виділений гравітаційний аспект, який гіпотетично розглядає його як особливу систему, маса, об'єм і розміри котрої визначають специфічні хід і відлік часу. Наведена розгорнута картина членованості екотопу, ознак, властивостей, функцій, типів і розвитку, уявлень про трофотоп, як систему живлення в біогеоценозі.

У теоріях структури та розвитку біогеоценозів були розчленовані організованість, як властивість, форма устрою та організація як явища та процеси. Описані ознаки, властивості складу, будови та зв'язків, закономірності саморегулювання та розвитку біогеоценозів. В усіх розділах монографії простежується методологічний і філософський контекст, перелікова розчленованість і лаконічність визначень для опису тих або інших явищ і процесів, використана формалізація для побудови періодичних типологічних систем з визначенням періодів і підперіодів.

Американський еколог-теоретик Е. Піанка в своїй книзі «Эволюционная экология» (с.293) писав «когданибудь... мы сможем построить таблицу, аналогичную периодической системе элементов. С помощью такой таблицы можно будет классифицировать ниши, делать предсказания и, в конце концов, постичь природу такого трудноуловимого понятия, как экологическая ниша». У даній монографії пріоритетними є не тільки подальша розробка теорії екологічної ніші, формулювання її аксіоматики з визначенням системності, просторових моделей, факторіально-ресурсної сутності, взаємодій, але й побудовані періодичні статичні та динамічні періодичні системи екологічних ніш, окреслюючих у формулах їхнє різноманіття, діагностуючий і прогностичний стан. На такій же принциповій основі були побудовані ними періодичні типологічні системи в теоріях складу, будови, парцелярності, розвитку біогеоценозів, взаємовідносин організмів, екології популяцій.

Біогеоценоз, розглядається на основі ідей стереометрії, як особливе об'ємне природне тіло, складної просторової конфігурації з невизначеними розбіжностями складних топографічних підземної та надземної поверхонь. У розкритті алелопатії були сформульовані різнорівневі теоретичні та методологічні проблеми, побудовані типологічні періодичні системи конкурентних взаємодій, активності і реакцій різних екоморф.

На достатньо широкій науковій основі подані уявлення про агро- та культурбіогеоценози, їхні системність, закономірності, створена періодична типологічна система агроєкотопів. У теорії охорони природи автори виклали власне бачення її проблематики, класифікували стратегії, звернули увагу на антропотолерантність як один з шляхів антропозумовленої еволюції живої природи, описали сутність, значущість, цілі, проблеми, психологічні аспекти, перспективи екологічної освіти. Розкрита сутність теорії надзвичайних екологічних ситуацій.

В описах проблематики техногенної біогеоценології, була створена типологічна періодична система техногенних екотопів.

Загалом, автори подали, до широкого загалу біогеоценологів і екологів, теоретично виважену, оригінальну та змістовну книгу.

Н. А. Білова,
доктор біологічних наук,
академік УЕАН, професор.

Світлій пам'яті
незабутнього друга та вчителя
Анатолія Павловича Травлеєва
біогеоценолога, ґрунто- та лісознавця
свою скромну працю присвячують
автори

ВСТУП

На широкому тлі прогресивного розвитку біологічної науки біогеоценологія, як вчення про дискретність живого покриву планети, набуває все більшої актуальності в зв'язку з порушеннями всіх середовищ життя в різних просторово-часових масштабах на фоні негативних наслідків діяльності людини та сучасної еволюції біосфери.

Невідкладність проблем ефективного та раціонального використання, помноження та охорони природних ресурсів і, загалом, живої природи є спонукальними чинниками розвитку біогеоценологічних досліджень.

Біогеоценологія потребує різноспрямованих теоретичних розробок, практичних досліджень у живій природі, експериментального моделювання в живій природі та в штучних умовах, побудови та випробування практичних заходів різного призначення.

Умовою подальшого розвитку біогеоценології є визначення та оформлення напрямів досліджень, створення наукової картини світу, формулювання концепцій, об'єму проблематики, пошуки та реалізація шляхів її виходу в практику оптимізації живої природи.

У наших теоретичних побудовах домінантними були принципи системності, динамічності, адаптаціогенезу, екстраполяцій, аналогій, формалізації, невизначеності, доповняльності, деталізації, екоморфічного, сукцесійного та ценопопуляційного аналізів, побудови періодичних типологічних систем, індукції та дедукції, узагальнень для опису явищ і процесів у біогеоценозах.

Біогеоценоз ми розглядаємо як складне, множинно членоване природне тіло, невизначеної просторової форми зі складними топографічними, надземною та підземною поверхнями, з рисами системності, хаотизму, динамічності, адаптаціогенезу, що розвивається в фазово-стадійній рухомості до більш або менш стабільного стану. Біогеоценозу притаманні певні ознаки, властивості, закономірності формування складу та, будови, функціонування, просторово-часової рухомості, розвитку та еволюції. Рух у часові та плинність в біогеоценозі зумовлені його масою, організованістю, фізичними, біотичним, біогенним, біокосним і косним тілами, положеннями над рівнем моря, орієнтацією в просторі за частинами світу, географічної широти, тощо.

Автори висловлюють глибоку вдячність науковому редактору доктору біологічних наук, професору Н. А. Біловій і рецензентам доктору біологічних наук, професору В. І. Чорній та кандидату

біологічних наук, доценту В. А. Горбань за слушні зауваження щодо змісту та будови монографії, а також співробітникам кафедри ботаніки та екології Криворізького державного педагогічного університету І. М. Федяніній, Ю. Ю. Кобрюшко, Я. І. Квітко за підготовку та друкування рукопису.

ЧАСТИНА 1. ЗАГАЛЬНІ ПИТАННЯ ТЕОРІЇ БІОГЕОЦЕНОЛОГІЇ

1.1. Принцип невизначеності в біогеоценології

У теоріях еволюції (Шмальгаузен, 1969; Берг, 1977; Эрлих, 1966), систем (Берталанфи, 1969; Хайлов, 1963), біогеоценології (Сукачев, 1972, 1973, 1975), екосистемології (Голубець, 2000), біорізноманіття (Емельянов, 1999; Emeľyanov, 1999), теоретичній біології (Заренков, 1988; Чернишенко, 2006), фітоценології (Василевич, 1983) принцип невизначеності, при множинності проявів екологічних явищ і процесів, не обговорювався, не дивлячись на його цілком доцільну доречність. Екстраполяція цього принципу в біогеоценологію є актуальною та об'єктивно необхідною для поглиблення її методології, загальної проблематики організованості, структури та розвитку біогеоценозів.

Філософське розуміння принципу невизначеності полягає (Роджерс, 1970; Гейзенберг, 2008) в неможливості одержання чи прогнозування точних і повних показників у оцінках природних або експериментально модельованих явищах і процесів. Принцип невизначеності значною мірою пов'язаний з ґносеологічними проблемами обмеженості знань і пізнавальних можливостей людини на кожному етапі розвитку науки. Він має супроводжувати кожен крок встановлення та певних оцінок, якісних і кількісних показників стану біогеоценозу загалом, його компонентів, елементів, усіх явищ і процесів у ньому.

Макс Борн (1973, с. 73) писав, що суть добре відомого принципу невизначеності В. Гейзенберга в природному обмеженні вимірюваності фізичних величин. Це стосується також обмеженості всіх визначень у біогеоценології.

Системність біогеоценозів сприймається в межах інтуїтивного її розуміння з невизначеними множинами компонентів і елементів, варіацій просторової будови, сукупностей зв'язків, які виражаються в уже відомих сітках взаємозумовленого існування (трофічних, біохімічних, можливо біофізичних, іншого, ще невстановленого, характеру). **Принципи системності та невизначеності в сутності біогеоценозів є спряженими та відповідають об'єктивній, але обмежено пізній реальності.** Ці принципи є провідними в аналізах і оцінках станів структури біогеоценозу, як складу, будови та зв'язків. Усі варіанти пояснення системи, разом із системними ознаками та властивостями (Садовский, 1974; Аверьянов, 1986) є справедливими для кожного біогеоценозу з урахуванням неповноти знань і невизначеності щодо кожного з компонентів його структури.

Біологічне різноманіття в біогеоценозах виражається множинністю, чисельністю видів організмів різних царств живої природи. В це число слід включати позабіогеоценозичні форми, котрим належать певні повні, чи епізодичні, ролі в різних біогеоценозах. Точна видова кількісна «інвентаризація» біогеоценозів є неможливою як у сучасний період, так і в осяжному майбутньому. Вона є досить відносною, дуже приблизною та невизначеною за своєю сутністю, тому що оцінюється за пробними площами та екстраполюється на весь об'єм біогеоценозу. Крім того, обліки ускладнюються різними мега-, макро-, мікророзмірностями організмів і рухливістю, в основному, тваринних видів.

Все більшою складністю та невизначеністю характеризуються в біогеоценозах: 1) функції окремих видів різних царств живої природи; 2) їхні життєві форми; 3) таксономічні та екоморфічні спектри; 4) зміст екологічних ніш, преадаптацій і ад- і абаптацій організмів; 5) екоелементна диференційованість популяцій; 6) відмінності організмів за типами життєдіяльності та рівнями життєвості.

Гіпотеза екологічного балансу, урівноваженості природних біогеоценозів за складом і чисельністю видів супроводжується невизначеністю такої рівноваги, що можливо існує за межами її різного встановлення та з'ясування.

Невизначеність є об'єктивною реальністю організованості, структури, адаптаціогенезу біогеоценозу щодо коротко- та тривало часового розвитку, тобто розгортання в часі. Організованість, як стан певної упорядкованості складу, будови, функціонування на основі їхніх взаємозалежностей, засвідчує певну зрозумілу системність явищ, процесів і спряжена з хаосом.

Склад біогеоценозу перебуває в постійному русі, його невизначеність пов'язана з різними співвідношеннями чисельності організмів різних царств живої природи. Постійне переформування складу за рахунок появи на світ, пробудження до життєдіяльності латентних стадій, життєвої активності, старіння, відмирання та емі- імміграцій елементів різних царств живої природи, періодичні екологічні «вибухи» та навали (нашестья) різних організмів за Ч. Елтоном (1960), складають постійну якісну та кількісну множинність невизначеності складу біогеоценозу.

Як органічне ціле, об'ємний витвір природи, невизначеної просторової форми, тіло біогеоценозу має складні топографічні підземну та надземну поверхні, пов'язані з невизначеною різноманітністю форм тіл складаючих його елементів, тобто організмів різних царств живої природи та просторових ніш у його фітоценозах між рослинами, всередині розгалужених їхніх тіл і між іншими

малорухомими організмами. Функціональна роль форм тіл організмів різних царств живої природи є нез'ясованою, нерозкритою за своїми сутністю та невизначеністю. **Об'єктивним виразом принципу невизначеності в просторовій будові біогеоценозу є хаос, як його підсистема з непізнаними зв'язками**, що окреслює існування в тілі біогеоценозу організмів різних царств живої природи, їхні часто мінливі положення, переміщення, композиції та комбінації взаємного розташування в надземній і підземній частинах (горизонтально, вертикально чи безсистемно).

Зв'язки організмів різних царств живої природи, в межах цих царств і між ними, є невизначено факторно зумовленими, опосередкованими, прямими, непрямими та зворотними. **В біогеоценозах множинною та невизначеною є кількість видів і чисельність складаючих їх організмів.** Усі зв'язки можуть розглядатися в функціональній значущості та невизначеності, як об'єкти з багатьма невідомими, щодо спрямованості, сили, динамічності, кількісних характеристик об'єму інформації, енергії, речовин тощо. Вони характеризуються різними ефектами дії, протидії та загальних ефектів реакцій. Зв'язки організмів відзначаються позитивними, негативними впливами чи їхньою відсутністю, тобто, узагальнено, симбіозом, антибіозом, нейтралізмом, які можуть суміщатися у взаємодіях двох видів по різних напрямках (каналам) такої взаємодії. Один і той же вид може багатоспрямовано впливати на інший, але такий вплив є невизначеним у всіх його проявах і наслідках. Всі вияви в біогеоценозах багатоаспектності симбіозу (синойкія, ендойкія, епіойкія, коменсалізм, мутулізм, аменсалізм тощо), біохімічних взаємодій організмів різних царств живої природи, в самих собі та між ними, форм паразитизму, конкуренції, хижацтва та інших поки що не мають достатніх якісних і кількісних характеристик і є досить невизначеними в своїй змістовності. Мережі взаємозумовленого існування та біохімічні сіті є апіорними виразами функціональної організованості біогеоценозів, з невизначеними ланцюгами, ланками, ланцюжними реакціями та адаптаціями. Трофічні сіті таку організованість характеризують на рівнях, здебільшого, досить наближеного, якісного виразу можливих зв'язків, ланок і ланцюгів без достатніх, і, тим більше повних, кількісних описів, тобто тут діє той же фундаментальний принцип невизначеності.

Реальними, об'єктивно істотними одиницями функціональної організованості біогеоценозів є консорції, що якісно та кількісно характеризують трофічну та топічну комплексність організмів

навколо певного, визначального ядра, в якості котрого, здебільшого, сприймається рослинний вид. Консорції в сучасних уявленнях, певною мірою імітують трофічні сіті, приурочені до місць виростання певних рослинних видів. Усім рівням будь-яких консорцій властива якісна та кількісна невизначеність щодо видового складу, руху енергії та речовин між консортами та ядром. Ця множинність видів консорцій об'єктивно не може бути охоплена та встановлена в зв'язку їхніми розмірностями та, часто, позабіогеоценотичними позиціями.

Адаптаціогенез проявляється в біогеоценозах у вигляді еколого-автоматичних процесів (Шанда, 1972). Формування невизначеної мінливості, що описував ще Ч. Дарвін (Шмальгаузен, 1969; Берг, 1977) і збереження ценотично толерантних форм, на основі невизначено великих екологічної поліморфності та генетичної гетерогенності популяцій організмів різних царств живої природи, достатньо прослідковується в популяційному аналізі.

В теорії функціональної організованості біогеоценозів сутнісним є уявлення про їхню видову ємність, введене М. В. Марковим у 1938 році для фітоценозів (Марков, 1962) і екологічну нішу. Видова ємність є числом видів, які можуть забезпечуватися ресурсами біогеоценозу та самі виконують функції ресурсів для інших видів. Видова ємність може розглядатися як кінцева, проте невстановлена величина, внаслідок невизначеної множини видів і їхньої чисельності.

Екологічна ніша характеризує весь складний, невизначено великий комплекс факторів і ресурсів, які зумовлюють існування біологічного виду в біогеоценозі. Вона є багатовимірним екологічним простором (Пианка, 1981) для кожного біологічного виду. Як теоретичні абстракції, видова ємність і екологічна ніша, слугують також у якості об'єктів практичних досліджень щодо всіх або певних царств живої природи, без достатньої закінченості встановлення кінцевих показників. Невизначеність є провідною в окресленні їхнього змісту.

Розвиток як постійний, закономірний, невизначено, факторно зумовлений процес руху в часі біогеоценозів у напрямку більш-менш стабільного стану, в своїх стадіях і фазах характеризується неможливістю повного та точного встановлення таксономічного та екоморфного складу організмів різних царств живої природи. Практичні польові дослідження (Александрова, 1964; Разумовский, 1981) дають тільки наближені картини мінливості станів біогеоценозів, головним чином, на рівні їхніх рослинних угруповань без відповідних достатніх (або взагалі без них) описів тваринного населення, мікокомплексів і, особливо, мікроорганізмів. **Невизначеність є**

об'єктивним явищем у таксономічних і екологічних картинах біогеоценозу, його будові, зв'язках, адаптаціях і розвитку. Можливо, в біогеоценозах, і між ними, існують ще нез'ясовані сутнісні зв'язки та залежності, результативність яких ще не встановлена для організмів і самих біогеоценозів. Мікроеволюційні явища та процеси в певних популяціях рухливих форм можуть мати, в багатьох випадках, позабіогеоценотичні прояви. Об'єктивне явище різнорівневої невизначеності структури приховує чи скривлює: 1) реально можливі, остаточні функції біогеоценозу як цілого та його складових компонентів і елементів; 2) рушійну силу адаптаціогенезу та розвитку; 3) унеможливлене точність і повноту біогеоценологічних контролю та прогнозування.

Біогеоценотичний покрив характеризується різними рівнями невизначеності в межах біогеоценозів і екоотопів, у яких інтегруються їхні таксономічна та біохімічна різноманітність.

У перспективі досліджень і осмислення невизначеності є наближення біогеоценологічного аналізу до об'єктивних, повних картин складу, будови, зв'язків, адаптаціогенезу та розвитку біогеоценозів, розширення та поглиблення уявлень про таксономічний склад і чисельність організмів різних царств живої природи в біогеоценозах. Взаємне обмеження кількості та чисельності видів є явищем нез'ясованим в своїй суті та невизначеності.

В загальному підсумку констатуємо:

1) невизначеність проявляється в біогеоценозах у великій, що не піддається точному встановленню, різноманітності організмів різних царств живої природи, множинності їхніх зв'язків, у варіаціях будови біогеоценозів, у формах їхніх тіл і складаючих організмів, у внутрішньоорганізменних просторових нішах рослин, проявах адаптаціогенезу та особливостях руху в часі;

2) невизначеність є фактором ускладнюючим або скривлюючим установлення та осмислення певних функцій біогеоценозу загалом і його складових, вона обмежує можливості екологічного та біогеоценологічного прогнозування;

3) існує об'єктивна невизначеність у описах повного та точного впливу одного виду на інший, вираженого якісно за його напрямками та кількісно у метричних (за розмірами, масою, енергією, речовинами) чи інформаційних одиницях;

4) усі явища та процеси в біогеоценозі мають аналізуватися на основі принципу невизначеності. Цим принципом проникнуті закономірності біогеоценології.

1.2. Про методологію та теорію біогеоценології

Біогеоценологія є наукою про формування, організованість, функціонування, адаптації, поширення, розвиток і еволюцію біогеоценозів. Вона захоплює широке коло польових досліджень у живій природі, їхнє осмислення та моделювання в експериментальних польових і лабораторно-польових умовах.

Біогеоценологія, як наука, поки що знаходиться в стадії своєї розбудови, без достатньо чітко сформульованих напрямів і концепцій, контурів завершеності картини світу в своїй методології.

Біогеоценологія є спряженою з екологією наукою, в осяжній перспективі якої є поєднання з синтетичною теорією еволюції на основі розвитку еволюційних і кібернетичних ідей І.І.Шмальгаузена (1968). Теоретизація біогеоценології, започаткована працями В.М.Сукачова (1972, 1973, 1975), була і є провідною тенденцією сучасного та перспективного її розвитку, що зумовлюється складністю організованості біогеоценозів і їхньої динаміки. Інформаційний і фактологічний базис біогеоценології є об'єктивно далеко неповночленим у зв'язку з неможливістю практично охопити всі прояви структури (складу, будови, зв'язків), функції існування та розвитку біогеоценозів. Все це є сприятливим фоном плідного розвитку теоретичного мислення, вільних і цілеспрямованих пошуків, побудови концептуальних засад. Лежачі відносно на поверхні теорії біогеоценології принципи системності, динамізму, адаптаціогенезу органічно мають урівноважуватися іншими, наприклад, екстрапольованими з теоретичної фізики принципами невизначеності В.Гейзенберга та доповняльності Н.Бора, як необхідними інструментаріями для більш глибокого пізнання сутності біогеоценозів. У розкритті організованості та функціонування біогеоценозів плідними є принципи: їхньої типології О.Л.Бельгарда (1971) для степових лісів, деталізації структури біогеоценозу А.П.Травлеєва (1973) і складання періодичних типологічних систем екологічних ніш біологічних видів (В.І.Шанда, 2013), парцел лісових біогеоценозів (Л.В.Шанда, 2006), кібернетичних схем для висвітлення різних явищ і процесів тощо.

Біогеоценоз, неальтернативно, визначається різними авторами відповідно основоположним працям В.М.Сукачова: він є сукупністю організмів різних царств живої природи, що історично формується та розвивається, на основі рослинного угруповання, в певному, більш або менш однорідному, відчленованому від інших, просторі території чи

акваторії та складає нероз'ємну єдність у самій собі та зі структурами, факторами неживої природи, забезпечуючи більш або менш циклічно залежне функціонування на основі притоку сонячної енергії та обмінних явищ і процесів із сусідніми біогеоценозами.

Біогеоценоз, як феномен організованості живої природи, є елементарною структурно-функціональною одиницею біосфери, а біоценоз, відповідно, одиницею живої речовини планети за В. І. Вернадським (1926). У біогеоценозах специфічно заломлюються та проявляються функції біосфери на основі активності складаючих його тіл біотичного, біогенного, біокосного та косного типів.

Енергетична функція біогеоценозу виявляється в його енергетиці, тобто сукупності всіх процесів і явищ, пов'язаних із одержанням, накопиченням, перетворенням, рухом і розсіюванням енергії в трофічних ланцюгах, сітях і поза ними. Це — функція біологічної продуктивності. **Метаболічна функція** характеризує всю невизначено велику кількість обмінних процесів у організмах і між організмами біогеоценозу, також міжбіогеоценозичні обміни в самому широкому розумінні (хімічними елементами, сполуками, організмами, їхніми зачатками, рештками тощо). **В біогенній міграції хімічних елементів у біосфері біогеоценози можуть слугувати в якості біогеохімічних бар'єрів**, на що не звертається достатня увага в її дослідженні та осмисленні. **Концентраторна функція** біогеоценозу пов'язана зі специфічним накопиченням живої біомаси, небіогенної та біокосної речовин. **Деструктивна функція** проявляється в: 1) руйнуванні та розкладанні органічних і неорганічних сполук, решток організмів, які призводять до утворення небіогенної речовини та її мінералізації; 2) розкладанні сполук косної речовини; 3) руйнуванні поверхні косного тіла біогеоценозу коренями рослин і землеріями. **Рухомісна, транспортна функція** біогеоценозу забезпечується постійним внутрішньо та міжбіогеоценозичним переміщеннями, рухом зачатків, цілих організмів і їхніх решток, хімічних елементів і сполук. **Середовищевірні функції** біогеоценозу пов'язані з формуванням у ньому специфічних станів його самого, компонентів, сукупностей факторів і ресурсів різної природи та їхнім поширенням у його межах і поза ними, що характеризує міжбіогеоценозичні зв'язки. **Видільні функції організмів різних царств живої природи, в процесах життєдіяльності та посмертного розкладання, формують загалом особливе біохімічне середовище, комплекс летких речовин якого є достатньо рухомим і часто органоліптично**

відчутним за межами біогеоценозу. Б. Б. Полинов (Перельман, 1989) вважав сферу летких речовин характерною геохімічною особливістю ландшафту і, відповідно, на наш погляд, будь-якого біогеоценозу в ньому. Явища та процеси, що характеризують виділення організмами екзометаболітів і продуктів посмертного розкладання назовні, визначають **видільну функцію** біогеоценозу, що відповідає його активності як алелохімічного (цілого) фактору. **Поглиняльна функція** біогеоценозу виражається сприйманням сонячної енергії, різних полів і випромінювань, вологи, тепла з косної речовини (підстилаючої материнської породи) і впливів видільних функцій сусідніх біогеоценозів. **Геологічна функція** біогеоценозу проявляється в механічних рухах хімічних елементів, біогеохімічних явищах і процесах, які пов'язані з використанням організмами хімічних елементів і їхніх сполук для побудови тіла з послідуною втратою за рахунок прижиттєвих виділень і посмертного розкладання решток. Біогеоценозам, у певній мірі, притаманною є здатність розширювати свій об'єм (простір) за рахунок переміщення організмів, їхніх зачатків, решток, летких і водорозчинних речовин за межі перехідних зон (екотонотопів). Ці явища та процеси відповідають **біогеоценологічній експансії чи біогеоценохорії**.

Для біогеоценозів, як систем, властивою є певна відчленованість (автономність), дискретність, організованість на основі парцелярної та біофункціональної ієрархічності, відповідно консортивності та рівнів мас-енергетичного використання трофічних ресурсів.

У загальній картині біогеоценологічних досліджень, на наш погляд, можна виділити такі напрями як: 1) таксономічний (відповідно визначенню видового складу організмів різних царств живої природи); 2) факторіальний; 3) адаптаційний (стосовно реакцій на різні впливи, адаптацій і формування екоморфічного складу); 4) просторово-динамічний (пов'язаний із виявленням форм тіл біогеоценозів і складаючих їх організмів у статичі та динаміці); 5) динамічно-еволюційний, у межах якого вивчаються різномасштабні просторово-часові зміни складу, будови, внутрішньо- і міжбіогеоценологічних зв'язків організмів і, загалом, міжбіогеоценологічних взаємодій; 6) біогеографічний (відповідно поширенню біогеоценозів); 7) еволюційний, який охоплює всі прояви просторово-часової мінливості, мікроеволюційних явищ і процесів у біогеоценозах від сезонних флюктуацій до вікових змін; 8) інтегративний, у якому поєднуються всі напрями досліджень у конкретному біогеоценологічному середовищі тощо. Ми не виключаємо подальшої більш докладної деталізації та диференційованості біогеоценологічних досліджень.

Біогеоценологічну методологію окреслюють неоднаково значущі та осяжні складові. В її онтології можна виділити такі проблеми як: 1) об'єктивно існуюче, невизначено велике різноманіття біогеоценозів; 2) їхня об'єктивна складність організованості, функціонування та розвитку; 3) специфічність і неспецифічність явищ і процесів у різних типах біогеоценозів. Серед гносеологічних проблем відмітимо: 1) обмеженість і незакінченість сучасних теоретичних узагальнень і побудов; 2) недостатність фактологічного матеріалу про мас-енергетичні та інформаційні потоки, що регулюють і рухають біогеоценози; 3) розширення та поглиблення теоретизації; 4) актуалізацію принципів невизначеності, доповняльності, неальтернативних визначень, формалізації, аналогій, екстраполяцій у поясненні буття, динаміки та еволюції біогеоценозів. На рівні загальнонаукової методології увагу зосередимо на проблемах: 1) системності біогеоценозів у всіх її проявах; 2) їхнього елементно-компонентного аналізу щодо складу, будови, зв'язків, різномасштабних просторово-часових змін. У конкретно науковій методології біогеоценології сутнісними, на наш погляд, є проблеми: 1) різнорівневої членованості біогеоценозів; 2) їхньої типології на реальній і формалізованій основах. У дисциплінарній методології відзначимо проблеми: 1) деталізації внутрішньо- та міжбіогеоценотичних взаємодій у біогеоценотичному покриві; 2) їхній комбінаторний аналіз. На міждисциплінарному рівні методології біогеоценології виділяємо проблеми: 1) біогеохімічної ролі біогеоценозів у біогеоценотичному покриві; 2) їхньої еволюційної значущості як полів мікроеволюційних явищ і процесів; 3) стереометрії біогеоценозів і складаючих їх тіл; 4) кібернетики біогеоценозів.

Названі різнорівневі та різноємнісні методологічні проблеми складають лише незначну частину їхніх описів і визначень, які можуть слугувати для побудови концепцій біогеоценології, як систем ідей і принципів наукового бачення її суті. Ми розглядаємо концепції як сформовані та незавершені, (що знаходяться в стадії розвитку), сукупності уявлень, способів і принципів осмислення певних явищ, процесів, об'єктів, напрямів науки та суспільних рухів або життя. Концепції біогеоценології, як системи поглядів, які суміщають різні бачення її сутності, можуть бути диференційовані та інтегровані в її єдиній фрагментарній науковій картині світу. В якості основних концепцій ми виділяємо системну, термодинамічну, біотехнологічну, стереометричну, геоморфологічну, геологічну, біогеохімічну, адаптаціогенезну, еволюційну (палеонтологічну), біогеографічну, кібернетичну. В межах кожної

концепції вимальовуються три аспекти: 1) загально-біогеоценотичний, стосовно індивідуалізованості біогеоценозів; 2) міжбіогеоценотичний, відносно всього біогеоценотичного покриву чи його частин; 3) планетарний, біосферний, який визначається біосферною значущістю біогеоценозів.

Системна концепція є визначальною, панівною. Вона перекриває, певною мірою, поля всіх інших, виходить із сутності розуміння системи в загальнонауковій методології. Зміст системної концепції складає бачення біогеоценозів як об'єктів системного аналізу з усіма, витікаючими з цього наслідками. В межах системної концепції обґрунтовуються матеріальні вирази ознак і властивостей, внутрішньо-та зовнішньобіогеоценотичні зв'язки елементів і компонентів, опис, аналіз і осмислення порушень системності. Системна концепція окреслює системне розуміння організованості, функціонування, розвитку біогеоценозів, як відчленованих від інших подібних або неподібних сукупностей взаємодіючих елементів і компонентів, з різними рівнями дискретності, динамічності, цілісності та сумативності.

Від основоположних праць В. М. Сукачова (1972, 1974, 1975) в усіх розробках і зведеннях акцентувалася системна природа біогеоценозу (Голубець, 2000; Номоконов, 1989; Работнов, 1976; Шанда, 2013). Біогеоценоз, як сутність, відповідає всім ознакам і властивостям систем у їхніх загальних і неальтернативних визначеннях, як і в картинах, які окреслені теоретиками системного бачення природи (Хайлов, 1963; Садовский, 1974).

Біогеоценоз, як систему, складають такі його тіла, як біотичне (біоценоз), біокосні (приземна атмосфера та ґрунти), біогенні (необіогенне, як органічні рештки в стадії розкладання, та палеобіогенне як метаморфазовані осадові породи органічного походження, якщо вони підстилають ґрунт), косне, що є підстилаючою материнською породою на рівні проникнення в неї коренів рослин і землеріїв. Ці тіла мають системну природу в множинності своїх елементів, завдяки мас-енергетичним обмінам всередині їх і між ними. **Системність біогеоценозів включає хаос, як невизначені та непізнані їхні закономірності.**

Системна концепція описує не тільки біогеоценози, але також їхні сукупності, біоми, як виділи біогеоценотичного покриву та весь цей покрив і біосферу як системи. В системній концепції, паралельно з еволюційною, впливає теорія сукцесійних систем (Одум, 1986) і сукцесійного аналізу. В системну концепцію цілком доречно вписується ідея організму, започаткована Ф.Клементсом (Миркин, 1983)

для фітоценозу, який, відповідно, вважався квазиорганізмом. При цьому з поля зору виключався індивідуалістичний контекст кожного фітоценозу. Рослинне угруповання та всі інші складові біоценозу є сукупностями індивідів на основі їхньої генетичної, генотипічної неповторності. Фенотипічна індивідуальність організмів різних царств живої природи дозволяє розглядати кожен біогеоценоз не тільки в плані організму, але й як систему та потоки взаємодіючих індивідів у процесах їхньої життєдіяльності та розвитку.

Термодинамічна концепція пояснює біогеоценози як відкриті, нерівноважні, термодинамічні системи з різними рівнями впорядкованості, невпорядкованості та їхніми співвідношеннями. **Енергетика біогеоценозів** — сукупність явищ і процесів одержання, накопичення, використання, руху, перетворення та розсіювання енергії — **підпорядкована основним законам термодинаміки**. В межах цієї концепції біогеоценози розглядаються як енергетичні устрої з різними об'ємами акумуляції, використання та розсіювання енергії (сонячної насамперед) на всіх ступенях її руху. Найважливіша термодинамічна характеристика всіх екосистем за Ю.Одумом (1971; 1986), і біогеоценозів у тому числі, це здатність створювати та підтримувати високий ступінь внутрішньої упорядкованості чи стану з низькою ентропією. При цьому невпорядкованість вивільнюється у вигляді розсіювання (дисипації) енергії. За рахунок енергії, фіксованої в тілах, які складають біогеоценоз і весь біогеоценотичний покрив, його окремі біоми можна визначати в якості енергетичної мозаїки, тому що **біогеоценози мають неоднакову енергетичну ємність**. **Вивільнення та розсіювання енергії (особливо у вигляді тепла) можна віднести до однієї з форм внутрішньо та міжбіогеоценотичних взаємодій**. У межах термодинамічної концепції біологічні первинна та вторинна продуктивність (загалом і у видових визначеннях) мають оцінюватися не тільки одиницями маси, проте також на основі їхньої енергетичної ємності (в енергетичних одиницях), що можливо розкриває нові аспекти цих проблем. Термодинамічна концепція дозволяє бачити біогеоценози, біогеоценотичний покрив і всю біосферу як відкриті термодинамічні системи.

Біотехнологічна концепція розвиває уявлення про біохімічні різноманіття та індивідуальність біогеоценозів на основі природних технологій, тобто певних послідовних явищ і процесів продуціювання, синтезу та ресинтезу органічних і неорганічних сполук організмами різних царств живої природи в процесі життя та посмертного

розкладання. В різних, таксономічно та екоморфічно близьких біогеоценозах, аксіоматично сприйнятливими є різні співвідношення чисельності різних груп організмів, станів їхніх життєдіяльності, біохімічної активності щодо утворення біохімічних сполук внутрішньо-організмального призначення та продуціювання екзометаболітів. Це умовно відображає біохімічну індивідуальність біогеоценозів, але поки що є якісно та кількісно складно уловним і відчутним.

Біологічні технології біотичного та некротичного типу, тобто утворення організмами різних царств живої природи в процесах життя та посмертного розкладання, речовин різної біологічної та екологічної значущості, забезпечують побудову специфічного для кожного біогеоценозу біохімічного середовища (Чернобривенко, Шанда, 1966). Воно формується організмами з індивідуальними, унікальними генотипами, біохімічною активністю та неоднозначно характеризує кожний біогеоценоз. Отже, біохімічна індивідуальність біогеоценозів дозволяє, в цьому плані, по новому сприймати ідеї організмізму та розглядати біогеоценотичний покрив як біохімічну мозаїку близьких і віддалених біохімічних одиниць його диференційованості, а всю біосферу — як комплекс таких мозаїк. Рухомість летких речовин біохімічного середовища складає одну з особливостей внутрішньо та міжбіогеоценотичних зв'язків. **Сума біологічних технологій у біогеоценозі є інтегративною**, тому що їхнє складання забезпечує новий якісний ефект і біохімічну специфічність. Природні, біологічні технології організмів різних царств живої природи забезпечують формування живильних потоків різних хімічних сполук і організмів, включаючи небіогенні речовини при посмертному розкладанні органічних решток.

Біогеохімічна концепція пояснює роль і функції біогеоценозів у біогенній міграції хімічних елементів і біогеохімічних циклах. Живі організми в біогеоценозах виконують геологічні функції в процесах і явищах механічного переміщення речовин, хімічних елементів, а також геохімічні функції щодо використання хімічних елементів для побудови своїх тіл, життєдіяльності та хімічного розкладання органічних решток, формування небіогенної речовини, мінералізації та змін у біокосних і косних тілах біогеоценозу. «Вихрі життя» Ж.Кюве та К.Бера чи жива речовина, як сукупність організмів (Вернадский, 1926; Vernadsky, 1986), захоплюють і зберігають у собі мільйони років (закон бережливості К.Бера) хімічні елементи та, вибірково, їхні ізотопи за сучасним розумінням. Хімічні елементи в біогеоценозах залучаються в циклічні біогеохімічні процеси від

мінерального стану до багаторазового, вибіркового входження в склад тіл живих організмів. Біогеохімічні цикли газового та осадового типів не є замкненими на один біогеоценоз. Вони прямо чи непрямо захоплюють суміжні біогеоценози та частини біогеоценотичного покриву. При цьому **біогеоценози можуть виконувати функції біогеохімічних бар'єрів, коли біотичні, біокосні, біогенні та косні їхні складові затримують рух хімічних елементів чи «просіюють» їх за рахунок своєї вибіркової здатності до поглинання та концентрування. В цьому є специфічні прояви міжбіогеоценотичних зв'язків.**

Стереометрична концепція розвиває погляди на біогеоценози як особливі природні тіла невизначеної просторової форми та об'єму, що складають біогеоценотичний покрив. Їм властиві складні підземна та надземна топографічні поверхні. Елементи та компоненти біогеоценозів мають об'ємний просторовий характер і вкладені в них у невизначено великих чисельності, об'ємах і формах. Від ультрамікроскопічних, різноманітних форм молекул вірусів до мегарозмірів (у метрах і десятках метрів) усі елементи та компоненти біогеоценозів, як просторові тіла, в своїй множинності, якісно та кількісно окреслені. Біогеоценотичний покрив, регіонально та зонально, хаотично організований біогеоценозами різних форм, об'ємів і розмірностей. **Уся біосфера, як природне тіло, обволікає планету у великому різноманітті тіл, якими є біогеоценози.** Форми, об'єми та розміри тіл, які входять у склад біогеоценозів і самих біогеоценозів є адаптивно вивіреними та екологічно доцільними для забезпечення їхнього стабільного існування, функціонування та розвитку. В межах цієї концепції парцели розглядаються як об'ємні, просторові виділи біогеоценозів, а екотонотопи — як їхні облямовуючі парцели (Л. В. Шанда, 2006). **Суттєво важливим є встановлення просторової конфігурації та орієнтації тіла біогеоценозу за частинами світу.**

Геологічну концепцію ми розглядаємо як таку, становлення котрої пов'язане з виявленням і осмисленням впливу гірських, материнських, підстилаючих, ґрунтоутворюючих порід, гідрологічних умов (зокрема глибинних) і залягання та хімізму ґрунтових вод на біогеоценози.

Біогеографічна концепція є основою географічної біогеоценології. Вона об'єднує уявлення про поширення біогеоценозів, їхній розподіл у просторі, розмежування на поверхні Землі окремих виділів біогеоценотичного покриву та їхню структуру на фоні різних фізико-географічних умов.

Геоморфологічна концепція розвиває та поєднує уявлення про геоморфологічні залежності біогеоценозів, зокрема впливів форм і особливостей рельєфу на склад, будову, функціонування, розвиток, лінійні розміри, протяжність біогеоценозів, їхнє розміщення, планіметричні проєкції, орієнтацію за частинами світу, положення щодо сонячного освітлення, включаючи експозицію та крутизну схилів.

Генетична концепція біогеоценології поєднує погляди на біогеоценози як арили первинних еволюційних перетворень (Шмальгаузен, 1969), мікроеволюційних явищ і процесів у популяціях організмів усіх царств живої природи з відповідними проявами мутацій, генетичного дрейфу, змінами частот генотипів і селективної цінності алелів, явищ трансгенезу (трансформації, трансдукції тощо) на фоні ценогенетичних умов. Внутрішньо та міжбіогеоценогенетичні зв'язки, явища біотичної природи, як, наприклад, екзометаболіти організмів за С. І. Чернобривенком (1956) можуть діяти як мутагени, чинники фенотипів, морфозів і адаптивних модифікацій. Генетична концепція, започаткована в працях багатьох вчених, потребує подальшої теоретизації та практичних досліджень на створення доказової бази для поєднання з сучасною синтетичною теорією еволюції як на основі тихо-, так і номогенезу.

Адаптаціогенезисна концепція захоплює не тільки осмислення біогеоценозів як полів пристосувальних змін організмів (адаптаціоморфозів за І. І. Шмальгаузенем, 1969), але визначає біогеоценози як об'єкти системних пристосувальних явищ і процесів (адаптобіогеоценогенезу), спрямованих на забезпечення стійкості біогеоценозів завдяки взаємному коригуванню змін складу, будови, зв'язків при їхніх внутрішньо- та міжбіогеоценогенетичних проявах. Ця концепція спрямована на зв'язки з сучасною синтетичною теорією еволюції.

Еволюційна концепція включає два напрями теоретичного осмислення розвитку біогеоценозів у часові: 1) неогенезисний, стосовно сучасного, колишнього (до сотень і тисяч років) і прогнозованого, майбутнього станів біогеоценозів у їхніх змінах; 2) палеогенезисний (філоценогенезисний) в ретроспективі мільйонів років на основі геохронологічних, палеобіологічних, здебільшого недостатньо інформативних даних, які можна поповнювати та поєднувати при екстраполяції осяжних минулих і сучасних описів.

Експериментальна біогеоценологія є її пізнавальним напрямом, щодо з'ясування суті тих або інших явищ і процесів при організації, створенні, реалізації контрольованих і керованих умов з різноманітними

змінами в біоценозах, біокосних, біогенних і косному тілах. У широких, загальнобіологічному та біогеоценологічному планах, експериментальна біогеоценологія включає осмислення: 1) різномасштабних, природних перебудов у біогеоценотичному покриві при аномаліях клімату, природних катастрофах тощо, а також при еволюції ландшафтів, організмів і при нестримному поширенні організмів унаслідок розтікання живої речовини за В. І. Вернадським (1926) або нашесть, навал організмів за Ч. Елтоном (1960), включаючи рослини, тварини, гриби, бактерії, віруси; 2) інтродукції організмів, або перенесенні їх людиною з місць природного існування в нові середовища (біогеоценози).

Експериментальна біогеоценологія має також розглядатися як конструктивна, що забезпечує створення та використання культур- і агробіогеоценозів у різних їхніх варіантах, які сутнісні для виробництва рослинної продукції, фітосанації, фітомеліорації, задоволення естетичних потреб і духовного розвитку людей. Теорія та практика втручання людини в біогеоценози має історичні корені та неосяжні перспективи.

Ідеї кібернетичної концепції біогеоценології розвивав І. І. Шмальгаузен (1968). О. М. Колмогоров (1959) визначав кібернетику, як науку про системи будь-якої природи, здатних сприймати, зберігати, переробляти інформацію, використовувати її для своїх управління та регуляції. **Кібернетична концепція визначається розумінням біогеоценозів як складних кібернетичних систем,** яким властиві; 1) певна автономність і взаємодії з іншими; 2) невизначені, в своїй суті, чисельності, ієрархічності множини великого різноманіття, з якісними та кількісними відмінностями елементів, компонентів, явищ, процесів і зв'язків між ними; 3) різномасштабна просторово-часова динамічність, різні перешкодостійкість і саморегулювання на багатозумовлених засадах при збурюючих впливах; 4) гомеостатичність.

Організованість біогеоценозів суцільно покривається ланцюгами та сітями взаємозумовленого існування. Ці ланцюги та сіті характеризуються різними рівнями мас-енергетичних, інформаційних ємностей своїх ланок. Кібернетична концепція може бути виражена в блок-схемах кожного типу зв'язків, явищ і процесів.

Концепції біогеоценології, наведені в першому наближенні, перспективно мають уточнені, розширені, інтегровані в її методології. В межах і між концепціями, доцільно та довільно, можуть бути окреслені широкі кола теоретичних проблем і напрямів пошукових теоретичних, практичних і прикладних досліджень.

З позицій філософської та загальнонаукової методології в біогеоценології, відповідно уявленням В. І. Вернадського (1926) про склад біосфери, можна виділити узагальнюючі, стосовно складаючих біогеоценоз тіл (або компонентів) теорії: 1) біотичного тіла (біоценозу), як аналога живої речовини біосфери; 2) біокосних тіл (атмосфери, ґрунту); 3) біогенних тіл (необіогенного та палеогенного); 4) косного тіла (підстиляючої материнської породи) в межах її використання та змін живими організмами. Супідрядними, в межах кожної теорії, є проблеми складу, будови, зв'язків, функціонування, розвитку, еволюції. Найбільш передбачуваною, та певною мірою, опрацьованою є теорія біогеоценозу. Її проблематика окреслена нами у визначеннях функцій біогеоценозу, концепцій біогеоценології та може бути доповнена різноспрямовано. Вона першочергово розглядається в її сутнісному (щодо складу, будови, зв'язків), функціональному та динамічному аспектах.

У розвитку теорії та практичних досліджень біогеоценології можуть бути наведені різномасштабні проблеми різної досяжності та можливостей розв'язання, включаючи ті, що ставляться під сумнів на рівні сучасного мислення. Таким є далеко неповний реєстр проблем, сповнений розбіжностей і різною внаслідок несумірностей у об'ємах і напрямках. В межах такого реєстру вибірково можна виділити такі проблеми: 1) сучасний, ретро- і перспективний (прогнозний) аналіз стану та розвитку біогеоценозів; 2) створення та ускладнення типологічних періодичних систем у теоріях складу, будови, функціонування, розвитку біогеоценозів за зразками типологічних періодичних систем парцел (Л. В. Шанда, 2006) та екологічних ніш (В. І. Шанда, 2013), у тому числі для уточнення їхньої інформаційної ємності; 3) виділення в біогеоценотичному покриві, при гейтено- та гологенезі, сукцесійних суміщених і розчленованих систем, тобто груп біогеоценозів, які знаходяться на різних фазах і стадіях сукцесій; 4) з'ясування, уточнення організаційної та функціональної значущості компонентів і елементів біогеоценозу щодо їхнього внеску в реалізацію його функцій як системи з різними рівнями цілісності та сумативності; 5) осмислення взаємодій між тілами та в межах тіл, складаючих біогеоценоз; 6) деталізацію трофічних ланцюгів (пасовищного, детритного та комбінованого типів) з їхніми кількісними та мас-енергетичними показниками; 7) побудову різних варіантів гіпотетичних схем біогеоценозів у минулі та в сучасну геологічні епохи; 8) організованість біогеоценозів у межах кожного царства живої природи, що його складають;

9) кількісні характеристики функцій біогеоценозу та його складових; 10) визначення параметрів екологічних ніш біологічних видів у статичній та динамічній; 11) з'ясування мас-енергетичної, кількісної та інформаційної ємностей біогеоценозів на різних стадіях їхнього розвитку та в зональних і локальних виділах біогеоценотичного покриву; 12) математичне, кібернетичне та предметне моделювання явищ і процесів біогеоценозу; 13) парцелярний аналіз біогеоценозів; 14) біогеоценотичну зумовленість мікроеволюційних явищ і процесів; 15) осмислення парцел як ініціалей перетворень біогеоценозів у ретроті в перспективах; 16) дослідження парцел як факторів ценохорії; 17) суцесійний аналіз біогеоценотичного покриву з визначенням фаз і стадій суцесій; 18) порівняння екоморфичної ємності найбільш поширених родин квіткових рослин для ретроспективного аналізу біогеоценозів і перспективного прогнозування; 19) розробку, апробацію та реалізацію експериментальних суцесій для оптимізації біогеоценозів і всього біогеоценотичного покриву; 20) створення біогеоценологічної інформатики з використанням сучасних комп'ютерних технологій.

Поставлені проблеми є з передбачуваними та непередбачуваними наслідками їхнього різноступеневого розв'язання.

Загалом, проблематика біогеоценології далеко неповно покриває усі поля її теоретичних пошуків і практичних досліджень у осяжних і неосяжних сучасних станах, ретро- і перспективах. Концепції та проблеми біогеоценології, визначені в першому наближенні, дозволяють її диференціювати на: 1) теоретичну та математичну, що опрацьовує теорію, методологію, математичне та кібернетичне моделювання; 2) загальну (факторіальну, трофоенергетичну, біотехнологічну, біогеографічну, еволюційну тощо); 3) спеціальну (стосовно зональних та інтразональних типів біогеоценозів).

Отже:

1) біогеоценологія, як наука, знаходиться в стадії розбудови, диференціювання, поглиблення методології та теоретичного бачення;

2) висвітлені концепції та проблеми ілюструють, у першому наближенні, складність біогеоценології;

3) біогеоценози, як елементарні структурно-функціональні одиниці біосфери, специфічно копіюють функції живої речовини за В. І. Вернадським;

4) вони є складними кібернетичними системами за І. І. Шмальгаузом із властивими їм сітими зв'язків багатозумовленого взаємодіявання, регулювання та забезпечення адаптацій, мікроеволюційних явищ і процесів.

1.3. Гравітаційний аспект біогеоценології

Еволюційно сформовані анатомо-морфологічна, фізіолого-біохімічна, функціональна організованість і адаптивність, розміри, об'єми, форми та маси тіл живих організмів, їхні молекулярні, біофізичні, цитологічні, ростові процеси, рухомість тіл, органів, частин, зачатків і решток організмів, переміщення речовин, рухи біокосних, біогенних і косного тіл, атмосферні, гідрологічні, літосферні явища та процеси в ландшафтах і біогеоценозах обумовлюються земним тяжінням або гравітацією (Гарднер, 1965; Грушинский, 1985; Коржуев, 1971; Кузнецов, 1959; Раздорский, 1955; Шмутцер, 1981; Патури, 1982).

Гравітація неальтернативно визначається як: 1) характеристика сили взаємного тяжіння мас, незалежно чи мова йде про земні тіла, чи планети, чи зірки; її властивістю є постійність і всюдисутність (Коржуев, 1971); 2) сила, що рухає світами (Мэрион, 1986); 3) явище притягання матеріальних об'єктів один до одного (Кауфман, 1981); 4) сила тяжіння, що є константою середовища життя, однією з найважливіших його умов (Роджерс, 1970); 5) одна з фундаментальних, крім електричної, сила, що управляє поведінкою всіх оточуючих нас тіл (Мэрион, 1986); 6) всесвітнє тяжіння, універсальна взаємодія між будь-якими видами фізичної матерії (Адамчик, 2008).

Гравітація та інші природні сили (в тому числі темна енергія, темна матерія тощо) зумовлюють устрій і еволюцію Всесвіту. Гравітація, в загальній теорії відносності А. Ейнштейна, пов'язана з геометрією простору та плинністю часу, його сповільненням або прискоренням (Гарднер, 1965, Грушинский, 1985; Девис, 1979; Новиков, 1990). Відповідно закону всесвітнього тяжіння сила (F), взаємного притягання двох тіл, незалежно від їхньої природи, прямо пропорційна добутку їхніх мас (M і m) і гравітаційної сталої (G) та обернено пропорційна квадрату відстані між ними (R^2): $F = G \frac{M \cdot m}{R^2}$ і виражається в ньютонках (Роджерс, 1970). Сила притягання між тілами різних мас є загальною, проте кожна маса діє неоднаково. Гравітаційна стала $G = 6,67 \cdot 10^{-11} \text{ Н} \cdot \text{м}^2/\text{кг}^2$ є достатньо малою і тому взаємодії багатьох тіл виявляються в зникаюче малих виразах. Е. Роджерс (1970) писав, що гравітаційне притягання тіл, звичних нам розмірів, таке мале, що ми не помічаємо його в порівнянні з притяганням Землі та силами з малим радіусом дії, що виникають між тілами в контакті.

М. В. Васильєв (1978) звертав увагу, що взаємне притягання двох людей, які знаходяться в кроці один від одного, складає приблизно одну сорокову міліграм-сили. Гравітаційне поле можна виявити

тільки за допомогою надзвичайно чутливих детекторів (Крейчи, 1984). Наприклад, дві сталеві кулі діаметром до 10 см у безпосередній близькості притягаються одна до одної з силою $1 \cdot 10^{-7}$ Н.

Сучасна фізика дію на відстані описує як вплив поля. Воно є одним з фундаментальних фізичних понять (Крейчи, 1984). Всі тіла породжують гравітаційні поля (Каспер, 1987) і, тим самим, діють на будь-які інші при будь-яких їхніх масах. Гравітаційне поле — неоднорідне за силою та напрямком (Девис, 1979). Поблизу великих мас воно значно сильніше, чим при віддаленні від них (Грушинский, 1985) і діє локально. Створювана тілом гравітаційна сила пропорційна його масі (Шмутцер, 1981). Вона убуває обернено пропорційно квадрату відстані між тілами (Бергман, 1969).

За законом всесвітнього тяжіння всі тіла взаємно притягаються. Наша одинична маса, що знаходиться на Землі, притягається не тільки Землею, але також і Місяцем, Сонцем та всіма іншими планетами (Грушинский, 1985). Гіпотетично гравітаційне поле має корпускулярно-хвильову природу, постійно тримається між взаємодіючими тілами та впливає на інші. За відкриття гравітаційних хвиль Нобелівську премію 2017 року отримали Р. Вайс, Б. К. Баріш, К. С. Торн.

Гравітаційні поля різних мас, як ореоли та потоки квантів гравітації, не екрануються та не затуляються (Васильєв, 1978), проте складаються, поєднуються, інтегруються, утворюючи гравітаційні поля в різних виділах зональних ландшафтів і біогеоценотичного покритву.

Н. В. Бочурова, О. Г. Мініна (Номоконов, 1989) писали, що гравітація є абсолютно особливим за стихійністю та значущістю фактором зовнішнього середовища, сутнісним у життєдіяльності живих істот і біогеоценозів. Відомі, визначені силою тяжіння, явища позитивного та негативного геотропізму рослин, різні типи гілкування деревних порід і трав'яних рослин, положення та кут нахилу гілок на їхніх стовбурах і стеблах відносно земної осі (чи поверхні Землі), виявляються на закладанні квіткових бруньок, плодоношенні деревних порід, плодкових дерев, а також на інтенсивності фотосинтетичної продуктивності рослин. Сила тяжіння виявляє також різноманітний вплив на життєдіяльність, а також на стан тваринного населення біогеоценозу, як прямий, безпосередній, так і опосередкований.

Гравітація, як феномен природи, в біогеоценозах, з точки зору взаємного притягання тіл його складаючих і живих організмів, не обговорювалася на основі невимірно малих її показників для мас одного порядку. Проте, коли мова може йти про велике розходження мас тіл, у складі біогеоценозу, загалом, і окремих живих об'єктів (а

також вірусів), з їхніми край малими розмірами, масами, то можливо, що сила гравітації може виявитися цілком дієвою (Шанда, 2014). Зауважимо також, що в дослідях по встановленню гравітаційної сталості за Е. Роджерсом (1970) багато дослідників (у їх числі Буже, Джеймс) оперували масами гір у багато мільйонів (кг), а також зовнішньою оболонкою Землі в $3 \cdot 10^{20}$ кг.

Сила тяжіння на поверхні Землі зумовлена її обертанням, функціонально залежить від широти, а також від розподілу мас гірських порід у верхній частині земної кори (Грушинский, 1985). Якщо, щільні важкі маси кристалічного фундаменту чи більш глибоких шарів Землі підходять ближче до поверхні, то сила тяжіння є більшою, а в областях з великою потужністю більш легких осадових порід сила тяжіння зменшується. Вона змінюється на земній поверхні (Грушинский, 1985) та щодо висоти над нею, чи, до певної межі, в глибині. Загалом, гравітаційне поле Землі є дискретною системою його осередків різної величини, в залежності від геоморфології та природної мозаїчності земної кори, стосовно близькості до поверхні важких кристалічних чи легких осадових порід. Гравітаційне поле біогеоценозу залежить від співвідношення складаючих його ґрунтів на глибину проникнення коренів рослин і організмів, а також підстилаючих його легких і важких гірських порід.

Біогеоценотична та еволюційна роль гравітації поки що окреслені тільки в деяких своїх засновках. Прояви гравітаційних явищ і процесів у біогеоценозах є об'єктивною реальністю, що характеризує: 1) видоспецифічні маси, об'єми, будову, форми, особливості росту та розвитку тіл живих організмів, адаптації, функціонування; 2) можливу рухомість аеропланктону (спор, пилку, бактерій, вірусів) від притягання тілами з великими масами, що практично можна виявити навіть на фоні вітру; 3) форму тіла біогеоценозу; 4) рухомість води; 5) утримання приземної атмосфери ґрунтом і підстилаючими породами; 6) форми геоморфології тощо.

В біогеоценотичному покриві будь-якого ландшафту гравітаційні поля геологічно, геофізично, геоморфологічно зумовлені. Гравітаційні поля Землі, Місяця, ближнього космосу накладаються на **всі гравітаційні поля, що формуються в біогеоценозах і між ними, утворюючи єдиний гравітаційний фон або гравітаційне поле біогеоценотичного покриву на його певних осередках.** Пагорби та височини в біогеоценотичному покриві гравітаційно взаємодіють, відповідно до своїх мас і формують гравітаційну сіть у біогеоценотичному покриві. Загальна сума усіх притягань

(Коржуев, 1971), у будь-якій точці Всесвіту складає місцеву величину гравітації. Різниця виражається тільки масою взаємодіючих тіл. **Гравітаційні поля між організмами різних видів усіх царств живої природи та різних мас, у залежності від їхніх композицій розташування, інтегруються в гравітаційну сіть біогеоценозу, підсилюючи одне одного.** На цю сіть накладається гравітаційне поле біогеоценозу та міжбіогеоценотичні поля. Сила притягання між тілами різних мас є загальною, проте кожна маса діє неоднаково. Внутрішньо біогеоценотичні та міжбіогеоценотичні гравітаційні поля можуть утримувати аеропланктон і дрібні організми, які не мають сил для подолання цих полів. Поле тяжіння біогеоценозу виходить за його межі, перекриваючись у екотонах з сусідніми біогеоценозами. Відповідно, можна говорити про екотонні гравітаційні поля та їхні можливі впливи, та біогеоценози як гравітаційні системи.

Біогеоценози розглядаються нами як окремі тіла невизначені у своїх формах, поверхнях, масах складаючих частин, у яких можуть проявлятися сили тяжіння в межах біогеоценозів і між ними на фоні загальної зумовленості гравітаційним полем Землі (Шмидт-Ніельсен, 1987). **Сила тяжіння біогеоценозу утримує таке динамічне, біокосне його тіло, як приземну атмосферу з усією масою летких речовин і аеропланктону чи аерофону (сукупністю мікроскопічних живих об'єктів).** У якості міжбіогеоценотичних гравітаційних взаємодій можна навести таку, коли два степових біогеоценози на схилах, із трав'яною рослинністю, на відстані 2 км ($2 \cdot 10^3$ м), площею 100 га кожний ($1 \cdot 10^6$ м²) і питомою вагою ґрунту 1,2 г/см³ (1200 кг/м³) мають маси, при глибині проникнення коренів у ґрунт на 3 м, по $1,2 \cdot 10^3$ кг/м³ \cdot $3 \cdot 10^6$ м² = $3,6 \cdot 10^9$ кг. Тоді, відповідно наведеній вище формулі, сила їхнього притягання (F) становить $6,67 \cdot 10^{-11} \cdot (3,6 \cdot 10^9) \cdot (3,6 \cdot 10^9) / (4 \cdot 10^6) = 216,1$ Н, є достатньо відчутною. Сила взаємотяжіння біогеоценозів яка може бути розрахована на основі відстані між їхніми центрами та залежить від конфігурації біогеоценозів, для яких Д. Л. Арманд (1975) визначав тільки протяжність у межах 0,4–0,65 км.

Проблема гравітації, при всій її великій складності та недостатньої з'ясовності, в біогеоценології може бути пов'язана з плинністю часу в біогеоценозах, яка відповідає ідеям загальної теорії відносності А. Ейнштейна. Об'єктивний вплив гравітації на перебіг часу пояснюється тим, що при збільшенні сили гравітації сповільнюється хід часу, а при її зменшенні — прискорюється. Особливо ефективно це пояснюється зміною часу при його вимірах на різних висотах над

поверхнею Землі та під нею, в тому числі в горах і на висоті різних споруд. Сила тяжіння в біогеоценозі розподіляється вертикально над поверхнею Землі, на поверхні та в глибині, що певним чином впливає на плинність часу. Н. П. Грушинський (1985) відмічає, що при збільшенні висоти на 3 м сила тяжіння зменшується на $1 \cdot 10^{-5}$ Н.

І. Д. Новіков (1990) описує сповільнення плинності часу в полі тяжіння безпосередньо на Землі. В 1960 році фізики Д. Паунд і Г. Ребка порівнювали хід часу біля основи башти і на висоті 22,6 м. Різниця в ході часу склала фантастично малу величину (три десятитисячних мільярдної частки проценту), проте вона була достовірно зафіксована. Крім того І. Д. Новіков наводить інші дослідження з доказами, що засвідчують сповільнення плинності часу в сильному гравітаційному полі. П. Девіс (1979) вказує, що відносне сповільнення часу біля поверхні Землі складає приблизно 10^{-18} на 1 см підйому по вертикалі.

Ці явища та процеси можуть бути екстрапольовані на біогеоценози, особливо з чагарниково-деревною рослинністю, на лісові біогеоценози, де висота дерев досягає 20–40–55 м і більше, а глибини проникнення коренів 15–20–35 м. У таких біогеоценозних ситуаціях верхні та нижні конуси наростання (апекси) знаходяться в умовах різної сили тяжіння та плинності часу з відповідними ефектами молекулярних і цитогенетичних процесів, включаючи ростові та метаболічні. В лісовому біогеоценозі може бути вершинний, поверхневоземний, глибинний потік часу. При цьому, гравітаційні ефекти, не дивлячись на їхню незначну вираженість, безпосередньо можуть мати місце. Це саме стосується дрібних тварин з незначною масою тіл. Розвиваючи такий підхід можна підійти до пояснення процесів онтогенезу в межах певного біогеоценозу, незалежно з трав'яною чи деревною рослинністю, виходячи з його гравітаційного поля і міжбіогеоценозичного гравітаційного фону.

Розміри, форма, маса тіла та гравітаційна сила біогеоценозу є екологічно доцільними, центично ефективними та визначають його як систему відліку та плинності часу. Чим більша маса та розміри біогеоценозу, тим більше вони стримують, сповільнюють хід онтогенезів організмів. Це відповідає впливу гравітації на плинність часу.

Теоретично припустимими є відхилення в онтогенезах багатьох видів різних царств живої природи в різних біогеоценозах, як середовищах життя, особливо стосовно організмів з невеликими масами тіла. Ценопопуляції одних і тих же видів у різних біогеоценозах, у більшості своїй, можуть мати певну асинхронність онтогенезів, яка блокує їхні схрещування. Гравітаційно залежні плинність часу та просторово-часова сутність біогеоценозів недостатньо з'ясовані.

Біогеоценоз може розглядатися не тільки як сукупність, але також як потік організмів, індивідів різних царств живої природи, станів їхніх життєдіяльності та життєвості на тлі тієї гравітації, що ним створюється. При цьому можуть мати місце незначні (нано-) і сезонні коливання гравітації, залежно від сезонних змін рослинності (фітомаси) та вологості ґрунту. Час, як фактор, діє на хід онтогенезу, структуруючи його, а, як ресурс, він характеризує тривалість індивідуального онтогенезу в межах видової норми, а, як фон, — визначає потік своєї плинності. В масштабах індивідів і видів час обмежений, а в масштабах еволюції він є необмеженим, на що вперше звернув увагу в 1800 році Ж.Б. Ламарк у вступній лекції з історії зоології (Ламарк, 1955).

Фізика часу неоднозначно засвідчує його плинність, залежну від гравітаційного поля, а біологія часу — рух і ритм онтогенезу. Сила тяжіння біогеоценозу може змінюватися в онтогенезі його самого — від формування до зрілої стадії. На кожному етапі свого розвитку біогеоценоз представлений різновіковими організмами та індивідами, які змінюють один одного в межах кожного царства живої природи.

Загалом:

1) гравітація, як всюдний феномен природи, якісно та кількісно проявляється в ній у явищах і процесах на всіх рівнях її організованості;

2) біогеоценози, як особливі тіла, подібно іншим тілам природи, утворюють гравітаційні поля, відповідно своїм масам, які діють у біогеоценотичному покриві, формуючи гравітаційну міжбіогеоценотичну сіть на фоні гравітаційного поля Землі в її окремих локусів;

3) усі тіла, складаючі біогеоценоз (живі, небіогенні, палеобіогенні, біокосні, косне), гравітаційно взаємодіють між собою, з тілами сусідніх біогеоценозів, інтегруючись у його гравітаційному полі;

4) невимірно малі сили гравітації в біогеоценозах можуть бути сутнісними на молекулярному та цитогенетичному рівнях і для дрібних організмів;

5) у біогеоценозах можуть бути розбіжності в плинності часу та онтогенезах організмів різних царств живої природи в залежності від маси біогеоценозів, відхилень у гравітаційному полі Землі, від розташування організмів над поверхнею Землі, на поверхні чи в її глибині.

ЧАСТИНА 2. СТРУКТУРА БІОГЕОЦЕНОЗІВ

2.1. Організованість і хаос біогеоценозу

Теорія біогеоценології окреслена рядом основоположних праць (Белова, 1999; Бельгард, 1971; Дылис, 1969; Мазинг, 1973; Сукачев, 1972, 1973, 1975). 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; Голубець, 2000; Миркин, 2001).

Проблеми організованості та організації біогеоценозів не були достатньо осмислені. В загальнонауковій методології **організованість**, як феномен існування будь-яких систем, **розглядається як явище, організація вважається забезпечувальним процесом** їхнього просторово-часового руху, розвитку (Акоф, 1969; Гюхтин, 1988).

Можливості використання різних рівнів 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 біогеоценозу; конкретний момент процесу організації, що визначають її стійкість на основі забезпечуючих структур і особливий етап розвитку структури. Комплексна характеристика організованості є неможливою, проте 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 та неспецифічно — екоморфами різних форм, розмірами та формами тіл організмів. Будова специфічно визначається фізіономічністю кожного конкретного виділу 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, загалом, ланцюгами та сітями взаємозумовленого існування.

Такий прояв організованості, як упорядкованість, може характеризувати прилаштованість складу, взаємоадаптованість 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 статичності та динаміки його існування, складу, будови та зв'язків.

Організованість ми розглядаємо як багатомножину чи сукупність форм вираження устрою, динаміки, поширення та еволюції біогеоценозів. Теоретично вона, в своїй суті, наближена до загальнонаукового розуміння структури в якості складу, будови та зв'язків у будь-якій системі, в тому числі біогеоценозі, проте є більш змістовним і широким поняттям. Крім опису одиничних станів компонентів структури, простір і час, цілком доречно, дозволяють більш повно характеризувати стани устроїв у науці, техніці чи в будь-якій методології. Простір і час як ресурси, фактори чи простий перебіг подій, явищ і процесів для опису будь-якого компоненту структури логічно завершують її широке бачення. Аналіз організованості, як виокремлення різних аспектів дискретності біогеоценозу, дає можливість розширити уявлення про його устрій.

Вихідною та визначальною в організованості будь-якого біогеоценозу є його членованість на такі складові, суцільні йому біогеохімічні тіла як: 1) біотичне (власне біоценоз); 2) біокосні (приземну атмосферу та ґрунт, субстрат); 3) біогенні (небіогенне тіло, як органічні рештки з стадії розкладання, гуміфікації, мінералізації та палеобіогенне тіло, як по-різному метаморфізовані осадові породи організменного походження, підстилаючі ґрунти та покриваючі косне тіло; 4) косне тіло, як материнська, ґрунтоутворююча порода, неорганічного, осадового, мінерального, уламкового типу чи суцільного, вулканічного походження. **Особливим небіогенним динамічним тілом ми вважаємо сферу летких речовин біогеоценозу що є його характерною геохімічною ознакою.**

Властиві цим тілам, у їхньому складанні, функціонуванні та розвитку хімічні елементи, в усьому різноманітті (сортименті, фондах), у якісних і кількісних комбінаціях і масах, відображають геохімічну організованість біогеоценозу, його специфічні та неспецифічні особливості в складі геохімії певного ландшафту, що відбивається в аеро-, субстрато-, ґрунто-, гідро- та літогеохімії. Одним з динамічних аспектів геохімічної організованості є біогеохімічна, що визначає

склад живих організмів, їхні угруповання та явища, процеси, котрі відбуваються за участю живих організмів у природі, включаючи утворення хімічних сполук, біогенну міграцію хімічних елементів, їх рух у біогеохімічних циклах. **Біогеохімічна організованість не є замкненою на певний біогеоценоз.** Вона має вияви в межах певних ландшафтів або їхніх частин. Цей підхід достатньо, органічно та об'єктивно, підводить нас до уявлень **про загальну хімічну організованість і ємність біогеоценозу** на основі комплексів різних типів, класів і груп сполук, які об'єктивно притаманні в його хімізмі та є специфічною властивістю певної частини чи, загалом, кожного біогеоценозу. Все це поки що лежить за межами сучасних уявлень, але є цілком досяжним у ближньому майбутньому. **Загалом хімічна організованість біогеоценозу включає біохімічну, з множиною біохімічних функціонуючих сполук, багато з яких є специфічними для кожного біогеоценозу, що відрізняє його. Вся хімічна організованість і її форми окреслено інтегруються в єдиний біогеоценотичний процес прижиттєвих (in vivo) та посмертних (in necro) біологічних технологій формування, реагування, взаємодій і розкладання хімічних речовин.** Прижиттєві біотехнології є провідними, вони: 1) визначають формування, функціонування та розмноження організмів у якості потужної геохімічної сили; 2) є основою циклічної організованості біогеоценозів.

Організованість, як відображення устрою біогеоценозу, може проявлятися по-різному — як, стосовно всього біогеоценозу, так і окремих, його складових. **Просторова організованість характеризує форму тіла самого біогеоценозу та складаючих його тіл, особливості їхніх поверхонь, просторового природного розміщення частин біогеоценозу, їхніх розмірностей, контактування, вертикальної, горизонтальної членованості, взаємопроникнення, комбінацій і композицій видів різних царств живої природи.**

Біогеоценоз, як складне просторове аморфне, невизначеної форми, об'єму та конфігурації природне тіло є нестабільним у своїх проявах, має складні топографічні надземну та підземну поверхні, невизначено велике число просторових ніш, які періодично заповнюються тілами живих організмів, особливо рослин, їхніх, органів, і сезонно вивільнюються від них. Йому властиві ускладнені конструктивні контури в межах кожного з середовищ життя, просторові частини його відрізняються фізико-хімічними властивостями, складом, зв'язками,

динамічністю. Він є виразом взаємозумовленого існування своїх елементів і компонентів. Біогеоценоз є множиною тіл складаючих його елементів з різними рівнями варіювання форм і поверхонь, розмірів, статичності та динамічності (Ворошилова, 2016).

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.

Будь-яке природне тіло, як елемент того чи іншого царства живої природи, за рідкісними винятками, можна уявити просторово як поєднання різнотипних просторових геометричних фігур або різних їхніх частин при достатньо складній обумовленості математичного виразу його об'єму.

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

З позицій теорії, будова рослинних угруповань, крім стандартизованих уявлень вертикальної та горизонтальної диференційованості, має включати бачення їхньої складної просторової сутності та невизначно великі: 1) топографічну складність надземних і підземних поверхонь; 2) розбіжності у внутрішньому заповненні біотичними, біогенними, біокосними, косними складними стереоелементами та компонентами на основі їхніх розсіювання, контактування, перекриття, взаємопроникнення з вільними просторовими нішами, що мало піддаються описам, визначенням, моделюванню і є нестабільними в часі.

Просторові тіла біогеоценозів, аморфні геометричні фігури з різними рівнями зовнішньо та внутрішньо зумовленої 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 і більших часових проміжків.

Ємність тіла біогеоценозу не є монолітною, а різнорівнево вертикально та горизонтально диференційованою з невизначено великою кількістю просторових ніш, які постійно змінюють свою стереоконфігурацію під впливом життєдіяльності живих організмів, їхнього росту, змін у онтогенезі, переходу в нежиттєдіяльний стан і відмирання.

Простір, як об'єкт факторіальної екології, стандартизовано розглядається стосовно площі, об'єму певних середовищ для життєдіяльності, життєвих циклів, росту та розвитку, розмноження, пересування, міграції організмів, як складаючих або попадаючих в угруповання тіл. Ценотична роль форм тіл організмів, які є в угрупованнях, недостатньо з'ясована. Очевидно стереоморфічність пов'язана з величиною, розмірами тіл, особливостями функціонування, адаптацій, еволюції. Простір, захоплений біогеоценозом, є хаотично організованим. Ця хаотичність відповідає функціональній значущості його організмів.

Просторова організованість може бути виражена як:

1) конструктивна, що окреслює внутрішні та зовнішні контури біогеоценозу; 2) горизонтальна, де характеризується горизонтальний устрій біогеоценозу; 3) вертикальна, котра описує вертикальну будову; 4) композиційна, котра відбиває особливості розміщень організмів у просторі біогеоценозу; 5) парцелярна, що окреслює монотонні чи мозаїчні виділи біогеоценозу на всю його товщу; 6) елементно-компонентна, в якій виражається розривна дискретність біогеоценозу; 7) комбінаційна, що визначається комбінаціями елементів і компонентів. **Функціональна організованість** може бути показана як: 1) консортивна, що виражає консорції; 2) сільова трофічна, що відображає трофічні сіті; 3) сільова біохімічна, котра окреслює сіті біохімічних зав'язків; 4) сільова біогеохімічна, що характеризує міграцію хімічних елементів у єдиній метаболічній сіті біогеоценозу; 5) моно-, ди-, поліфункціональна.

Функціональна організованість виражається інтеграцією неспецифічних і специфічних функцій тіл, які складають біогеоценоз: тілоформуючих для всього біогеоценозу та його частин; середовищетвірних, поглинальних, видільних, пропускних тощо, в тому числі специфічних продукційних, мас- енергетичних.

Функціональна організованість біогеоценозу є недостатньо з'ясованою, якісно описаною та кількісно визначеною навіть у основних деталях. Її ієрархічність виявляється в підпорядкованих рівнях акумуляції, трансформації та міграції сонячної енергії. Вона виражається ланцюгами та мережами взаємозумовленого існування, насамперед на основі трофічних, біохімічних, топічних зв'язків, у яких виявляються потоки інформації, енергії та речовин. Такі потоки можуть бути паралельними та накладатися один на одного.

Активацийна організованість складу біогеоценозу визначає співвідношення станів життєдіяльності організмів у популяціях

різних царств живої природи, а **онтогенетична організованість** характеризує спектри вікових станів організмів у межах можливостей їхнього встановлення.

Організаційна ієрархічність характеризує форми складу від молекулярного до багатоклітинного рівня. В дискретній організованості біогеоценозу можна виділяти як окремі його частини — тіла, так і їхні складові на основі фізико-хімічних підходів до їхньої суті. Зокрема, біоценоз може аналізуватися за виділенням видів і популяцій (де це можливо зараз або в майбутньому). Деталізація організованості відзначається: 1) різною природною структурною і функціональною специфічністю компонентів і елементів; 2) природною близькістю компонентів і елементів; 3) їхньою природною індивідуальністю; 4) подільністю та множинністю; 5) різнотривалістю існування компонентів і елементів; 6) суттєвою значущістю чисельності в межах кожної групи елементів і компонентів.

Загалом, багатоаспектність аналізу організованості дозволяє більш широко уявити сутність існування та функціонування біогеоценозу. **Форми організованості біогеоценозу можуть мати різні варіанти. Стани організованості можуть бути відбиті такими формами:** 1) статична, відносно усталена; 2) динамічна, що визначає просторово-часову рухомість. **Прояви організованості:** 1) різнорівнева; 2) різнокомпонентна; 3) адаптивна; 4) множинна; 5) упорядкована; 6) неупорядкована; 7) системна; 8) хаотична; 9) ієрархічна. Системне розуміння біогеоценозу, як відчленованої єдності живих організмів, структур і факторів неживої природи, припускає об'єктивно існуючі певні рівні цілісності та сумативності, упорядкованості та неупорядкованості, статичності-динамічності, постійної варіативності співвідношень і залежностей складаючих елементів і компонентів, системоруїнних і твірних явищ і процесів, у яких проявляються недостатньо пояснені особливості, що відповідають визначенню хаосу.

Множинно велика складність і невизначеність взаємного розташування органів, частин і тіл рослинних організмів, яка відображається в архітектоніці крон, листорозміщенні, листовій мозаїці, неупорядкованих рухах рослин і тварин дозволяє вважати хаос однією з атрибутивних властивостей будь-якого біогеоценозу (Шаңда, 1996).

В біології та екології поняттям «хаос» описується нез'ясованість причин, випадковість, мала ймовірність, відсутність повторень у явищах та процесах, практична неможливість прогнозування, невизначеність будь-яких помітних закономірностей, просторово-

часових масштабів структури, складу, будови, зв'язків тощо. **Проблема хаосу ще недостатньо розроблена як широка загальнобіологічна. В теорії та методології біологічної науки хаос мало усвідомлюється як феномен усіх рівнів організованості життя — від субмолекулярного до біосферного.** Він виявляється в різних просторово-часових масштабах розташування та переміщення молекул, клітинних органел, цитоплазми, соматичних та статевих клітин, внутрішньоорганізмених рідин, самих організмів, їхніх діаспор, а також в різнобічних комбінаціях і композиціях організмів, біогеоценозів і динамічності їхніх меж (Шанда, Маленко, 1995).

П. Джейм, Дж. Мартін (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; Еткінс, 1987). Цілком імовірним є те, що існують також різновиди хаосу, як і різновиди систем, окрім того, є специфічні форми хаосу. Тому ізоморфізм типів систем і хаосу ми вважаємо цілком припустимим. Хаос, як тимчасовий або довготривалий стан біогеоценозу, в своїй сутності є також системою. Якщо ми визнаємо існування систем самовідновлюваних, саморегульованих, великих, малих, замкнених, самоорганізованих, динамічних, які розвиваються, деградують, прогресують у певних своїх характеристиках, то такими ж самими можуть бути хаотичні утворення, чи форми хаосу. Слід визначати однорядними з 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 біогеоценозу може бути його спрощенням або переходом у інший стан, у якому реалізується певна стадія чи фаза хаосу.

Хаос можна визначити як об'єктивну характеристику непізнаної системи чи такої, де опис або аналіз не дали надійних результатів. З ортодоксальної точки зору системність біогеоценозів є хаосом.

Вона визначається, в основному, відомими, в першому наближенні, явищами, процесами, а хаотичний стан — їхньою малоз'ясованістю, непрогнозованістю. Бічні екотонні, верхня надземна та нижня підземна поверхні тіла рослинного угруповання, що відмежовують його від інших: верхніх (над ним) шарів атмосфери та підстилаючих внизу порід літосфери є хаотичними. Надземна та підземна шаруватість рослинного угруповання відзначається складністю, значною морфологічною розбіжністю між шарами, бічними, верхніми та нижніми крайовими ефектами. Живе тіло біогеоценозу «занурене» в такі біокосні тіла як приземна атмосфера та ґрунт. Воно має складні топографічні надземну та підземну поверхні з неймовірною неупорядкованістю розташування та рухів живих організмів, у тому числі рослин, взаємопроникнення їхніх частин і органів, наявністю мінливих просторових ніш між рослинами та в середині їхніх розгалужених тіл. Хаотичними є різні, імовірнісні комбінації складу, форми композицій вертикальної та горизонтальної будови, типи мозаїк, візерункватості рослинних угруповань, варіабельності взаємного розташування рослин у траво- і деревостанах, різна архітектоніка крон і загалом, великі розбіжності листо-, органорозміщень у рослин і листова мозаїка.

Хаотичними, імовірно невизначеними, в своїй складності, є анемо-, гідро-, зоофілії, анемо-, гідро-, зоо-, антропо-, алохорії. Загалом хаотичними скупченнями є агрегації плодів, хаотичністю відзначаються елізії, ецезис, інвазії, сингенез, тощо. Рослинне угруповання, як просторове тіло, має різні картини вертикальних, горизонтальних і кутових січень його товщі, що по різному виражають його хаотичність.

Розташування та переміщення організмів, орієнтація та рухи органів рослин і тварин 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 рослинних угруповань, різноякісна та різнокількісна надземна та підземна (просторова) ярусність, різномасштабні часові зміни — усе це та багато чого іншого може визначатися як хаос.

Отже, система та хаос є тими поняттями, котрими слід описувати біогеоценози. **Явища та процеси системності та хаотичності є атрибутами екологічних систем (і біогеоценозів) з різними проявами.** Нез'ясованість причин, випадковість, мала ймовірність або повна відсутність повторень вкладаються в просторово-часове, об'єктивне явище хаосу. Хаос ми вважаємо такою формою організованості, структури та еволюції біогеоценозів, яка поки що не подана

у вигляді упорядкованих уявлень про будову, склад, взаємозв'язки. В послідовності, в причинній залежності явищ і процесів він є малопрогнозованим та малоз'ясованим.

Стереометрія хаосу є динамічною. Зростання інформаційної ємності біогеоценозу забезпечується паралелізмом системотвірних і хаосотвірних процесів. Закономірні, системозабезпечуючі процеси формування складу, будови, зв'язків у біогеоценозі здійснюється через хаос.

Сезонна чи річна динаміка наростання — зменшення, втрати фітомаси в рослинних угрупованнях є зміною просторового різноманіття, що відображає різні рівні хаосу. Хаос є закономірним явищем, забезпечує об'ємність, заповнення, використання рослинами та їхніми угрупованнями індивідуальних та загального просторів. Системотвірні, як відображення певних, відомих закономірностей, так і хаосотвірні, як свідчення нез'ясованості причин, явища та процеси мають сезонну, річну та багаторічну динаміку. Хаос має бути осмислений з позицій загальної теорії біогеоценозів, поглибленого розуміння в них принципу невизначеності.

2.1.1. Складність екотопу

Екотоп, як термін Г. М. Висоцького (Миркин, Розенберг, 1983) є вихідним комплексом факторів, які забезпечують формування, функціонування та розвиток біогеоценозу. В. М. Сукачов (1942) визначав екотоп як усю сукупність умов біогеоценозу з членуванням його на атмосферу (як кліматоп) і ґрунт (з підґрунтом) як едафотоп. У розумінні екотопу виявилася тенденція його заміни на близьке, майже ідентичне йому (за В. М. Сукачовим) поняття «біотоп». В. Д. Федоров, Т. Г. Гильманов (1980), А. П. Шенніков (1964), Б. П. Міркін, Г. С. Розенберг (1978), Т. О. Работнов (1983) вважали, що екотоп переходить у біотоп під впливом життєдіяльності організмів, насамперед рослинних.

Екотоп, за Б. О. Биковим (1988), є термін, близький до біотопу. Це зовнішні (що не відносяться до біогеоценологічного середовища) умови життя. Він називав біотопом однорідну в екологічному відношенні ділянку, що відповідає окремим частинам біоценозу та є місцем існування тих чи інших видів тварин або рослин. Як поліпедон він виділяв умови ґрунту, а кліматоп — місцевиростання в надземній частині фітоценозу. Незалежно від цього визначаються різні меротопи як локуси зосередження мікропопуляцій. Ценотоп (Быков, 1975),

це місце існування біоценозу, фізичне середовище, в умовах якого знаходяться угруповання, тобто оточуюче його середовище та абіотична частина біогеоценозу. Ф. Реймерс (1990) визначав біотоп як відносно однорідний за абіотичними факторами простір, зайнятий біоценозом. Екотоп він вважав терміном, наближеним до біотопу, проте підкреслював вплив зовнішніх, за відношенням до угруповання, факторів середовища.

Таким чином, поняття «біотоп» є дещо розмитим: чи він ідентичний екотопу, чи це перетворений біоценозом екотоп, чи це частина екотопу, що є місцем виростання рослинних видів або стадією тваринних. Щодо перетворення екотопу біоценозом, то слід зауважити, що тип ґрунтів, підґрунту, материнської породи, загальних гідрологічних умов, надходження сонячної енергії, склад неорганічних газів у приземній атмосфері, визначальний вплив зонального (регіонального) клімату залишаються достатньо незмінними. Екотоп включає такі біокосні тіла, як ґрунт і приземну атмосферу, що насичуються речовинами, виділеними організмами в процесі життя та посмертного розкладання. Це є одним з виявів біогенної та біокосної активності біоценозу.

О. Л. Бельгард (1950) визначав екотоп складним поєднанням неорганічних факторів, яке може бути штучно розділене на кліматоп (ділянки з однаковим комплексом кліматичних факторів) і едафотоп, який відрізняється однаковими ґрунтово-кліматичними умовами. Продовжуючи деталізацію компонентів середовища, він кліматоп розчленував на геліотоп (ділянки з однаковим світловим режимом) і термотоп (ділянки з однаковими термічними умовами), а едафотоп розділив на трофотоп і гігротоп. Б. М. Міркін, Г. С. Розенберг (1983) екотоп підрозділяють на едафотоп (ділянку педосфери разом з літо- та гідросферою) та клімаекотоп, як частину атмосфери. Таке визначення складових екотопу (кліма-, еда-, геліо-, термотопів тощо) як певних ділянок з однаковими комплексами факторів відповідає його цілісності. Ці складові, загалом, характеризують екотоп як ціле з різних позицій його бачення, вони взаємопроникають, мають добову, сезонну, річну, багаторічну динаміку. А. П. Травлеєв (1973) у деталізованій схемі будови лісового біогеоценозу виділяє мікроклімат, педоклімат, фітоклімат, а в ґрунті — органічну та мінеральну частини. Т. О. Работнов (1976) в екотопі визначав аеротоп і едафотоп.

Екотоп ми схильні розглядати як такий, відчленований біогеоценозом, більш або менш однорідний фізичний простір території чи акваторії, складений різними природними тілами,

забезпечуючий його існування, функціонування, адаптаціогенез і розвиток на фоні насиченості різними фізичними полями, променевим та корпускулярним випромінюванням, потоками та циклами хімічних елементів, водорозчинних, летких речовин і води з термодинамічними, геологічними, геохімічними явищами та процесами. Екотоп структурований плинністю часу, специфічними варіаціями та відліком часу в масштабі всього біогеоценозу. Біогеоценоз є структурно-функціональним виразом екотопу, він включає його та біоценоз, як усю сукупність живих організмів різних царств живої природи, що формуються на основі рослинного угруповання (фітоценозу).

Екотоп можна уявити як стереоструктуру, що окреслює свої об'ємні контури біоценозом, разом з яким вони утворюють складне просторове тіло біогеоценозу. Складові екотопу комплексно чи односпрямовано визначають його особливості в межах біогеоценозу, а їхні впливи мають прояви у міжбіогеоценотичних взаємодіях.

Кліматоп, загалом, характеризує метеорологічні умови та клімат як довготривалий режим погоди, а також стани атмосфери та ґрунту (з підґрунтом, гідрологічними умовами) щодо їхньої освітленості, вологості, температурних умов і суттєво залежить від рослинного угруповання, що є в основі біогеоценозу. Такі та інші особливості відзначають аеротоп, як приземну атмосферу з її перепадами атмосферного тиску (баритоп), постійними рухами (вітрами — анемотоп), наявністю різних газів, летких речовин, твердих і аморфних частинок (пил), аеропланктону чи аерофону (живих елементів атмосфери: пилку, спор, бактерій, вірусів). Аеротоп, як носій тепла та вологи, регулює добові коливання температури та є: 1) невичерпним резервуаром сонячної енергії, нітрогену, кисню, диоксиду карбону, тощо; 2) об'ємом, у якому здійснюються фізичні, термодинамічні, хімічні процеси та газові цикли хімічних елементів і води; 3) середовищем хімічних взаємовпливів усіх організмів, акустичних, оптичних і хімічних комунікацій тварин; 4) простором рухомості тварин, перенесення мікроорганізмів, пилку, спор, насіння, плодів і зачатків рослинних організмів, передачі генетичної інформації у вітрозаспилюваних рослин, а також вірусами, фагами та бактеріями. Поліфункціональність аеротопу накладається на його стратиграфічну різноякісність (шаруватість) у межах фітоценозу та різноякісність у ньому, над ним і у крайніх бічних положеннях, що викликає якісні бічні та верхні (видимі), нижні (в товщах ґрунту та підґрунту (мало фіксовані)) крайові ефекти у рослин і тварин.

Фізичні, хімічні, біохімічні, термічні умови, тощо характеризують вертикальну та горизонтальну позиції аеротопу. Він є сферою: 1) переміщення організмів, повітряних мас, тепла, вологи, природних аерозолів, газів, летких речовин, твердих атмосферних частинок; 2) пропускання та відбивання променів різного діапазону; 3) теплових і фотохімічних ефектів; 4) формування специфічного біохімічного середовища біогеоценозу на основі летких біологічно активних речовин зі специфічними крайовими ефектами в екотонах.

Геліотоп, як умови сонячного опромінення, ми (Л. В. Шанда, 1999) розглядали в двох площинах: I. Сутнісно променевий як геліоактинотоп і II. — енергетичній, як геліоенерготоп, який визначає термодинамічний стан екотопу. Геліотоп є всезагальною, складною частиною (характеристикою) екотопу. Спектр сонячних променів має різноякісну та різнофункціональну екологічну та енергетичну значущість. Можемо відмітити, що геліоенерготопу властивими є термічні функції, щодо нагріву будь-яких об'єктів, у тому числі рослин, тварин, тощо та фотоенергетичні функції, щодо прояву у фотосинтетичній активній радіації для рослин та інших організмів. Тож, таким чином, у геліоенерготопі можна виділити суттєво важливі частини — геліоенерготермотоп (що визначає тепловий стан) і геліоенергофототроф, який забезпечує синтез органічної речовини та живлення організмів, їхні трофічні функції.

Геліотоп є динамічною підсистемою екотопу з добовою, сезонною, річною, багаторічною ритмікою. Його складають, інтегруючись: 1) прямі сонячні промені з властивим їм спектральним складом; 2) невизначені, за спектральним складом промені, що пропущені хмарами та рослинами; 3) промені, що відбиті рослинами та неживими об'єктами в біогеоценозі, також хмарами, небом, місяцем і сусідніми біогеоценозами.

Геліотоп залежить від рельєфу, куту нахилу та експозиції схилу, конфігурації та розмірів біогеоценозу, орієнтації його в просторі за частинами світу.

Значна просторово-часова мінливість, рухомість структури та об'єму геліоактинотопу пов'язані з: 1) сонячним освітленням та його такої модифікації, як місячне саяво; 2) природними умовами; 3) будовою та складом біогеоценозу. Геліоактинотоп, як такий, узагальнює все освітлення екотопу. Освітлення поверхні ґрунту є геліоактинопедотоп, освітлення рослинності — геліоактинофітотоп, відбиті вверх промені складають геліоактиноаеротоп. У геліоактинотопі сутнісною є величина альbedo всієї поверхні біогеоценозу. Певну екологічну роль відіграє місячне саяво (селеноактинотоп).

Екотонні (перехідні зони біогеоценозів за своїми спектрами, світловими зонами, де поєднуються відбиті та пропущені промені двох біогеоценозів — це геліоактиноекотонотопи. Вони є неоднорідними системами поздовжнього та поперечного характеру, виражають крайові променеві ефекти загалом, а особливо, у деревних і чагарникових угрупованнях — променевий ефект узлісся.

Термотоп, як підпростір, підсистема, екотопу диференціюється на компоненти, що забезпечують тепловий баланс біогеоценозу, термопродукцію, термовиділення, терморегуляцію організмів. Геліоенерготермотоп визначається надходженням тепла від Сонця та зворотним випромінюванням тепла всім біогеоценозом. Термоаеротоп характеризує нагрівання атмосфери, віддачу нею тепла до едафотопу, тепловипромінювання едафотопу та зворотнє, до едафотопу, випромінювання атмосфери. Термогігротоп охоплює всі процеси нагрівання та зволоження атмосфери та едафотопу. Термоедафотоп окреслює сприймання та випромінювання тепла ґрунтом і передачу його в глибинні шари ґрунту, материнської породи. Термолітотоп означає надходження тепла з літосфери до екотопу. В термоекотопі загалом певну роль відіграє тепло продукowane організмами.

Гігротоп є залежним від зовнішніх (опадів) та внутрішніх (ґрунтові води) факторів; характеризує рівень зволоженості атмосфери (гігроаеротоп) та ґрунту, підґрунту, материнської породи (гігроедафотоп).

Едафотоп, як складова екотопу, характеризує ґрунт, підґрунт, материнську породу та ґрунтові води. Він співвідноситься з усіма компонентами екотопу відповідно їхнім функціям, а сам уособлює загалом єдність трофотопу та гігротопу, тобто трофічних ресурсів і зволоженості ґрунту (Бельгард, 1950), що може бути визначене як родючість. Проте, трофотоп можна розглядати як підсистему біогеоценозу, що поєднує всі його ресурси.

В узагальненому та доповненому вигляді всі характеристики складових екотопу можна подати в їхньому членуванні (табл. 2.1.1.1). Така розгорнута схема екотопу може бути багатоспрямовано опрацьована, що має відповідати його поглибленій теоретизації.

Біокосність аеротопу (атмосфери) зумовлюється всією життєдіяльністю біогеоценозу. Разом з тим леткі речовини, що виділяють надземні організми, їхні рештки на поверхні ґрунту та ґрунт, а також водорозчинні, що попадають на поверхню ґрунту від надземних організмів, у тому числі виливаються опадами з рослин, утворюють особливе небіогенне тіло, що характеризує кожний біогеоценоз. Воно

Таблиця 2.1.1.1

Різномірні характеристики складових екотопу

| Складові екотопу | Їхній зміст, функціональна значущість |
|---------------------------|---|
| I. Виокремлені. | |
| 1. Аеротоп | атмосфера загалом, складне, біокосне (гази), біогенне тіло (леткі речовини) біоценозу |
| а) атмоанемотоп | вертикальні та горизонтальні рухи атмосфери |
| б) атмобаритоп | тиск атмосфери |
| в) атмохеміотоп | хімічний склад атмосфери |
| 2. Геліоактинотоп | потік сонячного світла, прямі сонячні промені, пропущені та відбиті хмарами, відбиті від неба, поверхні ґрунту, сусідніх екотопів |
| 3. Геліоенерготоп | потік сонячної енергії |
| 4. Геліоритмотоп | періодичність (11 – 22 – 33... років) активності сонця |
| 5. Селенотоп | місячне сяйво |
| 6. Едафотоп | ґрунт, субстрати загалом |
| а) геоморфотоп або оротоп | поверхня ґрунту, рельєф |
| б) літотоп | підстилаюча материнська порода |
| в) біогеотоп | нео- та палеобіогенні тіла ґрунту |
| г) гідротоп | гідрологічні умови |
| II. Загальні для екотопу | |
| 1. Гігротоп | умови зволоження аеро- та едафотопу |
| 2. Термотоп | температурні умови загалом. |
| а) геліотермотоп | сонячне тепло |
| б) атмотермотоп | зворотне випромінювання тепла атмосфери |
| в) геотермотоп | тепло з літосфери |
| 3. Радіотоп | радіоактивність атмо- та едафотопу, залежна від положення над рівнем моря та материнської породи |
| 4. Магнітоп | електромагнітне поле екотопу залежне від географічної широти та літотопу |
| 5. Гравітоп | гравітаційне поле екотопу залежить від географічної широти, положення над рівнем моря, характеру, маси материнської породи та близькості до поверхні Землі важких порід |
| 6. Стереотоп | форма простору екотопу, просторова конфігурація та орієнтація, емність тіла, протяжність |
| 7. Хронотоп | перебіг, плинність часу, залежні від гравітопу, магнітопу, положення над рівнем моря, типу та маси літотопу |
| III. Комплексні | |
| 1. Кліматоп | інтегруючі особливості складових аеро-, гігро-, актино-, термотопів тощо |

поєднує такі біокосні тіла, як приземна атмосфера та ґрунт і є характерною індивідуальною біогеохімічною особливістю кожного біогеоценозу. На основі його функціонування міжбіогеоценозичні взаємодії частково реалізуються через неабіогенні леткі речовини. **Індивідуальний комплекс летких речовин, як особливе неабіогенне тіло, характеризується найбільш вираженою динамічністю серед інших тіл біогеоценозу.**

Загалом екоотоп диференційовано виражається явищами та процесами його складових і їхньої різнорівневої динамічності. Він є множиною факторів, ресурсів і край нестабільною системою. Тіла та поля, складаючі екоотоп, мають різні рівні індивідуальності та рухомості з проявами хаосу.

Особливостями будови екотопу є: 1) розчленованість; 2) взаємопроникнення складових; 3) різні рівні взаємозалежностей; 4) прямі та непрямі зв'язки біогеоценозу. **Ознаки екотопу:** 1) фізіономічність; 2) орографічність; 3) відчленованість від інших; 4) розчленованість; 5) об'ємність; 6) протяжність; 7) різноякісність складових; 8) множинність елементів і компонентів. **Властивості екотопу:** 1) організованість; 2) реактивність; 3) адаптивність; 4) динамічність; 5) взаємодії складових; 6) розвиток; 7) самопідтримання.

Функції екотопу: 1) забезпечення потреб біоценозу; 2) середовиществорення; 3) підтримання гомеостазу та його збереження (гомеорез); 4) екоотопічний опір; 5) екоотопічна експансія.

Особливості його розвитку: 1) різно- та багатозумовленість; 2) різна спрямованість складових; 3) синхронність; 4) асинхронність; 5) хаотичність; 6) періодичність; 7) циклічність; 8) спрощення; 9) ускладнення; 10) нерівномірність; 11) множинність реакцій складових; 12) якісні та кількісні зміни складових. **Типи екоотопів:** 1) зональний; 2) азональний. **Стани екоотопів:** 1) сезонний; 2) формуючий; 3) деформуючий; 4) стабільний; 5) періодичний; 6) сукцесійний, 7) постсукцесійний.

Біогеоценологічні принципи системності, невизначеності, доповняльності є характерними для екотопу.

2.1.2. Ресурси біогеоценозу. Трофотоп як його підсистема

Біогеоценоз є складною просторово-часовою системою, що інтегрує фактори та ресурси, забезпечуючі його існування, динаміку та еволюцію

в певних, відчленованих від інших, межах. Ресурсами біогеоценозу та складаючих організмів різних царств живої природи є елементи та компоненти його природних тіл, оточуючих біогеоценозів, простору як складно диференційованої ємності (стереоструктури) та часу, як потоку змін онтогенезу організмів і часової плинності біогеоценозу загалом.

М. Бігон, Дж. Харпер, К. Таузенд (1989; 2006) визначають ресурси організмів як речовини, що складають їхні тіла, енергію та залучаються в процеси життєдіяльності, а також місця де проходять ті чи інші фази їхніх життєвих циклів. У якості ресурсів ними виділяються різні випромінювання (в їхній багато факторіальній обумовленості та динаміці), в тому числі світло, та неорганічні молекули, вода, мікро-, макроелементи мінерального живлення, оксисен, нітроген, організми на основі їхніх деструкції, органофагії (хижацтва), простір.

Більш широко проблематику ресурсів можна звести до всіх складових компонентів і елементів екотопу та тіл, які утворюють біогеоценоз.

Природними тілами біогеоценозу є: 1) біотичне (біоценоз); 2) необіогенне (організменні рештки в фазі розкладання та гуміфікації); 3) палеобіогенне (підстилаючі мінералізовані рештки, тобто, осадові породи організменного походження); 4) біокосні тіла (аеротоп і едатоп); 5) косне тіло, як материнська (геологічна) підстилаюча порода (часткового використання) на глибину проникнення коренів рослин або землерійів і поповнення біоценозу елементами мінерального живлення. Цим природним тілам властиві різні міри забезпечувальної, ресурсної поліфункціональності.

Біоценоз є визначальним у формуванні інших тіл (окрім косного), різних типів і форм ресурсів, включаючи організми та їхні рештки, як суб'єкти та об'єкти фаготрофії.

Не всі компоненти екотопу в факторіально-ресурсному відношенні є постачальниками енергії та речовин.

Для біогеоценозів характерними є: ресурси життєдайності та забезпечувальні ресурси — комплекси та тіла різного типу. Ресурси життєдайності — це: 1) трофічні, що характеризують живлення організмів; 2) енергетичні, значущі для їхньої енергетики, котрі відзначаються фото- та хемосинтезами, енергоємними сполуками. Забезпечувальними та постачальними ресурсів вважаються: аеротоп, геліоенерготоп, едатоп, літотоп, біогеотоп, гігро- та гідротопи, термотоп, магнітоп, гравітоп, стереотоп, хронотоп і міжбіогеоценогичний простір.

Трофічні ресурси розподіляються в залежності від особливостей живлення: 1) вівотрофні (фаготрофні), що живляться живими

організмами; 2) сапротрофні — гниючими рештками; 3) некротрофні — трупами; 4) копротрофні — екскрементами; 5) детритотрофні — детритом, гумусом; 6) гідротрофні — водою; 7) енерготрофні — енергоємними сполуками; 8) абсорботрофні — поглинаючі поверхню тіла чи його частинами; 9) адсорботрофні — поглинаючі всім тілом; 10) симбіотрофні — (при симбіозі) — ендо- та екзосимбіотрофні; 11) паразитотрофні — (при паразитизмі) — ендо- та екзопаразитотрофні.

Загалом споживання може здійснюватися різними шляхами: поїданням, поглинанням та проникненням в ресурс або його перетворенням. Ресурси можуть виявлятися обмеженими, необмеженими, надмірними, мінімальними, періодичними. Динаміка ресурсів може бути усталеною, прискореною, сповільненою. Ресурси можуть бути запитаними та незапитаними в онтогенезі організмів, а також бути стимулюючими, гальмуючими, блокуючими, нейтральними. **Ендогенним є живлення за рахунок запасів організму. Маса споживання на один організм є його питомою ємністю.**

Споживання збалансовує якісні та кількісні, специфічні та неспецифічні потреби видів у ресурсах. Потреби та споживання ресурсів онтогенетично та екологічно залежні. Всі ресурси можуть бути одно- та багаторазово використовувані. Звуження та розширення потреб є періодичною функцією біологічного виду (організму) в онтогенезі, станах життєдіяльності та життєвості.

В біогеоценозах поєднуються «внески» в створення ресурсів, їхні перетворення та використання відповідно специфіки біологічних видів з різними мас-енергетичними витратами.

Ресурси біогеоценозу можуть перебувати в таких станах: споживані та не споживані, освоювані та неосвоювані, резервні, постійного та періодичного відновлення та постачання, відновлювані та невідновлювані. Фонди різних ресурсів можуть поповнюватися та не поповнюватися. Запити на потреби біологічного виду підкріплюються його активністю, що інтегрована в системі біогеоценозу. Сфери потреб видів і самого біогеоценозу можуть бути розділені в просторі і часові. Надмірність одного ресурсу може компенсувати чи не компенсувати нестачу інших. Заміщення та не заміщення факторів і ресурсів є складною об'єктивною реальністю. Заміна ресурсів можлива при переході м'ясоїдних консументів на фітофагію для часткового поповнення корму. Активність організмів у споживанні ресурсів може стимулюватися, обмежуватися оборотно чи необоротно на різні проміжки часу, блокуватися іншими факторами та ресурсами чи

нейтралізуватися. Споживання певних ресурсів може зміщуватися в бік їхньої мінімізації чи збільшення потреб на фоні інших ресурсів або факторів, онтогенетичного стану та екологічних умов, воно може не виходити за межі полів його відновлення. Мінімум, оптимум, максимум споживання одного ресурсу чи сприймання екологічного фактору може зумовлювати споживання і сприймання інших.

Проблема надмірності будь-якого ресурсу мало обговорювалася стосовно внутрішньо-, міжпопуляційних і міжбіогеоценотичних взаємовідносин організмів.

Різні організми ценопопуляцій і, загалом, популяцій у межах біогеоценозу, можуть неоднаково реагувати на таку надмірність, збільшувати чисельність, змінювати співвідношення екоелементів різної життєвості, та характер взаємодій. Нестача ресурсу в онтогенезі може змінювати фенотип або призводити до загибелі організму. Гетерогенність і поліморфізм популяцій дозволяє виду роздрібно використовувати фактори та ресурси.

Біологічний вид є фактором і ресурсом у факторіально-ресурсній ємності біогеоценозу, також сприймачем цих факторів і споживачем ресурсів, які за його участю формуються в біогеоценозі. Це забезпечує організованість, як стан узгодженості складу, будови та зв'язків у стабільному існуванні біогеоценозу. Один і той же ресурс по різному специфічно використовується різними видами. Існують складні взаємозалежності між споживаними ресурсами та сприятливими факторами у функціонуванні біологічних видів. Кожен вид співіснує з невизначено великою кількістю інших видів, але на рівні співпадання потреб біологічно рівнозначних видів це виражається у різних формах і рівнях одностороннього чи взаємного антибіозу, симбіозу, нейтралізму. Межі наявності факторів, ресурсів і їхнього сприймання чи споживання у взаємодіях видів можуть бути різними.

Всі ресурси, відповідно їхньої природи та концентрації, по різному використовуються живим організмами та можуть мати надлишок або обмеженість в біогеоценозі. Уживчивість видів обумовлюється певним узгодженням середовищевірних функцій і неспівпаданням у часові максимумів потреб. Зонально визначені ресурси та фактори абіотичної, біотичної, біогенної природи, біокосні структури, середовищевірні функції організмів і вони самі складають факторіально-ресурсну ємність будь якого біогеоценозу. Вона є: 1) інтегрованою, глибоко індивідуальною системою, специфічного та неспецифічного забезпечення потреб кожного з видів у їхній чисельності; 2) об'єктивною властивістю кожного біогеоценозу,

проте може активно ним змінюватися; 3) вона обмежує видовий склад і чисельність організмів; 4) по різному видоспецифічно складається біологічними видами (з різними внесками в цю ємність) та інтегрується біоценозом і по різному видоспецифічно підтримується та використовується повно чи неповно, при співпаданні чи неспівпаданні потреб; 5) відзначається якісною специфікою; 6) забезпечується екзо- та ендогенно. Є дозоване видоспецифічне вилучення та поповнення факторіально-ресурсної ємності біогеоценозу.

Освоєння вільного чи заселеного простору може йти без конкуренції при розріджено-дифузному стані угруповання. Нерегульоване, видоспецифічне, природне чи антропне вилучення складових факторіально-ресурсної ємності біогеоценозу може викликати сукцесії. Таксономічна ємність водночас характеризує чисельну ємність кожного виду та припускає чисельні варіації у співвідношеннях видів.

Споживання ресурсів і їхнє використання складають сутність трофо-енергетичної системи біогеоценозу, з його визначаючими тілами та компонентами екотопу. Вона окреслює різні взаємозв'язки організмів і, в тому числі трофічні з відповідними ланцюгами, сітями та, загалом, трофотопом, який включає основні постачальники ресурсів кожного екотопу.

Аеротоп (приземні шари атмосфери) та едафотоп (ґрунт, субстрат), як особливі біокосні тіла, є підсистемами трофотопу біогеоценозу. Їм властиві неоднакові якісні та кількісні характеристики трофічних ресурсів, річні нестабільність та циклічність, синхронність та асинхронність трофічних явищ і процесів. Їхня динаміка має різні вирази. Аеротоп є невичерним резервуаром сонячної енергії, нітрогену, оксигену, диоксиду карбону. В ньому забезпечуються накопичення, трансформація та рух сонячної енергії у вигляді речовин у трофічних ланцюгах і сітях, біогенні міграції хімічних елементів, геохімічні цикли.

Едафотопу властивими є: 1) зосередження органічної речовини, енергії, елементів живлення; 2) забезпечення постійного, тимчасового або періодичного життєвого простору тваринним організмам (або їхнім онтогенетичним формам) і підземним частинам рослин. Едафотоп є динамічною системою, в якій явища та процеси збіднення, збагачення його ресурсів постійно змінюються на фоні абіотичних і біотичних умов, участі в циклах карбону, оксигену, нітрогену та інших біофільних і небіофільних елементів.

Трофічні ресурси ґрунту складають: 1) елементи косних і біокосних тіл; 2) живі організми як суб'єкти хижацтва; 3) рештки організмів, як об'єкти сапро-, некро-, копрофагії; 4) продукти розкладання

організмів і мінералізації їхніх решток; 5) прижиттєві екзометаболіти, що потрапляють у середовище внаслідок секреції, екскреції, рекреції рослин; 6) речовини, що вимиваються з надземних органів рослин і рослинних решток на поверхні ґрунту; 7) продуковані в ґрунті речовини різної природи, в тому числі біологічно активні, антибіотики від функціонування чи розкладання бактерій, найпростіших, водоростей, грибів, рослинних і тваринних організмів; 8) хімічні елементи та їхні сполуки N, P, K, Ca, Mg, Si, Na, Cl, Fe, Mo, B, Co тощо.

Біологічна фіксація атмосферного нітрогену в природі здійснюється в ґрунті вільноживучими бактеріями (несимбіотично) і частково бактеріями співіснуючими з рослинами (симбіотично). Найбільш важливими мікроорганізмами здатними несимбіотично фіксувати нітроген є: а) синьозелені водорості — *Anabaena*, *Anbosira*, *Nostoc muscorum*, *Tolypothrix sp.*, *Aulosira fertilissima* та інші; б) бактерії — *Azotobacter vinelandii*, *Clostridium pasteurianum*, *Aerobacter aerogenes*, *Chromatium sp.* та інші; в) гриби — *Aspergillus flavus*, *Mycogone nigra*, *Altenaria tenuis* та деякі інші. Здатність до симбіотичної фіксації нітрогену виявляють бактерії з роду *Rhizobium*, які проникають в кореневі волоски бобових рослин і утворюють бульбашки. Рослина-хазяїн забезпечує умови, котрі сприяють прояву такої властивості бульбашкових бактерій. Бактерії ендосимбіонти, фіксуючі атмосферний нітроген властиві деяким видам комах (Білай, 1980).

Едафотоп має сорбуючі, очисні, сигнальні функції, може стимулювати або гальмувати життєві процеси організмів, регулювати склад і будову біогеоценозів, зв'язки організмів, запускати механізми сукцесій. Він, у основному, є середовищем детритних і комбінованих ланцюгів і сіток. Його трофності належить визначальна роль у існуванні, продуктивності, розвитку рослинних угруповань. Едафон, як комплекс живих організмів, у якості джерела енергії та живлення, має живі організми чи їхні частини, рештки та органічну речовину (гумус, детрит) ґрунту. Він виконує функції деструкції, переміщення, мінералізацію органічних решток, впливає на живлення рослин.

Проблема трофотопу, в теоретичному плані та в реальній екології біогеоценозів, є достатньо широкою. Вона має невизначені контури, котрі окреслюються не тільки структурою екотопу (зокрема) та біогеоценозу (як цілого) але, також, міжбіогеоценотичними зв'язками. Загалом трофотоп є такою підсистемою біогеоценозу значущість якої виходить за межі поняття екотопу.

Осмыслиючи всю проблематику живлення організмів, використання життєвих ресурсів, до трофотопу, як складової екотопу та біогеоценозу,

слід віднести всі умови, що забезпечують існування організмів на фоні неперервних циклічних рухів і біогенної міграції хімічних елементів, потоків енергії та речовин на трофічних рівнях, їхнього накопичення, трансформації, витрат, втрат, залучення в циклічну організованість біогеоценозів. **Отже, трофотоп, як матеріальна сутність, являє собою таку складову біогеоценозу, котра забезпечує споживання організмами енергії та речовин різної природи (біотичної, біогенної, біокосної, косної).**

О. І. Уголев (1987), з позицій загальної трофології, розглядає всю біосферу як трофосферу, що складається з різних трофоценозів, з їхніми ланцюжно — розгілкованими трофічними зв'язками, котрі визначають циклічність речовин і енергії та дозволяють підтримувати екологічну рівновагу. Трофологія, у вузькому розумінні, є наукою про живлення, сприймання та засвоєння: 1) енергії, у вигляді сонячної (та іншої) радіації або речовин, які складають тіла живих організмів, їхніх решток і детриту; 2) хімічних елементів і сполук неорганічної та органічної природи, що необхідні для підтримання життєдіяльності та розмноження організмів усіх царств живої природи. Фізіологічній сутності трофології О. І. Уголев (1987) надає екологічного контексту та екстраполує (певною мірою цілком обґрунтовано) її положення на популяційний, біоценозний, біогеоценозичний і біосферний рівні.

Разом з тим, розглядаючи вчення про екотоп, як екотопологію, можна деталізувати її напрями відповідно складовим екотопу для спрямування та зосередження теоретичних і практичних досліджень. Відповідно до цього трофологія в складі екотопології однозначно визначається як вчення про трофотоп, незалежно від його звуженого чи широкого розуміння. Таке визначення трофології має інтегрувати її екологічний, широкий, і спеціальний, фізіологічний зміст. Трофологія спрямована на пізнання закономірностей асиміляції життєво необхідних речовин на всіх рівнях організованості біотичних і біокосних систем від клітини, органу, організму до відповідних внутрішньо-, міжпопуляційних, біогеоценозичних та біосферних зв'язків.

Теоретичними проблемами трофології є: 1) взаємозв'язки та регуляція трофічних зв'язків у біогеоценозах; 2) механізми передачі енергії та речовин вздовж трофічних ланцюгів; 3) значущість трофічних процесів у циркуляції речовин у біогеоценозах і біосфері; 4) трофічні проблеми еволюції видів, біогеоценозів і біосфери (як трофосфери) загалом.

В. В. Ковальський (1974) звертає увагу на сутнісно важливу властивість біосфери — єдність геохімічного середовища та життя,

що склалися в процесі еволюції. Міра накопичення хімічних елементів організмами визначається геохімією середовища та вибірковою, видовою, специфічною, поглинальною здатністю, іншими особливостями організмів, а, також, геохімічними трофічними ланцюгами, в яких мікроелементи гірських порід, через ґрунт, повітря та воду, проникають у живі організми.

На основі трофологічного підходу до організованості живої природи та відповідно екологічним (не тільки фізіологічним) ідеям О. І. Уголева (1987) є можливість провести паралелі з біогеоценотичним характером структури живої природи. В цьому плані трофоценоз можна розглядати як аналог біоценозу, а трофотоп як аналог екотопу.

Трофоценоз також є сукупністю автотрофних і гетеротрофних організмів як елементів різних царств живої природи. На основі цього трофотоп можна розглядати як модифіковану функціонуванням трофоценозу єдину енерго-трофічну факторіально-ресурсну систему «аеротоп — едафотоп». Зводити сутність трофоценозу до трофічних пасовищних, детритних, інтегрованих і біохімічних ланцюгів і сіток є звуженням його розуміння.

Багато видів живих організмів лише абстрактно пов'язані трофічними залежностями. Не всі трофічні зв'язки можна визначати як трофічні ланцюги з послідовними рядами фаготрофів у пасовищних, детритних ланцюгах і сітках. Рослинні угруповання, на основі взаємопроникнення, близького контактування та зростання підземних органів, можуть характеризуватися як одна трофофункціональна, метаболічна система, де поглинання та виділення водорозчинних речовин різної хімічної природи та біологічно активних, підземними (насамперед) і надземними частинами (а також леткі біологічно активні речовини надземних органів) забезпечують їхнє існування, обмінні процеси та продуктивність, що було достатньо доведено в досліджах з кореневими виділеннями та міграцією радіонуклідів (Рахтеєнко, 1966; Гродзинський, 1973; Верховская, Вавилов, Маслов, 1972).

Трофотоп для рослин — це: 1) простір фотосинтетично активної радіації (геліоенерготрофотоп або трофофототоп); 2) газовий склад повітря з наявністю в приземних шарах діоксиду карбону (трофоаеротоп); 3) біологічно активні леткі речовини рослин, грибів, тварин, мікроорганізмів в ґрунті та на його поверхні, в повітрі, тобто біохімічне середовище (трофобіохіміотоп); 4) органічні речовини в ґрунті та на його поверхні, особливо в лісовій підстилці (трофодетритотоп); 5) водопостачання (трофогідротоп); 6) мінеральні речовини ґрунту (трофоєдафотоп).

Трофотоп, як трофічні умови (біогеоценозу як цілого), включає всю сільову структуру життя, що забезпечує живлення (трофічні) ланцюги, трофічні сітки та біохімічні зв'язки детритних і пасовищних трофічних ланцюгів і сіток. Це визначає також споживання та використання активних речовин біогенного походження. Трофічні пасовищні, детритні ланцюги та сітки інтегруються в одну систему біохімічними (алелохімічними, алелопатичними ланцюгами), сітками та, на їхній основі, складають єдину систему взаємообумовленого існування (Шагда, 1990).

Троффіто-, зоо-, міко-, мікробо-, детрито-, ценотопи охоплюють трофічні зв'язки продуцентів, консументів, біоредукентів різної природи та трофічної спеціалізації. **Трофотоп є широким екологічним поняттям, яке можна тільки умовно звужувати до рівнів плодючості та зволоження ґрунтів.** Це — простір і ємність екологічно зумовлених споживання ресурсів і трофічних зв'язків, з виявами нейтралізму, негативних, позитивних ефектів одно-, дво- та багатосторонніх впливів.

Таким чином, складність трофічних умов будь-якого біогеоценозу можна розглядати в плані багатофакторно, взаємозумовленого існування організмів і деталізації компонентів екотопу.

Трофотоп біогеоценозу формується в явищах і процесах складних трофічних ланцюгів і сіток пасовищного, детритного, комбінованого типів з багатьма виразами фаготрофії, паразитизму та антибіозу загалом.

2.1.3. Принципи доповняльності в теорії структури

Поглиблений підхід до розуміння явищ і процесів у біогеоценозах об'єктивно зумовлює їхній опис і пояснення з різних позицій наукового бачення, що будуть складати цілісне уявлення, доповнюючи один одного. В епістеміології сучасної науки це характеризується як принцип доповняльності, визначений Нільсом Бором для квантової фізики та, припустимо, екстрапольований в інші галузі знань. Існує багато областей людської думки, де один і той же факт може розглядатися в різних, взаємодоповнюючих аспектах (Борн, 1973).

Нільс Бор писав, що будь-яке використання класичних уявлень негайно веде до відмови від застосування інших класичних уявлень, у різних аспектах однаково необхідних для пояснення явища. Коментуючи принцип доповняльності, Е. Роджерс (1970) зазначає, що

він не протиставляє протилежності, а тільки об'єднує взаємонесумісні властивості одного й того ж явища чи процесу.

Принцип доповняльності є одним із плідотворних у поясненні формування та розвитку теорії біогеоценозу. Він дозволяє з'ясувати всю повноту його складності тому що спрямований на багатомне доповнення існуючих понять. Принцип доповняльності в біогеоценології виявляється у визначенні структури та її проявах у біогеоценозах, як форм їхнього устрою на основі неальтернативних визначень і пояснень.

Структура — одне з загальнонаукових понять, яке широко вживається у різних галузях науки і техніки. Структура (лат. *structura* — розташування, порядок, побудова, зв'язок складових частин, від *struo* — будує, зводжу) тлумачиться як: 1) будова, внутрішній устрій (Ожегов, 1988); 2) будова, устрій, склад; 3) внутрішня будова чогось, певний взаємозв'язок складових частин цілого; 4) сукупність стійких зв'язків об'єктів, які забезпечують їхню цілісність і тотожність самим собі, тобто збереження основних властивостей при різних зовнішніх і внутрішніх змінах (Адамчик, 2009).

Проблема структури може розглядатися як багатозначна наукова та загальнобіологічна. В загальнонауковій та біогеоценологічній методології структура розглядається як склад, будова та зв'язки різних систем (Корчагин, 1976; Мазинг, 1973).

Таке розуміння структури можна сприймати як організаційне та розширити його в різних формах, відповідно сукупності біогеоценотичних явищ і процесів. Структура є поняттям, яке має декілька різних аспектів, розчленування котрих незакінчене (Свидерський, 1962). Структури можуть бути матеріалізованими (склад, будова, міра неоднорідності об'єкту) і можуть пояснюватися як закон, спосіб, характер зв'язків між утворюючими їх елементами, як сукупність відношень і результат взаємодії між елементами (результуюча структура).

В. М. Сукачов (1934) структуру рослинного угруповання розумів як: 1) ярусне розташування надземних і підземних частин рослин; 2) фенологічну та хронологічну періодичність елементів; 3) характер складання ярусів і аспектів з окремих видів. Він підкреслював, що до елементів структури можна віднести й екологічну диференційованість рослин у фітоценозі, його синузальність, співвідношення у взаємному розташуванні різних надземних частин та кореневих систем, зміну аспектів, дифузність або плямисто-заростеве складання синузії, хід і форму самовідтворення фітоценозу, розвиток підросту, утворення та характер надґрунтового покриву з відмираючих частин рослин (лісова

підстилка, калдан або мотлох у степу). О. Л. Бельгард (1950, 1971) розглядав структуру лісових біоценозів як синузальну, розуміючи під синузіями поєднання рослин екологічно рівноцінних життєвих форм. С. О. Грибова та Т. І. Ісаченко (1972) структуру рослинного покриву інтерпретують як закономірні комбінації різних рослинних угруповань у просторі.

В ученні про структуру рослинних угруповань виокремлюються: I. Конституційна структура (популяції, екологічні, фітоценотичні, географічні, флоро- та ценогенетичні групи); II. Просторова структура (будова угруповання); III. Функціональна структура (форма прямих, контактних зв'язків (трофічних, топічних, інших) і взаємовідносин (форми обміну речовинами та енергією тощо) (Корчагин, 1976). Конкретний аналіз будови рослинних угруповань включає: 1) виявлення різних структурних одиниць; 2) вивчення складу (видового, екологічного, біоморфічного тощо) кожної структурної частини; 3) з'ясування закономірностей розподілу в угрупованні різних структурних одиниць і пристосованості їх до певних екологічних умов місцевиростання (екологічних ніш); 4) визначення закономірностей сполучення в угрупованні структурних одиниць і взаємодій їх між собою; 5) вивчення характеру та напрямку змін (динаміки) структурних частин у зв'язку з динамікою самого угруповання, особливо викликані змінами середовища або впливом людини (Корчагин, 1976).

Ж. Леме (1976) відмічав, що морфологічна структура угруповань характеризується просторовим і часовим розподілом сукупності організмів, які її складають. В. О. Федоров, Т. Г. Гільманов (1980) структурою називають множинність зв'язків (відношень) елементів системи між собою, а також цих елементів із зовнішнім середовищем. Е. Піанка (1976; 1981) розглядає структуру угруповання на основі трофічних ланцюгів, сіток і рівнів. Т. О. Работнов (1987) під структурою фітоценозу розуміє особливості розміщення органів їхніх компонентів у просторі та в часі. Структура характеризує об'єм середовища, що використовується фітоценозом і особливості контакту, складаючих його рослин з середовищем, і може бути адаптивною та едифікаторною.

Б. М. Міркін та Г. С. Розенберг (1983) відзначали, що структура фітоценозу є поняттям, яке неоднаково трактується різними авторами та, зокрема, як склад, будова, зв'язки, а саме: 1) еколого-біологічна структура фітоценозу розглядається як кількісний склад біоморф та екоморф; 2) структура фітоценозу, як будова, аналізується як морфологічна, просторова чи хорологічна, горизонтальна та вертикальна з їхніми розчленуваннями; 3) геометрична структура

описує архітекtonіку, як розташування листків; 4) функціональна структура фітоценозу визначається взаємовідносинами компонентів, при цьому елементами функціональної структури рослинного угруповання вважаються ценоелементи, ценопопуляції, синузії, а для біоценозу — консорції (хоча відносно ценоелементів, ценопопуляцій, синузій, як елементів функціональної структури, можна висловити сумнів, оскільки вони визначаються як ценотичні складові поза їхніми функціями); 5) структура фітоценозу в часі (хронологічна) поєднує всі зміни в його розвитку — добові, сезонні, різнорічні.

Аналізуючи структуру екосистем Ю. Одум (1986), з біологічної точки зору, в складі екосистем виділяє такі компоненти: 1) неорганічні речовини, котрі залучаються у колообіги (С, N, CO₂, H₂O та інші); 2) органічні сполуки, що зв'язують біотичну та абіотичну частини (білки, вуглеводи, ліпіди, гумусові речовини тощо); 3) повітряне, водне, субстраційне середовища, що включають кліматичний режим та інші фізичні фактори; 4) продуценти, автотрофні організми, в основному зелені рослини, що можуть синтезувати їжу з простих неорганічних речовин; 5) макроконсументи або фаготрофи — гетеротрофні організми, в основному тварини, що живляться іншими організмами чи рештками органічної речовини; 6) мікроконсументи, сапрофаги, деструктори або осмотрофи — гетеротрофні організми (бактерії, гриби), що одержують енергію шляхом розкладання мертвих тканин або шляхом поглинання розчиненої органічної речовини, що виділяється самовільно чи внаслідок вибирання сапрофагами з рослин та інших організмів. Таке бачення структури Ю. Одумом, на наш погляд, не є достатньо зваженим і коректним, тому що в одному ряду поєднані різновеликі, різноприродні сутності: молекули, гази, вода, повітря, субстрат, кліматичний режим і живі організми. З позиції трофічної структури Ю. Одум розглядає в екосистемі два яруси: 1) верхній, автотрофний ярус, який живиться самостійно, так званий «зелений пояс», що охоплює рослини та їхні частини, що містять хлорофіл і де переважає фіксація енергії світла, використання простих неорганічних сполук і накопичення складних органічних сполук; 2) нижній, гетеротрофний (живлений іншими) ярус, або «коричневий пояс» ґрунтів, осадів, речовин розкладання, коренів, у якому переважає трансформація та розкладання складних сполук.

М. Ф. Реймерс (1990) структурою біоценозу вважав його поділ на горизонтальні та вертикальні підрозділи — консорції, парцели, синузії, а фітоценозу — на горизонтальні та вертикальні підрозділи (горизонти, меротопи, пологи, шари, яруси).

В структуру ценоекосистеми (біогеоценозу) Б. О. Биков (1988) включає наступні блоки: 1) біота, з її ценопопуляціями та особливостями розміщення видів (шари, яруси, біогоризонти, парцели, мікроценози, розподіл біомаси); 2) біогеоценотичне середовище з його мортмасою, стратоподіумом (підстилкою), ґрунтом і кліматопом.

Структура лісового біогеоценозу розглядалася також на основі її парцелярної організованості, де парцели визначалися в якості одиниць горизонтального членування біогеоценозу, що пронизують його на всю товщу простору (Дылис, 1969).

Ю. П. Бяллович (1980) уявляв просторову структуру біогеоценотичного покриву Землі у вигляді біогоризонтів. Структура зумовлює особливості потоку біомаси та енергії, кругообігів речовин і взаємовідносин ценобонтів, а також весь зовнішній вигляд ценоекосистеми.

М. Бігон зі співавторами (1989; 2006) аналізували вплив конкуренції, хижацтва та пожеж на структуру угруповань, а сукцесію як їхній часовий аспект.

М. В. Тимофєєв-Ресовський та ін. (1973) популяцію організмів тлумачать як елементарну еволюційну структуру, а структуру ареалу популяцій двох видів — як їх розмежування в просторі. В. Грант (1977; 1980) вважає, що структура популяції складається з трьох головних компонентів: 1) просторової конфігурації; 2) системи розмноження; 3) швидкості міграції. В просторовому розподілі популяції він виділяє три основні категорії: а) великі неперервні популяції (наприклад, популяції злаків, що покривають на рівнині площі в десятки чи сотні кілометрів); б) колоніальні популяції або такі, що відповідають основному типу (наприклад, тварини на архіпелагах, прісноводні форми, що населяють ланцюг озер, мешканці гірських вершин і організми, що обмежені певним типом ґрунтів або гірських порід з плямистим розподілом); в) лінійні популяції, що виникають вздовж рік, узбережжя морів.

Загалом, **структура як феномен існування живих організмів і їхніх систем (наприклад, популяцій), біокосних систем (біогеоценозів) неоднозначно розуміється та пояснюється різними авторами в якості явища та процесу, що дозволяє подальшу її розробку в різних напрямках і формах.**

На основі біогеоценологічної методології та принципу доповняльності можна окреслити деякі аспекти теорії структури та її можливих форм.

В теорії структури біогеоценозу узагальнюючими об'єднуючими принципами є: 1) дискретність, яка характеризує

дробність, подільність, неоднорідність складу, членованість будови, специфічні та неспецифічні розбіжності зв'язків; 2) **системність**, якою визначається системна сутність складу, будови, зв'язків зокрема та загалом; 3) **адаптаціогенез** — формування адаптивних властивостей біогеоценозу: складу, будови, зв'язків; 4) **динамізм**, як різномасштабна просторово-часова рухомість усіх компонентів структури. **Ці принципи є переважаючими в засновках організованості структури, в її сутнісній невизначеності та незакінченості. Саме вони є витокami подальшої теоретизації структури біогеоценозу.** Відповідно цьому, об'єктивними є опис у деяких деталях і осмислення компонентів структури на основі загальнонаукової методології. Розуміння структури має включати проблеми її формування, існування, функціонування, перебудови, розкладу, розвитку, стабілізації, еволюції.

В організаційній структурі біогеоценозу склад, будова та зв'язки можуть розглядатися в їхній екотопічній і біоценотичній площинах. У біогеоценозі, як у великому природному тілі, суміщені такі нерівноцінні різнорозмірнісі тіла як екотоп і біоценоз, які, в свою чергу, нерівнозначно членуються в своїх складових. Біоценоз, як сукупність живих організмів, занурений у такі біокосні тіла як приземна атмосфера та ґрунт, і контактує з підстилаючими ґрунт осадовими породами органічного походження (палеобіогенне тіло), материнськими породами, ґрунтовими водами (косне тіло). Всі ці тіла існують у межах певного більш або менш однорідного, відчленованого простору (об'єму) земної поверхні обмеженої протяжності (0,4–6,5 км для біогеоценозів і 0,15–6,5 км для парцел, за Д. Л. Армандом (1975)), довільної конфігурації, розмірів, орієнтації за частинами світу з усіма властивими та супутніми факторами, впливами та складають екотоп, у якому сутнісними є особливості геоморфології рельєфу, експозиції, освітлення, газового, теплового, вологісного режимів, хімізму, родочості, потужності ґрунту, залягання ґрунтових вод тощо.

Всі форми структури ми розглядаємо, насамперед, у біотичному плані з їхнім екотопічним підтекстом.

Таксономічна структура біогеоценозу є сукупністю видів, які знаходяться в багатобічних відносинах між собою в межах кожного царства живої природи та між ними. Вона відображається відповідними спектрами, тобто співвідношеннями видів у межах родів родин і більших таксонів. Таксономічна структура визначається розподілом видів у їхньому різноманітті та чисельності в кожному царстві живої

природи. Вона є біогеоценотично індивідуалізованою, специфічною загалом і щодо кожного таксону. При цьому, наприклад, у рослин роди та родини характеризуються різними кількостями видів і їхніми співвідношеннями.

Екоморфічна структура відображає співвідношення життєвих форм (екоморф), які визначаються на основі різних принципів у межах кожного царства живої природи та між ними, показується відповідними спектрами.

Просторова структура є простором біогеоценозу, який членований тілами організмів різних царств живої природи, множинних у своїх формах, масах і об'ємах, розташованих у невизначено різноманітних композиціях і комбінаціях, існуючих у різних залежностях і співвідношеннях у тілі біогеоценозу, в його наземній і підземній частинах.

Просторову структуру можна розглядати в таких аспектах як: 1) об'ємно дробну, характеризуючу тіла організмів різних царств живої природи; 2) об'ємно зкомплектовану, стосовно парцел різних типів (Дылис, 1969); 3) членовану індивідуальними просторами тварин і рослин; 4) об'ємно обплямовуючу, що визначається сукупністю тіл живих організмів у екотонотопах.

Трофічна структура біогеоценозу включає мас-енергетично активні та частково інертні тіла різної природи, що забезпечують живлення та існування організмів. Різноприродними мас-енергетично активними забезпечуючими є такі біокосні тіла як приземна атмосфера та ґрунт (субстрат) і біотичне тіло сітрової організованості (біоценоз), яке утворюють живі організми в своїх енерго- трофічних залежностях, складаючи трофічні ланцюги пасовищного, детритного та комбінованого типів і відповідні їм сіті. В трофічній структурі косні материнські породи та біогенні осадові (як, наприклад, підстилаючи ґрунти, вапняки, мул) мають певну трофічну інертність, але виявляють дію в розвитку ґрунтів і живленні організмів. Трофічну структуру, в більш широкому плані, можна віднести до термодинамічної структури біогеоценозу, що характеризує рух енергії в біогеоценозах, її фіксацію, утримання, використання та розсіювання. **В проблематиці термодинаміки біогеоценозу можна виділяти температурну, теплову структуру, що характеризує міри нагрітості всіх тіл (біотичних, біогенних, біокосних і косних), які складають біогеоценоз і характеризують наземну поверхню в безморозний період.**

Біохімічну структуру біогеоценозу складають: 1) організми та їхні рештки; 2) комплекс (фонд, об'єм) речовин, котрі виділяють

організми різних царств живої природи в процесі життя та посмертного розкладання; 3) лінійні ланцюги біохімічних зв'язків організмів і біохімічна загальна сіть у об'ємі біохімічного фонду або середовища біогеоценозу. Біохімічна структура окреслює рухи речовин, енергії як енергоємних сполук, а також інформації як подразнень (соматичний аспект) і як прямої передачі нуклеїнових кислот між організмами різних царств живої природи при виявленому та ще невиявленому трансгенезі (трансдукція, трансформація тощо). Рухливою в біохімічній структурі є сфера летких речовин біогеоценозу, що виконує інтегративні та специфічні функції для організмів.

Акустична структура біогеоценозу це вся динамічна, дискретна, невизначено велика, системна сукупність звуків різного походження та частот, які: 1) відтворюються, поширюються, поглиблюються у різних шарах приземної атмосфери, рослинності та ґрунту, що складають біогеоценоз; 2) нерозривно пов'язані між собою та створюють єдиний специфічний акустичний фон у кожен момент свого існування; 3) визначають різні впливи та реакції живих організмів, створюючи акустичні комунікативні сіті тварин. **Фізичні та біотичні акустичні явища та процеси, в тому числі шуми, є біогеоценотично специфічними.** Вони включають більш або менш започатковану акустику тварин, мало досліджувану акустику рослин та майже поки ще проблематичну акустику грибів, дробянок, як їхні реакції на звуки різних частот. Специфічними, залежними від складу, будови рослинних угруповань, конфігурацій та об'ємів їхніх тіл, особливостей видової морфології рослин є звуки та шуми, що утворюються вітрами різного напрямку, швидкості та турбулентності.

Акустику тварин визначають різнофункціональні, різночастотні звукові сигнали, ехо (Гриффін, 1961) та шуми, що спричиняють рухи, рухомість, переміщення тварин. Акустична структура біогеоценозу є динамічною з добовими, сезонними, річними ритмами та відмінностями.

Оптична структура біогеоценозу є фізіономічною, що відображає наземну конфігурацію його тіла та складових (об'єкти, суб'єкти, їхні тіла, розміри, розташування, чисельність, частково) і кольоровість. **У цьому плані можна виділяти розмірнісну та кольорову структури.**

Пояснення структури як процесу, на наш погляд, дозволяє розглядати такі її форми як часову та динамічну, що відповідають загальним онтогенезу, еволюції та адаптаціогенезу біогеоценозу. **Часова структура** — це уособлення дискретної плинності часу в біогеоценозі в онтогенетичному, екологічному та еволюційному планах,

яка інтегрує всі онтогенези організмів різних царств живої природи, котрі складають біоценоз у єдиний потік його розвитку (онтогенезу, автогенезу, сингенезу) впродовж термодинамічної стріли часу, за Дж. Хокінгом (1988; 1990). Тривалість біогеоценозів у часові є розмитою. Час для природи, як зазначав Ж. Б. Ламарк (1955) у вступній лекції до історії зоології в 1800 р., ніколи на мав меж і завжди був для неї у повному достатку. Час, як особлива форма матерії односпрямовано захоплює своєю плинністю всі форми матерії, в тому числі тіла живої природи з невизначеністю в тривалості. **Біогеоценоз, як складна мас-енергетична, інформаційна система, зі своїми об'ємом і масою тіла, відзначається своїм відліком часу для онтогенезів біологічних видів у їхній дискретності та загальній тривалості.** Специфічно, біогеоценогічно визначені онтогенези біологічних видів обумовлюють існування біогеоценозу. Положення В. М. Сукачова (1942) про те, що розвиток фітоценозу визначають онтогенези його едифікаторів можна і цілком доречно екстраполювати на такі функції усіх біологічних видів і увесь біогеоценоз. **Онтогенези біологічних видів загалом і за етапами є не тільки генотипічно індивідуалізованими, але й біогеоценогічно специфічними.**

Динамічна структура визначається добовими, сезонними, річними змінами, формуванням різних адаптацій, фенологічними явищами, флуктуаціями та сукцесіями. В. М. Сукачов (1942) відзначав у мінливості фітоценозів також самовідновлювані процеси, погодні зміни.

Радіаційна структура біогеоценозу характеризується рівнями радіоактивності, що об'єктивно властива всім тілам, які його складають внаслідок природних причин (Гродзинський, 1965) і взаємодій між ними. **Гігроморфічна структура** біогеоценозу формується завдяки різним рівням зволоженості всіх тіл, які входять до його складу, незалежно від їхньої природи.

Електромагнітна структура біогеоценозу є об'єктивно існуючим явищем на основі природного електромагнітного поля планети Земля та його локальних проявів, впливу електромагнітних процесів на живі організми, формування електромагнітних полів у організмах і електромагнітних взаємозв'язків між організмами (Пресман, 1968).

Гравітаційна структура біогеоценозу є не тільки теоретично припустимою, але й об'єктивно існуючою формою структури, що походить від організаційної. Гравітація визначається як сила взаємного тяжіння мас незалежно чи мова йде про земні тіла або планети чи зірки, при цьому її властивістю є постійність і всюдисутність (Коржуєв, 1971).

Всі тіла, що складають біогеоценоз своїми масами визначають гравітаційні взаємодії з різними якісними та кількісними ефектами, що ще мало пізнані. Гравітаційні взаємодії живих організмів на основі мас їхніх тіл є цілком реальними (Роджерс, 1970), що виходить з самого визначення гравітації, незначними за силою при обчисленні, проте суттєвими в притяганні малих тіл (вірусів, бактерій, спор, пилкових зерен, дуже дрібних плодів і тварин) тілами з великими масами, незалежно від їхньої природи (дерева, скельні відслонення, валуни тощо).

Функціональна структура біогеоценозу визначається дискретністю, взаємопроникненням, інтеграцією функцій усіх тіл, які його складають. До таких тіл належать: 1) біотичне тіло або біоценоз, що поєднує живі організми всіх царств живої природи в їхній множинності; 2) біогенне тіло, що складають: а) палеобіогенні осадові, органогенні (Кузнецов, 1959) вапнякові та кремністі породи, котрі підстилають ґрунт; б) небіогенні речовини, які формуються в процесах життєдіяльності організмів і розкладання органічних решток, які не досягли мінералізації; 3) біокосні тіла двох типів — ґрунт і приземна атмосфера; 4) косні тіла осадового, шаруватого характеру (лес, глина), уламкового осадового типу (пісок) і тверда гірська порода, наведена різними уламками, що можуть бути в профілі ґрунту та суцільною масою (Кузнецов, 1959).

Біоценоз, як біотичне тіло з невизначено великою чисельністю різно функціонуючих видів різних царств живої природи, є найбільш урізноманітненим у своїх функціях, уособлюючи собою елементарну ланку живої речовини за В. І. Вернадським (1926). Відзначимо, що для біосфери, загалом, з її нероз'ємністю таких складових як жива, біокосна, біогенна, косна речовини, елементарною структурно-функціональною одиницею або ланкою є біогеоценоз у межах якого існує біоценоз, імітуючий функції живої речовини (енергетична, концентраторна, геохімічна, транспортна, газова, деструктивна, середовищотвірна тощо). Палеобіогенна та косна речовини виконують певні функції в мінеральному живленні організмів, стабілізують рельєф, проводять тепло в нижні горизонти ґрунту з глибин Землі, можуть сприяти рухові води або, частіше, блокувати його в якості водоупорів. Небіогенна речовина на рівні сполук, які видоспецифічно та неспецифічно виділяють організми в процесі життя та посмертного розкладання є сутнісною у взаємовідносинах організмів, їхній життєдіяльності, адаптаціях, еволюції, розвитку біогеоценозів. Хімічна взаємодія організмів різних царств живої природи є ланкою в біогенній міграції

хімічних елементів, у рухові речовин, енергії (у вигляді виділованих енергоємних сполук), передачі комунікативної та генетичної інформації при різних формах трансгенозу (трансформації, трансдукції, вірусній і фаговій інфекціях). Необіогенна речовина, як рештки живих організмів, є джерелами живлення та енергії для широкого кола сапробіонтів, грибів, бактерій, тварин сапро-, некро-, копрофагів тощо. Повне розкладання та мінералізація необіогенних речовин забезпечує залучення хімічних елементів у біогеоценотичний кругообіг.

Біогеохімічна структура визначається множинністю просторів і підпросторів, у яких здійснюється геохімічна діяльність живих організмів: вивільнення та зв'язування хімічних елементів (як наприклад, кисню, нітрогену, сірки тощо), розкладання органічних решток і складних сполук, формування необіогенної речовини, її мінералізація, рух, концентрування та розсіювання хімічних елементів, їхній постійний притік у функціональний фонд біогеоценозу та залучення в біогеохімічні цикли.

Міжбіогеоценотична структура — характеризує просторовий розподіл біогеоценозів у їхній певній спільності (біомі) з міжбіогеоценотичними зв'язками, що відповідають усім формам устрою (структури) кожного біогеоценозу.

Загалом:

1) розробка теорії структури біогеоценозу є плідним полем розкриття її особливостей, виділення нових форм, поглибленого пізнання біогеоценотичних явищ і процесів;

2) визначення форм структури біогеоценозу ми вважаємо незакінченим. Припустимими є як їхнє уточнення, деталізація, так і розширення змісту, подальше виокремлення складових на основі принципу доповняльності;

3) незакінченість побудов у теорії біогеоценозу є спонукальним стимулом розвитку різних напрямів біогеоценології.

2.2. Склад біогеоценозів як об'єкт теорії

2.2.1. Узагальнений підхід до складу

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, 1977, 1980; Уиттекер, 1970, 1980; Дідух, 1998; Ємельянов, 1999; Івашов, 1991; Миркин, 1962; Одум, 1986; Раменский, 1952; Солбриг, 1982; Шеляг-Сосонко, 1969; Шмальгаузен, 1969).

Склад угруповань організмів, як теоретичний об'єкт досліджень може аналізуватися з позицій загальнонаукової та дисциплінарної біогеоценологічної 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 нероз'ємна єдність у самій собі та з усією множиною структур і факторів неживої природи (біокосного, біогенного косного характеру) в певному, більш-менш однорідному, відчленованому від інших, просторі (об'ємі) біосфери, з тим або іншим рівнем циклічного функціонування. Склад може вивчатися на субмікроскопічному та мікроскопічному рівнях і в межах мезо-, макро- та, можливо, мегарозмірностей фізико-хімічними, 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, в ценотичній і функціональній ієрархічності в різних просторово-часових масштабах еволюції цього угруповання та всього ландшафту.

Біотично біоценоз є надвеликою множиною, що поєднує організми різних царств живої природи з усією їхньою таксономічною, функціональною, екоморфічною, розмірнісною різноманітністю. Його склад має розглядатися як: 1) система взаємодіючих різноприродних елементів і компонентів; 2) багатоелементна сукупність; 3) відчленована

від інших, межами біогеоценозу, єдність взаємопов'язаних організмів. Елементами складу біоценозу ми вважаємо організми, компонентами — ценопопуляції, частинами — таксономічні групи, підсистемами — функціональні поєднання різних рівнів.

Багатозначність складу з його ознаками, властивостями, функціями дозволяє розглядати його як провідну підсистему структури, що визначає становлення, динаміку будови та зв'язків.

Кожному біогеоценозу, на фоні зональних і екоотопічних умов, внутрішньоценотичних взаємодій, оточення іншими біогеоценозами та стану (етапу) розвитку, властивою є свої екологічно та ценотично виражені норми біорізноманіття, чисельності видів, їхні співвідношення та залежності. **Екоотопічна норма реакції полягає в забезпеченні підтримання певної структурованості кожного царства живої природи. Ценотичною нормою є узгодження видового різноманіття та чисельності кожного царства живої природи в самих собі та між собою.** В межах цих норм склад перебуває в постійному русі, що виявляється в: 1) онтогенетичних змінах організмів; 2) зміні їхніх станів життєдіяльності та життєвості.

Збурюючі впливи на структуру біогеоценозу, зокрема на склад, призводять до його нормативних еколого-автоматичних реакцій підтримання внутрішнього біогеоценотичного гомеостазу чи до збереження напрямку існуючих явищ і реакцій (гомеорезу).

Складу властиві різні форми організованості та ієрархічності. Таксономічна організованість кожного царства живої природи визначається принципами систематики. Функціональна організованість складу біогеоценозу є недостатньо з'ясованою, якісно описаною та кількісно визначеною навіть у основних деталях. Її ієрархічність виявляється в підпорядкованих рівнях акумуляції, трансформації та міграції сонячної енергії. **Функціональна організованість складу біогеоценозів виражена в ланцюгах і сітях взаємозумовленого існування, насамперед, основних трофічних, біохімічних, топічних зв'язках, у яких виявляються потоки інформації, енергії та речовини.** Такі потоки можуть бути паралельними та накладатися один на одного.

Активізаційна організованість складу біогеоценозу визначає співвідношення станів життєдіяльності організмів у популяціях різних царств живої природи. Онтогенетична організованість характеризує спектри вікових станів організмів у межах можливостей їхнього встановлення. Організаційна ієрархічність характеризує форми складу від

молекулярного до багатоклітинного рівнів. Розмірнісна ієрархічність захоплює всі царства живої природи від мікро-, мезо-, макро-, мегаскопічних форм (як, наприклад, високорослих, багатовікових дерев), з широкими варіаціями внутрішньо родових і видових розмірів.

Функціональна розчленованість складу біогеоценозу відповідає його екологічним функціям у біогеоценотичному покриві. Організми різних царств живої природи виконують як видоспецифічні, так і неспецифічні функції. Індивідуальна функціональна роль кожного виду в біогеоценозі визначається його природними особливостями: 1) живленням; 2) обміном речовин; 3) середовищотворенням; 4) вибірковим поглинанням та виділенням речовин у процесі життя чи посмертного розкладання; 5) розмноженням та чисельністю. Індивідуальні функції біологічних видів інтегруються в системі функціональних груп організмів біогеоценозу.

Потік перетворень у біогеоценозі захоплює його структуру, склад, будову, зв'язки. **В теорії складу та будови біогеоценозів можна виділити комбінативну організованість**, яка окреслює комбінації видів різних царств живої природи в межах усього біогеоценозу, та **композиційну організованість**, що характеризує просторово розчленовані поєднання видів. **Об'ємну організованість** ми розглядаємо як освоєння видами певних локальних просторів біогеоценозу з виділенням об'ємних локусів, які фізіономічно розрізняються. Інтегрованість складу визначається оптимальними для біогеоценозу співвідношеннями видів і їхніх чисельностей у межах кожного царства живої природи та між ними.

Склад, у його русі, може розглядатися як потік індивідуальних, генотипічно унікальних форм у межах кожного царства живої природи, з різними особливостями та тривалістю життя. Рух складу є залежним від факторіально-ресурсного потенціалу біогеоценозу. Він специфічно скорочується при нестачі ресурсів. Складу властива постійна рухомість у напрямку урівноваженості різноманіття. Збалансованість складу саморегулюється по різному, в тому числі на основі екологічного та функціонального заміщення. **Системність, хаос, дискретність, множинність є формами існування та організованості складу.**

Всі прояви структури біогеоценозу складно накладаються, переплітаються, інтегруються з вираженими, притаманними їм специфічними зв'язками, активністю та напрямками. Вони можуть бути статичними (фіксованими у певний момент існування) та динамічними, описуваними рядами станів, які змінюють один одного.

Множини організмів можуть бути інтегрованими та дезінтегрованими за їхнім прямим та зворотним перетворенням у залежності від особливостей розвитку. Інтегрована множина є завершеною системою, а дезінтегрована — незавершеною в її русі до більш або менш сталого стану, чи повного розладу внаслідок дезінтеграційних процесів суцесійного характеру.

Склад існує та розвивається на основі якісної та кількісної урівноваженості кожного царства живої природи та між ними. Функціональна урівноваженість полягає у взаємній відповідності функцій і реакцій елементів. Стан руху складу — це одномоментно фіксований вираз його змісту в таксономічних та екоморфічних відмінностях. Поліморфізм ценопопуляцій може змінюватися на фоні умов аридизації чи гумідизації. Він може бути убуваючим на фоні аридизації умов.

Постійне переформування, за рахунок появи на світ або пробудження до життя латентних стадій, старіння, відмирання, емітації імміграції елементів кожного царства живої природи, складають постійну якісну та кількісну невизначеність складу біогеоценозу.

Основами співіснування видів різних царств природи в біогеоценозах є: 1) неспівпадання потреб загалом або об'ємів певних потреб у факторах і ресурсах; 2) різна інтенсивність їхнього використання та споживання; 3) надмірність певних факторів і ресурсів; 4) об'єктивні прояви існування видів у якості факторів і ресурсів для інших.

Склад біогеоценозу може розглядатися як сукупність різновеликих і різних форм рухомості тіл. Екологічні потенції складу фітоценозу характеризує його екоморфічність, яка виявляється у флюктуаціях і в різних стадіях або фазах суцесійного процесу. **Екологічний потенціал складу проявляється не тільки через зміни внутрішньоценотичних умов, але й за рахунок видів, які його поповнюють, долаючи еко- та ценотичний опір.** Нашестя, навали організмів, як катастрофічне порушення частини складу, можуть мати різні наслідки (нейтралізація, усунення, блокування, стримання, нищення, вторгнення).

Екологічна, регуляторна система біогеоценозу визначається взаємозалежностями складу, будови та зв'язків. Дискретність складу є хаотичною та динамічною. Склад біогеоценозу перебуває у постійному русі з невизначеністю у співвідношеннях та чисельності видів різних царств живої природи. Напрями розвитку складу: 1) урівноваженість видового різноманіття в межах царств живої природи та між ними; 2) збалансованість чисельностей видів у них; 3) оптимізація взаємодій видів.

Хаотична динаміка складу пов'язана з імовірнісними явищами та процесами ецезису, елізії, прибуття, адаптивних модифікацій різних видів. Формування складу біогеоценозу у вільному просторі є ймовірнісним і визначається складними явищами та процесами проникнення видів, сумісного заселення, подолання екологічних бар'єрів і біотичного опору, захоплення простору, вияву середовищевірних функцій, адаптацій, виживання та розмноження.

Видова та екоморфична ємність родів і родин квіткових рослин у біогеоценозах екологічно та ценотично зумовлені. В теорії складу нез'ясованою є роль морфозів, фенокопій, мутантів як особливих екоелементів. Мікроеволюційні явища в популяціях організмів різних царств живої природи впливають на стан складу біогеоценозу, шляхом його переформування. Адаптивні реакції складу виявляються в змінах кількості, чисельності, особливостей життєдіяльності, життєвості, онтогенетичних періодів, співвідношень видів (комбінацій і поєднань видів). Тенденції збагачення чи збіднення складу по різному проявляються в різних царствах живої природи в біогеоценозах. У динаміці складу мають місце ланцюжні, синхронні та асинхронні реакції змін у межах того чи іншого царства живої природи чи між ними, різні зовнішньо- та внутрішньоценотичні фактори можуть викликати деформацію складу. Спрощення видового різноманіття та ускладнення внутрішньовидового поліморфізму є можливими тенденціями розвитку складу в межах кожного царства живої природи. Модифікації складу можуть спричинятися внутрішньо та зовнішньобіогеоценотичними факторами та ресурсами.

Таксономічна ємність біоценозу, як кількість видів, ніколи не буває вичерпаною чи завершеною в чисельності. Зміни складу різних царств живої природи в біогеоценозі є непропорційними та нерівними. Ініціативність змін може походити з того чи іншого царства. Неперервний процес нерівномірних змін має місце як при формуванні так і при розвитку біогеоценозу. В компонентах царств живої природи в біогеоценозах можуть спостерігатися неоднакові приростання та втрати на різних етапах його розвитку. Співвідношення видового різноманіття та чисельності є невизначеними.

Активність складу виявляється в самовідтворенні, формуванні будови та зв'язків. Має місце періодична або епізодична участь у складі біогеоценозу окремих видів у різних чисельностях. Неоднозначність складу відбивається в його різноманітті та функціях. У біогеоценозі зберігаються види, потреби яких він задовольняє. Екологічні залежності видів мають бути узгодженими з біотичними

та ценотичними на основі зв'язків взаємозумовленого існування. Ценотично нетолерантні види усуваються в процесах співжиття з біогеоценозом. Існування складу відзначається його постійним регулюванням за рахунок змін життєдіяльності та життєвості видів різних царств живої природи в процесах взаємовпливів. Кожен біогеоценоз зберігає тенденції спрощення чи ускладнення. Він, як і організм, проходить необоротний хід розвитку, як один з можливих варіантів його життя (існування). Склад біогеоценозу є результирующим наслідком біогеоценотичного (екотопічного та біотичного) добору, що забезпечує збереження екотопічно та ценотично толерантних форм (еко- та ценотипів) і усунення невідповідних його середовищу.

Кожен рівень організованості складу — молекулярний, клітинний, організменний, 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.

Склад біогеоценозу, в своїй дискретності, різнорівнево диференціюється відповідно природі своїх підсистем, а ті також розподіляються подібним чином разом з розгалуженнями такого членування за природою складаючих елементів і компонентів. Рівні дискретності складу мають різну об'єктивну, суб'єктивну визначеність і вирази на фоні таксономічної та екологічної членованості. Він є великою системою, що формується та розвивається в постійній рухомості його складових за рахунок їхніх взаємин, реагування, впливу на середовища, в яких вони знаходяться, що їх оточують і які вони видозмінюють. Склад має невизначено велику множину зв'язків взаємодіючих різноякісних елементів і компонентів на фоні внутрішньої, зовнішньої факторіальної зумовленості та може вивчатися з позицій теорії множин з різнорівневим, об'єктивно існуючим комплексом неоднорідної організованості.

В біологічному плані біогеоценоз відзначається індивідуальною, груповою, таксономічною, екологічною, генотипічною, 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 та розбіжності змін складу організмів, у різних рівнях і формах його дискретності, є маловивченими, імовірнісними явищами.

Склад біогеоценозів, у своїй дискретності, певною мірою імітує організованість живого, відповідно до його царств, на молекулярному,

клітинному, організменому, популяційному рівнях. Він є досить рухомим, аморфним утворенням, невизначеним у своїх елементах і компонентах, яке модифікується на фоні змін ендо- та екзогенних факторів абіотичної, біоосної та біогенної 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 у біогеоценоз, мігрують, знаходяться в мінімальних або зникаючих кількостях. Виходячи з цього, стан складу організмів будь-якого біогеоценозу, в межах певних царств живої природи та різних таксонів, доцільніше визначати як загальну таксономічну ємність (за числом усіх видів) у кожний даний момент його існування та таксономічну ємність будь-якої родини, роду, стосовно, насамперед, рослинних, тваринних видів і грибів.

Сукупностям організмів, які складають угруповання, притаманні різні міри сумативності, цілісності, упорядкованості, хаотичності, динаміки, аб- і адаптивності, інтегративності. **Як системні ознаки складу біогеоценозу (сукупності організмів) відзначимо відчленованість (ізоляцію) від інших, дискретність, організованість, ємність, ріст, множинність з похідними поняттями «елемент», «компонент», «підсистема».** Склад біоценозу характеризується: таксономічно, екологічно, функціонально, життєвісно, генотипічно, стереоморфічно, розмірнісно.

Загальними ознаками складу також є: 1) різнорівнева природна специфічність елементів, компонентів, частин, підсистем; 2) природна індивідуальність елементів і компонентів; 3) подільність елементів і компонентів; 4) природна близькість певних елементів і компонентів; 5) сутнісна значущість чисельності в межах кожної групи елементів, компонентів і їхні співвідношення; 6) різна тривалість існування елементів і компонентів; 7) зміни чисельності за рахунок зовнішнього поповнення, розмноження, смертності та міграцій. Серед властивостей складу відзначимо: 1) стан; 2) диференційованість; 3) взаємозв'язки; 4) аб- і адаптаційність; 5) генезис; 6) розвиток; 7) незамкненість; 8) інтеграцію; 9) екологічний поліморфізм (у широкому розумінні); 10) генетичну гетерогенність; 11) динамічність; 12) взаємозумовленість

існування; 13) функціональну специфічність елементів і компонентів; 14) самовідтворення; 15) самопідтримання; 16) саморегуляцію; 17) цілісне реагування на збудуючі впливи; 18) емерджентність.

До функцій складу належать: 1) специфічне середовищевтворення; 2) формування сітьової системи зв'язків взаємозумовленого існування (трофічних, топічних, біохімічних, інформаційних тощо); 3) створення різнорівневої системи зв'язків у накопиченні та міграції складових елементів; 4) забезпечення біогенної міграції хімічних елементів внаслідок хімічних взаємодій, посмертного розкладання, мінералізації решток і залучення елементів у тіла живих організмів різних царств живої природи; 5) формування біогеохімічних циклів; 6) диференціювання біологічних видів за екологічними нішами; 7) утворення адаптивних морфо-, ценотипів і екоелементів; 8) формування організованості біогеоценозу в будові, зв'язках і взаємодіях; 9) перерозподіл простору біогеоценозу; 10) забезпечення акумуляції та трансформації сонячної енергії на різних трофічних рівнях; 11) створення трофофункціональної системи з ланцюгами та сітьми; 12) побудова біохімічного середовища на основі речовин, виділюваних у процесі життя та посмертного розкладання організмів і їхніх решток; 13) забезпечення ценохорії, руху організмів за межі біогеоценозу; 14) багатоспрямовані впливи на сусідні біогеоценози; 15) підтримання міжбіогеоценотичних зв'язків на основі обмінних процесів; 16) формування сітьової структури взаємозумовленого існування.

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, взаємодія, 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 та 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 розчленувати субстратний і функціональний підходи, за якими аналіз складу може здійснюватися в статистиці, динаміці, з фіксованими моментами складання, адаптивності та саморегулювання.

Склад будь-якого біогеоценозу, як сукупність індивідів, індивідуальних форм, генотипів різної складності, елементів різних царств живої природи характеризує його індивідуальність, унікальність. Багатоплановий аналіз і осмислення складу біогеоценозів слугує розвитку їхньої загальної теорії.

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

Склад, як результуючий вираз формування та розвитку біогеоценозу, як адаптивна сукупність організмів, може відобразитися таксономічними та екоморфічними спектрами у вигляді зменшуваних рядів, таблиць, графів деревовидної форми, колоно- та колоподібних діаграм (Маленко, 2001; Шанда, 1986).

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

Біохімічна індивідуальність у біогеоценозах проявляється на видовому та організменому (індивіди) рівнях у всіх царствах живої природи: на стадіях (і фазах) онтогенезу, життєдіяльності, життєвості (де вони визначені), в функціонуванні, реакціях і середовищстворенні.

Розмноження модулярних і унітарних організмів, 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 їхніми елементами, проте 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 проявляється 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 перетворення; 5) комбінативна здатність є властивістю будь-якого виду утворювати стійкі поєднання з іншими видами на фоні екологічних і ценотичних факторів, вона має вираз притягання, спряження, пов'язана із сумісним і окремим траплянням видів, відбиває ценотичну роль видів зі зростаючим і зменшуваним траплянням; 6) склад, будова, зв'язки є інтегрованими виразами процесу складання біогеоценозу; 7) склад і будова формується та змінюється так, щоб піки основних життєвих процесів не збігалися, бо ті періоди, коли це має місце, призводять до порушення балансу та елімінації певних видів; 8) склад біогеоценозів у стереоекологічному плані, як система стереоморф (Шанда, 2002), може бути представлений неспорідненими геометричними формами складної просторової організованості, відбиваючи узгодженість зайняття простору та взаємопроникнення щодо форм.

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

Самоорганізація є одним із проявів явищ і 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 попереднього стану. Рухомість складу біогеоценозу характеризує взаємну адаптивність, інтеграцію взаємодій усіх компонентів і елементів.

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

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

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

Оптимальний, інші стани елементів і компонентів біогеоценозів визначаються їхніми генотипічними нормами реакцій на вплив середовища, їхніми ценотичними функціями (значущістю) та потенціальними можливостями. Ценотична роль того чи іншого виду 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 зумовленим станом організму чи ценопопуляції, котрий максимально забезпечує факторіально-ресурсні потреби, відтворення чи збереження екологічних позицій (ценотичної ролі) в біогеоценозі.

Множинність таких оптимумів (для всіх видів) можна припустити тільки гіпотетично. Синекологічний оптимум (як ценотичний) припускає динамічні картини локальних екстремумів з імовірнісним випаданням і наступним відтворенням видів. Хаотизм просторової будови та складу, в межах ценотичного оптимуму, закономірно зумовлює суміщення локальних оптимумів і екстремумів існування, розпадання та відтворення цих сутностей, а, при можливих змінах умов, сприяти їхнім ініціальним функціям щодо докорінних перебудов біогеоценозу.

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) зумовленої. При цьому найбільш вразливі з них можуть обмежувати стабільність та існування угруповання за певної зміни умов, деградуючи в своїй життєдіяльності та випадаючи з траво- чи деревостану. Відповідно до цього уявлення про ауто- і синекологічні амплітуди та

оптимуми тих або інших видів мають бути уточнені. Ці амплітуди, незважаючи на певні умовність, перехідну історичність їхніх визначень і незакінченість обґрунтувань, пояснюють прояви різного рівня стійкості чи утримання екологічних позицій видами в межах коливань напруження, концентрації чи діапазону дії того чи іншого фактору. Синекологічні амплітуди видів є ценотично специфічними. Вони відображають звуження чи розширення потенційної стійкості та потреб щодо факторів і ресурсів того чи іншого виду в біогеоценозі з виокремленим, ізольованим (аутекологічним) станом. Такий стан рослинного організму в природі може бути виявлений у присутності інших видів або модельований експериментально. Аутекологічні 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 біогеоценозу, 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 аутекологічну можливість реалізувати свій біотичний потенціал росту, розмноження, овоєння простору.

Аб- та адаптивні реакції складу біогеоценозу виявляються в змінах: 1) біологічного різноманіття (числа видів у межах кожного царства живої природи; 2) чисельності організмів різних видів; 3) станів життєдіяльності видів; 4) рівнів життєвості; 5) стадій і фаз онтогенезів; 6) функціональних особливостей видів; 7) співвідношень і комбінацій видів.

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

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

Толерантність видів може бути конкретизованою щодо кожного абіотичного чи біотичного фактору. В 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 або інших антропних впливів може характеризувати особливий клас екоморф — антропоекоморфи**, з відповідними анатомо-морфологічними, фізіолого-біохімічними та іншими особливостями.

В широкому наборі антропних факторів складно виділити такі, що б не викликали змін у структурі та функціонуванні організмів і їхніх угруповань. **Можна виділяти види з широкою антропотолерантністю — евриантропоеки та низькою — стеноантропоеки.**

В системно-еволюційному підході антропотолерантність досліджується з позицій загальної теорії адаптацій і преадаптацій з реакціями поліморфізму, гетерогенності, антропоекоморфозів у популяціях рослин, інших організмів. У 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-зумовлені стреси.

Склад біогеоценозів є виразом його адаптаціогенезу та екоморфічності в процесі формування. Ценотипічна роль видів, як конкурентна здатність, є багатозумовленою, залежною від фази та стадії розвитку угруповання. Склад організмів кожного біогеоценозу визначає його таксономічну, екоморфічну, фенетичну, генотипічну 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 біогеоценозів, розвитку нових аспектів їхнього аналізу, особливо на основі розмірнісного, стереобіологічного підходів. Багатство форм біогеоценозів, у межах кожного таксону, має різні просторово-часові вияви їхнього існування та еволюції. В поглибленні екологічних характеристик угруповань організмів, у тому числі рослинних, суттєвими є уявлення про життєві форми та їхні співвідношення.

2.2.2. Життєві форми, їхні прояви, таксономічні та екоморфічні 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, клин, модифікація, раса, екоелемент, екофен, епіморфа, пластодим, феноїд (Быков, 1957; Ригер, 1967). Усі ці поняття: 1) неоднозначно, неальтернативно, з повтореннями та доповненнями тлумачаться різними авторами на основі певних довірливості 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 організми, котрий виявляється фізіономічно, в їхніх морфології, анатомії, фізіології, біохімії та інших пристосувальних ознаках, властивостях, функціях, реакціях, які забезпечують їм існування.

Вчення 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 різні 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 та розвитку за певних умов середовища. З еколого-ценотичних позицій складається судження, що життєві форми історично виникли як пристосування до найбільш повного використання всього комплексу умов місцевиростання та є виразом здатності певних груп рослин до розселення та закріплення на різних територіях. Екологічна група в рослин може відображати пристосування до певного комплексу 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 еволюційно сформувались за певних ґрунтово-кліматичних умов і засвідчують їхні пристосування. Своєрідність тих або інших видів рослин виражається в специфіці їхнього сезонного розвитку та способах щорічного наростання, відновлення. Життєва форма рослин змінюється в онтогенезі та набуває характерних, властивих виду

особливостей тільки в дорослому стані в певних умовах виростання. Є широке та вузьке розуміння поняття «життєва форма»: від уявлень про неї як сукупності популяцій або видів до визнання її як форми тіла, котра властива тільки певному виду, чи, рідше, роду рослин з відповідними типами, класами, підкласами, групами життєвих форм у їхніх межах. Наприклад, у типі «напівчагарники», в класі «пряmostоячі», в підкласі «безрозеточні», в групі «стрижнекореневі» 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 у їхньому зовнішньому вигляді (Алехин, 1935); 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. Бельгардом (1950), — це такі життєві форми рослин, які відображають їхні пристосування до всього біогеоценозу загалом (ценоморфи) чи до окремих його структурних компонентів: до кліматопу — клімаморфи, термотопу — термоморфи, геліотопу — геліоморфи, трофотопу — трофоморфи, гігрологічних умов — гігроморфи.

З позиції 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, що характеризуються різними рухами в часі, — **хроноекоморфами**. До цього слід додати, що Дж. Сімпсон (Северцов, 1987) мав достатньо підстав включати час у число параметрів екологічної ніші. З позицій стереоекології за формами тіл або формами захопленого тілами простору можна виділити особливий тип екоморф — **стереоекоморфи** (Шанда, 2002).

Екоморфи є свідченням різнотипних екологічних адаптацій або можливостей виду, що генотипічно зумовлені. Екологічні модифікації, адаптації чи екади є проявами генотипічної норми реакції виду на ценотичні впливи. Організми кожної популяції відрізняються своїми специфічними будовою та життєдіяльністю, середовищевітвірними,

екологічними функціями, реакціями, адаптаціями, тому можуть бути визначені як різні екотиби чи життєві форми.

В теорії складу рослинних угруповань система екоморф О. Л. Бельгарда (1950) дає можливість, певною мірою, різнобічно характеризувати види рослин, насамперед за їхньою ценоморфністю.

Будь-який вид, як ценоморфа, може бути визначений різною екоморфністю. Гігоморфи деталізовано класифікуються як ксерофіти (Ks), ксеромезофіти (KsMs), мезоксерофіти (MsKs), мезофіти (Ms), мезогірофіти (MsHg), гігомезофіти (HgMs) і гірофіти (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 облгатні світлолюбні рослини — геліофіти (He), факультативні, світлолюбні рослини — сціогеліофіти (ScHe), геліосціофіти — факультативні тіньові рослини (HeSc), сціофіти — облгатні тіньові види (Sc).

Усю різноманітність екоморф у межах тих або інших ценоморф (як, наприклад, пратанів) можна звести в періодичну типологічну систему, узявши як періоди ценоморфність, геліоморфність, а як підперіоди гігро- і трофоморфність (табл. 2.2.2.1). Пратанти, на фоні тільки одного періоду геліоморфності, мають достатньо великі розбіжності в комбінаціях трофо- і гігоморфності, що широко відображає їхні екологічні можливості. Наведений фрагмент типологічної екоморфічної періодичної системи пратантів принципово показує можливості 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.

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

Таблиця 2.2.2.1

Принципова схема (фрагмент) періодичної типологічної системи екоморф (праганти)

| Гіпоморфи | Ценоморфи | | | | | | | | Геліоморфи |
|-----------|------------|--------------|--------------|------------|--------------|--------------|------------|------------|------------|
| | Праганти | | | | | | | | |
| Ks | KsOgTr | KsOgMsTrHe | KsMsOgTrHe | KsMsTrHe | KsMsMgTrHe | KsMgMsTrHe | KsMgTrHe | KsMgTrHe | He |
| KsMs | KsMsOgTr | KsMsOgMsTrHe | KsMsMsOgTrHe | KsMsMsTrHe | KsMsMsMgTrHe | KsMsMgMsTrHe | KsMsMgTrHe | KsMsMgTrHe | |
| MsKs | MsKsOgTr | MsKsOgMsTrHe | MsKsMsOgTrHe | MsKsMsTrHe | MsKsMsMgTrHe | MsKsMgMsTrHe | MsKsMgTrHe | MsKsMgTrHe | |
| Ms | MsOgTr | MsOgMsTrHe | MsMsOgTrHe | MsMsTrHe | MsMsMgTrHe | MsMgMsTrHe | MsMgTrHe | MsMgTrHe | |
| MsHg | MsHgOgTr | MsHgOgMsTrHe | MsHgMsOgTrHe | MsHgMsTrHe | MsHgMsMgTrHe | MsHgMgMsTrHe | MsHgMgTrHe | MsHgMgTrHe | |
| HgMs | HgMsOgTr | HgMsOgMsTrHe | HgMsMsOgTrHe | HgMsMsTrHe | HgMsMsMgTrHe | HgMsMgMsTrHe | HgMsMgTrHe | HgMsMgTrHe | |
| Hg | HgOgTr | HgOgMsTrHe | HgMsOgTrHe | HgMsTrHe | HgMsMgTrHe | HgMgMsTrHe | HgMgTrHe | HgMgTrHe | |
| | OgTr | OgMsTr | MsOgTr | MsTr | MsMgTr | MgMsTr | MgTr | MgTr | |
| | Трофоморфи | | | | | | | | |

М. В. Тимофеев-Ресовський, М. М. Воронцов, О. В. Яблоков (1969) відзначали, як приклад алогенезу, на рівні класу, розвиток магнолофітів, 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. Екоелемент у рослин визначається: 1) морфологічно (будова та розміри тіла, тип гілкування); 2) фізіологічно (відношення до субстратів, ґрунтів, ритми життєдіяльності); 3) особливостями росту та розвитку. Поняття «екоелемент» характеризує морфобіологічні групи організмів, подібно реагуючих на середовище. Воно близьке до терміну «ізореагент» К. Раункієра (Завадський, 1968).

Екотип у рослин визначається як: 1) генетично та фізіологічно відмежовані екологічні біотиби в межах ековиду, пристосовані до певних умов середовища (Ригер, 1967); 2) елементарна одиниця генетичної структури популяції чи локальна екологічна раса (Завадський, 1968); 3) екологічна форма виду (Шмальгаузен, 1969); 4) адаптивна раса (Грант, 1980); 5) об'єднання близьких життєвих форм або екологічна раса чи особини одного виду, що пристосовані до певних умов і мають подібні, екологічно зумовлені спадкові ознаки (Реймерс, 1990); 6) морфологічно різні екотипи можуть виділятися як підвиди (Реймерс, 1990).

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

Ековид (Ригер, 1967) є групою екотипів, які генетично близькі між собою, проте за певних умов середовища можуть виділятися

як окремий вид. Біотип є: 1) елементарною одиницею генетичної структури популяцій, або групою організмів, які мають майже тотожні генотипи та фенотипічно відрізняються від інших у популяції (Завадський, 1968); 2) комплексом фенотипів, які належать до певного генотипу — елементарний вид за Г. де Фрізом, геновид за К. Раункієром, гомогенний сингамеон за Дж. Лотсі (Ригер, Михаелис, 1967); 3) сукупністю особин у популяції, котрі близькі генотипічно та фенотипічно (Шмитхьюзен, 1966; Реймерс, 1990); 4) синонімом життєвої форми (Реймерс, 1991). Екада — це: 1) пристосована до екологічних умов форма, що виникла в результаті селективного впливу зовнішнього середовища (Ригер, Михаелис, 1967); 2) група адаптивних модифікантив (Завадський, 1968). Поняття «екада» є близьким до терміну «акомодат», який вживається для 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 і фізіолого-біохімічних модифікаціях. Норма реакції за О. С. Северцовим (1987) визначає межі, в котрих може змінюватися фенотип без зміни генотипу, тобто це адаптивне реагування генотипу, а морфози (що імітують мутації) є неадаптивними, неспадковими реакціями.

Біоморфа та її вирази — епіморфа, фенлід (Быков, 1988) — це: 1) синоніми життєвої форми (Миркин, 1983; Реймерс, 1990); 2) сутність, 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 середовищеві особливості, котрі виникли в процесі природного добору в певних умовах зовнішнього середовища. Екодим (Ригер, 1967) — це група певної таксономічної категорії, пов'язана з певним специфічним середовищем. Еоклин (Ригер, 1967) — це внутрішньовидові варіації, що виникають у результаті реакції на різні умови екологічних зон, які входять в ареал виду. Клин (клина) є: 1) збільшенням або зменшенням частоти фенотипів (або відповідних алелів) у вигляді градієнту якоїсь географічної лінії (Ригер, 1967); 2) уся гамма переходів від одного крайнього варіанту ознаки до іншого (Майр, 1968, Мауг, 1979); 3) поступова зміна ценооекосистем, ценопопуляцій або виду в зв'язку з градієнтами екологічних факторів. До еоклинів відносяться також

екологічні ряди (Быков, 1988), як поступові морфологічні зміни, що відповідають екологічному градієнту. Топоклини характеризують варіації, залежні від кліматичних або 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, що пристосовані до різних осередків ареалу того чи іншого виду. Б. О. Биков (1988) ототожнює екологічну расу з екотипом. Е. Майр (1974) відмічає, що поліморфні варіанти (морфи) є генетично зумовлені 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 фактору чи всього середовища загалом.

Екофенотип (Майр, 1974) окреслює сукупність ознак і властивостей рослинних організмів, які формуються на фоні екологічних умов. У такому розумінні термін «екофенотип» близький до поняття «екодим», «топодим», «пластотип» (Ригер, 1967), які характеризують групу фенотипічно відмінних особин одного таксону в конкретному середовищі.

Загалом спорідненість, паралелізм визначень формотвірного 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, 1968) для позначення індукованих, неспадкових, але подібних мутаційним, змін у 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 ємність»** з абсолютним кількісним або відносним (%) визначенням

числа екоморф тієї чи іншої групи (Маленко, 2001). 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 біогеоценології. 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) чи 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 їхнього опису та визначення. Одні й 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, встановлення 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. В 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, а, суб'єктивно, — від принципів і підходів до 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 та 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.

В 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 цих угруповань та перспективи їхнього регулювання людиною.

Екоморфічна ємність будь-якого таксону є показником його екологічних, адаптивних можливостей. Такі екологічні потенції є еволюційно зумовлені та спадково визначаються: 1) екологічним спектром, тобто такою інтегрованою сукупністю екологічних амплітуд, яка розширює чи звужує його екологічні валентності; 2) географічним поширенням; 3) межами чи об'ємом екологічної пластичності, тобто екологічним поліморфізмом (ековиди, екотипи, 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 або 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 (екадами, екофенами). **Таксономічно близькі види, роди, родини можуть визначатися гомологічними рядами екоморф і екологічних**

модифікацій. Екоморфозна, екадна чи екофенна ємність будь-якого виду характеризує його генотипічні норми реакцій.

У теорії різнорівневої дискретності структури рослинних угруповань аналіз їхнього складу може бути розширений шляхами переосмислення суті та вираження їхніх екологічних і таксономічних спектрів, деталізації характеристик таксонів і життєвих форм, які їх складають. 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 та таксономічної структурованості угруповань; 2) середовищевірних функцій видів і угруповань; 3) ролі угруповань у зональному ландшафті; 4) можливих їхніх змін; 5) потенційних можливостей угруповань при змінах середовища; 6) їхньої здатності протистояти натиску іммігруючих видів або тих, які інтенсивно розмножуються та поширюються.

Екоморфічний і таксономічний спектри можуть бути представлені як спряжений, подвійний ряд числових співвідношень таксонів і специфічних (за принципом їх визначення) життєвих форм рослинного угруповання. Вони є природною, не жорстко детермінованою системою характеристики угруповань. Має сенс теоретичне та практичне розчленування екоморфічного та таксономічного спектрів як подвійних рядів, з яких один є багатоваріантним, а другий — обмеженим у наборі компонентів.

Рослинні таксони та різні життєві форми можуть складати різні 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, в тому числі імітувати екологічні піраміди чисел, біомас, енергії, якщо дотримується принцип послідовного зменшення чи 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 і спектрів тих екоморф, які складають рослинні угруповання на різних стадіях (і фазах) сингенезу, має сенс у теоретичному та прикладному відношеннях.

Екологічна характеристика складу рослинного угруповання тільки за певними, основними екоморфами значно звужує поле його екологічного аналізу, проте, на наш погляд, дає цілком надійну відносно, 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, багатосемним завданням, але таким, яке поглиблює та розширює уявлення про їхній екологічний склад і перспективи їхнього регулювання людиною.

Склад організмів кожного угруповання визначається його еко-, фено-, генофондами. Елементи всіх рівнів організованості складу певним чином пов'язані між собою. Принцип урахування певної спорідненості таких груп, на основі суміжності ємностей, фондів, об'ємів, служить розширенню осмислення складу біогеоценозів, розвиткові 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.

2.2.3. 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 середовищотвірного фактору та сутності, що визначає форму різних тіл живої природи, на різних рівнях її організованості, є полем такого відгалуження біологічної науки, як стереобіологія — всеохоплюючої галузі біологічних знань, яка вивчає особливості просторової будови всіх структур живого, роль простору в їхньому існуванні та еволюції. **Стереобіологія** — це

фундаментальна та універсальна система наук, проблематику котрої 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 (розмірностях, протяжностях, об'ємах, масах, просторовій орієнтації, множинності складових, рухомості, дисиметриях, змінах), **безперечно, мають різні гомології та аналогії, лінійні та нелінійні залежності.**

Всім 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 проблемою доцільності форм і розмірів тіл у рослин, тварин (Холдейн, 1976; Шмидт-Ниельсен, 1987), архітектонікою рослин (Раздорский, 1955) 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) все 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 шляхів осмислення біологічної сутності та визначення закономірностей біологічної організованості, особливо на фоні еволюційно сформованих або середовищно модифікованих форм і утворень. Відповідно цьому в **загальній екологічній морфології**, на нашу думку, можливо виділити **стереоекологію чи екологічну стереометрію**, проблематику котрих 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 фактору, на клітинному, організменному, екосистемному рівнях, вплив просторової форми** організмів, їхніх органів, частин або освоєного простору на життєдіяльність, розвиток, еволюцію. На організменному рівні стереоекологія визначає відповідність і зміни форми тіла, його частин, органів їхній масі, об'єму, функціям залежно від екологічних факторів. Поля бачення стереобіогеоценології є значно ширшими.

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 зумовленості. Вона може бути диференційована подібно загальній стереобіології.

Простори, захоплені різними, біологічно близькими чи віддаленими тілами, можуть виявляти подібність або спорідненість форм. Порівняльна та кількісна стереоморфологія використовує, як свої вихідні підходи, образи чи уподібнення просторових форм стереометричним фігурам, методи чи способи обчислення площ їхніх поверхонь, перерізів або цілих, взаємо проникаючих об'ємів. Об'єми певних ізольованих тіл (організмів, їхніх частин, органів, плодів) можуть бути фізично чи 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 зумовлена нормою реакції генотипу. Оскільки габітус, форми тіла багатьох видів рослин можна звести усереднено до певних типів геометричних

фігур або уподібно — до їхніх різних варіацій і комбінацій (прямо чи обернено конусо-, пірамідально-, куле-, циліндро-, сфероїдо-, скіпетро-, булаво-, зонтикоподібні тощо) то, цілком логічно, ввести в ряд екоморф (Бельгард, 1950) **термін «стереоморфа», як особливу просторову характеристику тих видів, яким вона забезпечує утримання екологічних позицій** у певних 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 в 1939 році описав (Алехин, 1986) архітектурні особливості та форми (в нашому розумінні стереоморфи) стрижнекорневих рослин степу, виділивши шість типів, серед яких три мали життєву кулевидну форму — «перекотиполя». Аналізуючи екологічну та ценотичну значущість цієї форми, котру 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 «перекоти-поле» властиві видам: *Ceratocarpus arenarius* L., *Salsola kali* L., *Centaurea diffusa* Lam., *Falcaria vulgaris* Moenoh., *Gypsophila paniculata* L., *Phlomis pungens* Wieel, *Eringium campestre* L., *Crambe tataria* Sebeok. та іншим.

Різномаїття стереоморф інтегрується в складанні біогеоценозів, забезпечує формування їхніх специфічних середовищ, ефективне 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.

В межах одного біогеоценозу, на фоні розбіжностей абіотичних і біотичних умов (екотони, меротопи, мікро- і нанонеоднорідність, мозаїчність, розташування та щільність рослин), один і той же 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 тощо, залежно від того, що змінило їхню видоспецифічну форму.

Стереоекоморфи, як особливі життєві форми, слугують у якості об'єктивних характеристик усього біогеоценозу загалом. Гомологічність

стереокоморф, незалежно від таксономічної належності, суміщається при просторовому аналізі з виявами гігантизму, карликовості, плагиотропності, дисиметрії, неотенії.

В межах таксономічно близьких видів можна виявити подібні стереоморфи, які складатимуть гомологічні ряди. Наприклад, форма та будова тіла багатьох тонконогових (*Poaceae L.*) є більш або менш наближеними, а в межах родини айстрових (*Asteraceae L.*) більш стереоморфічно близькими є форми певних родів.

Р. Фулі (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 аллометрії, тобто галузі, що описує зміни пропорцій тіла при змінах його розмірів. Аллометричний ріст визначає зміни форми тіла внаслідок різної швидкості зростання його окремих частин. Залежності розмірів тіла та форми достатньо пояснюється 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 аллометричні залежності, проте загальний принцип взаємозв'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. Фулі (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, трофічних ланцюгах, сітях і на масу головного мозку.

Використання апарату стереометрії, нарисної, аналітичної, диференціальної геометрії та топології для опису різних біологічних тіл дасть 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, які 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 ЕОМ 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 з стереобіологічних позицій. Стереоекологія біогеоценозів є гілкою їхньої загальної екології, що вивчає: 1) роль простору в їхньому складанні, функціонуванні та розвитку; 2) їхні просторові форми та складаючих елементів і компонентів; 3) диференціювання простору ними освоєного.

Біогеоценози — це особливі природні тіла, що формуються внаслідок захоплення тілами організмів певних частин атмосфери, ґрунтів і материнської породи. 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 бачити в 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, модифікуючі та регулюючі будову біогеоценозу, можуть описуватися з різних позицій загальної екології екосистем, факторіальної та популяційної екології.

Склад біогеоценозу може уявлятися як сукупність стереоморф, стереоморфозів 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. Все це об'єктивно формує та створює також невизначено велику множину різноманітних просторових ніш.

Будова є виразом нестабільної, адаптивної, функціональної організованості біогеоценозу, залежної від багатьох внутрішніх і зовнішніх чинників, різної природи та сили (концентрації, напруженості, діапазону) дії, просторовим устроєм, сформованим тілами організмів різних царств живої природи, серед яких сутнісна та фізіономічна роль належить рослинам різних форм, що визначають контури біогеоценозу. Неймовірно складні верхня та нижня (підземна), бічні (надземна та підземна) топографічні поверхні рослинного угруповання не піддаються

описам. «Зліпки» цих поверхонь є сутнісно індивідуальними для кожного біогеоценозу.

Будова, як стереометрична система, відзначається відповідними ценотичними ефектами модифікації форм тіл живих організмів у залежності від ресурсів біогеоценозу, щільності розміщення організмів, збудованих змін, генотипічної норми реакції щодо форми тіла в межах кожного виду.

Будова, як підсистема структури, відзначається своєю активністю в формуванні та розвитку біогеоценозу, з реакціями спрощення, ускладнення, поповнення, відновлення, заміщення на всі збудовані впливи. Вона є інтегрованою функцією його складу, взаємодій з якісними та кількісними ефектами та широко опрацьована на основі планіметричних уявлень горизонтального розміщення складових тіл та вертикальної членованості біогеоценозу у вигляді одно площинних зрізів під різними кутами. Зрізи та перерізи рослинного угруповання, як об'ємного цілого, дають множинні калейдоскопічні картини залежностей від кутів нахилу. Гілкова та листова мозаїка можуть фіксуватися в різних проєкціях і зрізах будови біогеоценозу та накладатися на його планіметричні, горизонтальні та вертикальні картини.

Компонентами будови є різнорівневі поєднання організмів: 1) на симбіотичній або паразитарній основі при епіоїкії (обростання дерев, рідше чагарників, мохами та лишайниками), чи при екзопаразитизмі грибів або паразитних рослинних форм; 2) на безконтактній і контактній основах при взаємопроникненні чи зростанні рослин і їхньому контактуванні з організмами різних царств живої природи.

Будова біогеоценозу характеризується більш або менш фіксованими тілами рослинних організмів, по різному рухомих форм тварин, локалізацією мікроорганізмів і грибів у горизонтальному і вертикальному поширенні. Рослинне угруповання біогеоценозу, з яким пов'язані організми інших царств живої природи, визначаються складною організованістю з елементами хаосу, що зумовлюється невпорядкованістю, різноманітним розташуванням рослинних тіл і їхніх органів. Хаотизмом відзначаються постійні переміщення тваринних видів у пошуках комфортних умов, корму, уникнення несприятливих факторів тощо. Уявлення про багатозначність хаосу угруповань організмів розглядаються як прояви системності, закономірності якої невідомі. Як для системи так і для хаосу закономірними є явища структурованості, дискретності, функціональної організованості.

Живі організми утворюють різні просторові системи: 1) аеропланктон або аерофон (вільно дифундуючі в атмосфері під впливом вітру, гравітаційних сил і електромагнітних полів комплекси спор, пилку, бактерій тощо); 2) епібіофон (сукупність наземних організмів); 3) едафон (живе населення ґрунту). Одномоментно фіксовані та нефіксовані просторові положення тіл організмів різних царств живої природи характеризують динамічну будову біогеоценозу. Рухомі тваринні організми є особливими тілами в будові біогеоценозів, у яких вони постійно, періодично чи епізодично виконують свої функції консументів і, частково, біоредукентів (сапрозоїв, копро- та некрофагів тощо), будучи як споживачами одних, так й ресурсами для інших.

Біогеоценоз, як елементарна структурна та функціональна одиниця (ланка) біосфери, в своїй будові структурований так само, як і вона сама. Він включає біотичне тіло у вигляді біоценозу, біокосні тіла (приземну атмосферу та ґрунт), необіогенне тіло у вигляді органічних решток, які розкладаються, може включати палеобіогенне тіло у вигляді органічних підстилаючих осадових порід карбоно-кремніевого походження (вапняки, мул), косне тіло материнські породи. Живі організми можуть достатньо глибоко проникати у неї, наприклад, корені дубу та сосни — до 20–30 м, корені люцерни посівної — до 69 м, дощові черви — до 8,5 м, кроти — до 5,3 м, гризуни — до 5–10 м. Г. Ф. Мірчинк (1934) називав байбака-тарбагана кращим геологом Забайкалля, тому що його нори оточуються «колекціями» гірських порід, здобутих з глибини декількох метрів. Завдяки викидам землерийв у верхні шари ґрунту попадають первинні, невивітрені мінерали, що, розкладаючись, залучаються в геохімічні цикли.

Вертикальна ярусність біогеоценозу, з позицій стереометрії, має розглядатися як сукупність стратиграфічно комплексних, накладених одна на одну геометричних фігур, які відрізняються будовою, складом організмів, біомасою та функціональною значністю, що принципово виражено Ю. П. Бялловичем (1989) в уявленнях про біогоризнти. Проте, відповідно наземній і підземній ярусності, на наш погляд, у біогеоценозах слід виділяти епі- та гіпогоризнти. За стереометричним баченням біогеоценозів екотони (екотонотопи) можуть розглядатися як об'ємні зони їхнього взаємопроникнення.

Будова може визначатися як мозаїка індивідуальних просторів різних тваринних видів. Рухомі тваринні види є нестабільно фіксованими елементами будови.

В теорії будови біогеоценозу, з точки зору врахування його певної складності, до елементів і компонентів можна віднести тіла

організмів, які відмерли але не втратили своїх просторових форм (сухі деревні та чагарникові рослини, трупи, скелети тварин) до повного їхнього посмертного розкладання, а також матеріальні форми фабричної діяльності організмів (нори, мурашники, гнізда тощо). Такі елементи та компоненти можуть достатньо довго існувати, визначати фізіономічність біогеоценозу. Рештки рослин і побудови тварин, які тривалий час просторово зберігаються, можуть виконувати різні функції. Загалом, фізіономічність наземних біогеоценозів визначає рослинне угруповання (фітоценоз), складене рослинами різних форм росту, розмірів.

На фоні рослинного угруповання організми інших царств живої природи розподіляються неупорядковано, залежно від рослин, якими користуються для корму та розміщення та особливостей ґрунту.

Розгалужені тіла багатьох рослинних організмів, їхні внутрішньотілесні та зовнішні приорганізменні простори складають невизначене число пов'язаних між собою просторових ніш, які можуть використовуватися ними та іншими вилами. Приорганізменні рослинні простори відзначаються різною ємністю та специфічністю. Різні рівні розгалужень тіл рослин є глибоко індивідуальними та, в багатьох випадках, — ендоспецифічними. Різноспрямовані стебла, гілки, листові архітектоніки рослин, композиції та комбінації їхнього розташування, рух тварин і, загалом, неупорядковане розміщення в природних біогеоценозах організмів різних царств живої природи є свідченням хаосу. Міжлистяні, міжстеблові та міжгілкові простори трав, чагарників, дерев є множинними, не піддаються описам і обліку в своїй багатоманітності та хаотичній організованості. Вони насичені леткими речовинами, виділюваними рослинами, супутніх епіфітних видів і, загалом усього біогеоценозу.

Функціональне значення розчленування чи компактування тіл багатьох організмів різних царств живої природи є видоспецифічним і недостатньо з'ясованим у біогеоценозах.

Зміни, модифікації тіла рослин у траво- та деревостанах є нормою їхнього існування, коли не реалізується взаємозумовлена, фенотипічна просторова потужність або можливість індивіду.

Стереометричне бачення існування, життєдіяльності розвитку біологічних видів, включаючи їхні форми та об'єми тіл, дозволяє розглядати простір, як фактор і ресурс.

Простір біогеоценозу, як ресурс, неоднозначно, по-різному використовується біологічними видами в їхньому онтогенезі. Простір є специфічним ресурсом життєдіяльності біологічного виду, включаючи

форму, об'єм тіла та його оточення. Об'єм простору, який займає організм, залежить від його розмірів, маси та активності. Форма тіла, як обриси захоплення простору, є виразом генотипічної норми реакції організму. Функціональна організованість та морфологічна розчленованість рослинного тіла генотипічно визначається та екологічно (ценотично) реалізується. Простір може розглядатися також як об'єм взаємодій організмів. Фізіологія та біохімія ізольованих рослин і їхніх груп мають відмінності зумовлені формою тіла. Просторові зв'язки — витіснення, взаємопроникнення, покриття, видозміни тіл, затінення, заміщення тіл, контактування поверхонь, епіойкія характеризують рослинне угруповання.

Середовищеві функції організмів є видо- та індивідуально специфічними. Вони є онтогенетично залежними, визначаються різними генотипічними нормами реакцій на фоні окремих екологічних факторів або певного їхнього комплексу.

Крайовий ефект може розглядатися для біогеоценозів не тільки в горизонтальному, але й вертикальному відношеннях. Надземна та підземна частина біогеоценозу виявляють крайові ефекти. Верхівки рослин на межі з атмосферою мають анатомо-морфологічні відмінності. Те ж саме стосується корневих систем — розгалужені кореневі системи у кінцевому, крайовому нижньому горизонті мають глибинний вираз, який відрізняє їхній стан, розвиток і поширення в поверхневих і середніх частинах профілю ґрунту.

В будові біогеоценозу, в процесі його функціонування та розвитку, здійснюється добір ценотолерантних, адаптивних просторових комбінацій і композицій видів, формування їхньої оптимальних організованості та стану організмів, перерозподіл просторів окремих видів, забезпечення урівноваженості біогеоценотичних елементів і компонентів.

Всі картини вертикальної та горизонтальної будови біогеоценозів засвідчують складну множинну візерункуватість, 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 внутрішньо зумовленої 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.

Ємність тіла біогеоценозу не є монолітною, а різнорівнево вертикально та горизонтально диференційованою з невизначено великою кількістю просторових ніш, які постійно змінюють свою конфігурацію під впливом життєдіяльності живих організмів, росту, змін у 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 біогенними, 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 багато факторіальної зумовленості.

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 з середовищ життя, просторові частини його відрізняються фізико-хімічними властивостями, складом, зв'язками, динамічністю. Біогеоценоз є: 1) виразом взаємозумовленого існування своїх елементів і компонентів; 2) множиною тіл, складаючих його елементів з різними рівнями варіативності форм і поверхонь, розмірів, статичності та динамічності.

Біогеоценоз — це простір, диференційований сукупністю живих організмів. Він, як певний об'ємний витвір природи, парцелярно членований 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 свої 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, біогенними, біокосними, косними складними стереоелементами та компонентами на основі їхнього розсіювання, контактування, перекриття, взаємопроникнення з вільними просторовими нішами, що мало піддаються описам, визначенням, моделюванню і є нестабільними в 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 зображуватися вертикальними та горизонтальними площинними, планіметричними (одновимірними) проекціями, як пропонував В.В.Альохін (1986) для фітоценозів. Відповідні цьому **горизонтальні та вертикальні перетини (перерізи) через всю товщу рослинного угруповання** під певними кутами, дають невизначено велику множину площинних проекцій картин стереобудови. Кожний такий перетин позначає 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.

Стереоекологічні 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 з статичними чи динамічними картинами загальної будови.

Вертикальна шаруватість біогеоценозу як в 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, не дивлячись на їхню належність до певних типів зональної рослинності.

Уявна (можливо, 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. Всі тіла, складаючи 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 тіл організмів, які складають угруповання, недостатньо з'ясована. Очевидно, стереоморфічність 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, аеро- та едафонів як поліфункціональних підсистем.

Ознаками будови біогеоценозу є: 1) невизначено складні стереометричні форми тіл складаючих елементів і компонентів; 2) розмірність (в 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) різна 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 захопленого ними простору в період вегетації чи спокою.

Умови формування, існування, функціонування та розвитку біогеоценозу визначають ряснота, щільність, трапляння, 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 проникнення 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 достатньо мало уявну теоретично і практично маловивчену, в цьому плані, картину динамічної будови рослинних угруповань і всього біогеоценозу.

В теорії будови рослинних угруповань можна використати формалізацію, при застосуванні певних символів, для позначення типів горизонтальної та вертикальної будови, їхніх станів, факторіальної зумовленості, прояву змін. Горизонтальна будова може бути

структурована таким чином: недиференційована (а), мало- (b), помірно- (с), складно- (d) диференційована. Типи вертикальної будови можуть бути показані як одно (е), дво (р), три (q), багато (h) ярусні. В динаміці, як горизонтальна так і вертикальна будови проявляються 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 їхньої синхронної чи асинхронної динаміки чи відносної статичності (табл. 2.2.3.1), де в як періодів вибрані типи горизонтальної та вертикальної будови, а підперіодами є характеристики змін або їхня відсутність. Подібним чином можна побудувати ще одну швидкісно-факторіальну періодичну типологічну систему (табл. 2.2.3.2) в якій підперіодами є факторіальна обумовленість (f_1 — мало, f_2 — помірно, f_3 — сутнісно діючі фактори на зміни будови рослинного угруповання) та швидкість таких змін (v_1 — незначна, v_2 — помірна, v_3 — значна). В цих періодичних системах кожний тип горизонтальної будови комбінується з різними типами вертикальної будови, їхніх стану, факторіальної обумовленості та швидкості змін. Наприклад, формули azez (табл. 2.2.3.1) показує зміни горизонтальної та вертикальної будови синхронно до спрощення, bsqx відображає асинхронність в 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. 2.2.3.2) описує незначні впливи факторів середовища та швидкості змін горизонтальної та вертикальної будови.

Все 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.

На організменному, 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 (Чорнобривенко, 1956; Шанда, 1971), а також роль конфігурації площі живлення окремих видів у взаємовідносинах рослин (Шанда, 1969).

Таблиця 2.2.3.1

Періодична динамічно-статична типологічна система загальної будови рослинних угруповань

| Типи будови | | | | | | | | | | | | | |
|---|--------------------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------------------------------------|---|
| Горизонтальна будова | Вертикальна будова | | | | | | | | | | | Зміни в часі горизонтальної будови | |
| | e | | | p | | | q | | | h | | | |
| a | azez | azex | azes | azpz | azpx | azps | azqz | azqx | azqs | azhz | azhx | azhs | z |
| | axez | axex | axes | axpz | axpx | axps | axqz | axqx | axqs | axhz | axhx | axhs | x |
| | asez | asex | ases | aspz | aspx | asps | asqz | asqx | asqs | ashz | ashx | ashs | s |
| b | bzez | bzex | bzes | bzpz | bzpx | bzps | bzqz | bzqx | bzqs | bzhz | bzhx | bzhs | z |
| | bxez | bxex | bxes | bxpz | bxpx | bxps | bxqz | bxqx | bxqs | bxhz | bxhx | bxhs | x |
| | bsez | bsex | bsec | bspz | bspx | bpsp | bsqz | bsqx | bsqs | bshz | bshx | bshs | s |
| c | czez | czex | czes | czpz | czpx | czps | czqz | czqx | czqs | czhz | czhx | czhs | z |
| | cxez | cxex | cxes | cxpz | cxpx | cxps | cxqz | cxqx | cxqs | cxhz | cxhx | cxhs | x |
| | csez | csex | csec | cspz | cspx | csps | csqz | csqx | csqs | csHz | csHx | csHs | s |
| d | dzez | dzex | dzes | dzpz | dzpx | dzps | dzqz | dzqx | dzqs | dzhz | dzhx | dzhs | z |
| | dxez | dxex | dxes | dxpz | dxpx | dxps | dxqz | dxqx | dxqs | dxhz | dxhx | dxhs | x |
| | dsez | dsex | dsec | dspz | dspx | dspz | dsqz | dsqx | dsqs | dshz | dshx | dshs | s |
| | z | x | s | z | x | s | z | x | s | z | x | s | |
| Зміни в часі вертикальної будови | | | | | | | | | | | | | |

Примітка: пояснення в тексті.

Періодична динамічно-факторіальна типологічна система загальної будови рослинних угрупувань

| Горизонтальна будова | | Типи будови | | | | | | | | | | | | | | | Факторіальна обумовленість змін |
|----------------------|--------------------------------|--------------------------------|--------------------------------|--------------------------------|--------------------------------|--------------------------------|--------------------------------|--------------------------------|--------------------------------|--------------------------------|--------------------------------|--------------------------------|----------------|--|--|--|---------------------------------|
| | | Вертикальна будова | | | | | | | | | | | | | | | |
| e | | p | | | | | q | | | | | h | | | | | f ₁ |
| a | ae ₁ v ₁ | ae ₁ v ₂ | ae ₁ v ₃ | ap ₁ v ₁ | ap ₁ v ₂ | ap ₁ v ₃ | aq ₁ v ₁ | aq ₁ v ₂ | aq ₁ v ₃ | ah ₁ v ₁ | ah ₁ v ₂ | ah ₁ v ₃ | f ₂ | | | | |
| | ae ₂ v ₁ | ae ₂ v ₂ | ae ₂ v ₃ | ap ₂ v ₁ | ap ₂ v ₂ | ap ₂ v ₃ | aq ₂ v ₁ | aq ₂ v ₂ | aq ₂ v ₃ | ah ₂ v ₁ | ah ₂ v ₂ | ah ₂ v ₃ | | | | | |
| | ae ₃ v ₁ | ae ₃ v ₂ | ae ₃ v ₃ | ap ₃ v ₁ | ap ₃ v ₂ | ap ₃ v ₃ | aq ₃ v ₁ | aq ₃ v ₂ | aq ₃ v ₃ | ah ₃ v ₁ | ah ₃ v ₂ | ah ₃ v ₃ | | | | | |
| b | be ₁ v ₁ | be ₁ v ₂ | be ₁ v ₃ | bp ₁ v ₁ | bp ₁ v ₂ | bp ₁ v ₃ | bq ₁ v ₁ | bq ₁ v ₂ | bq ₁ v ₃ | bh ₁ v ₁ | bh ₁ v ₂ | bh ₁ v ₃ | f ₁ | | | | |
| | be ₂ v ₁ | be ₂ v ₂ | be ₂ v ₃ | bp ₂ v ₁ | bp ₂ v ₂ | bp ₂ v ₃ | bq ₂ v ₁ | bq ₂ v ₂ | bq ₂ v ₃ | bh ₂ v ₁ | bh ₂ v ₂ | bh ₂ v ₃ | | | | | |
| | be ₃ v ₁ | be ₃ v ₂ | be ₃ v ₃ | bp ₃ v ₁ | bp ₃ v ₂ | bp ₃ v ₃ | bq ₃ v ₁ | bq ₃ v ₂ | bq ₃ v ₃ | bh ₃ v ₁ | bh ₃ v ₂ | bh ₃ v ₃ | | | | | |
| c | ce ₁ v ₁ | ce ₁ v ₂ | ce ₁ v ₃ | cp ₁ v ₁ | cp ₁ v ₂ | cp ₁ v ₃ | cq ₁ v ₁ | cq ₁ v ₂ | cq ₁ v ₃ | ch ₁ v ₁ | ch ₁ v ₂ | ch ₁ v ₃ | f ₁ | | | | |
| | ce ₂ v ₁ | ce ₂ v ₂ | ce ₂ v ₃ | cp ₂ v ₁ | cp ₂ v ₂ | cp ₂ v ₃ | cq ₂ v ₁ | cq ₂ v ₂ | cq ₂ v ₃ | ch ₂ v ₁ | ch ₂ v ₂ | ch ₂ v ₃ | | | | | |
| | ce ₃ v ₁ | ce ₃ v ₂ | ce ₃ v ₃ | cp ₃ v ₁ | cp ₃ v ₂ | cp ₃ v ₃ | cq ₃ v ₁ | cq ₃ v ₂ | cq ₃ v ₃ | ch ₃ v ₁ | ch ₃ v ₂ | ch ₃ v ₃ | | | | | |
| d | de ₁ v ₁ | de ₁ v ₂ | de ₁ v ₃ | dp ₁ v ₁ | dp ₁ v ₂ | dp ₁ v ₃ | dq ₁ v ₁ | dq ₁ v ₂ | dq ₁ v ₃ | dh ₁ v ₁ | dh ₁ v ₂ | dh ₁ v ₃ | f ₁ | | | | |
| | de ₂ v ₁ | de ₂ v ₂ | de ₂ v ₃ | dp ₂ v ₁ | dp ₂ v ₂ | dp ₂ v ₃ | dq ₂ v ₁ | dq ₂ v ₂ | dq ₂ v ₃ | dh ₂ v ₁ | dh ₂ v ₂ | dh ₂ v ₃ | | | | | |
| | de ₃ v ₁ | de ₃ v ₂ | de ₃ v ₃ | dp ₃ v ₁ | dp ₃ v ₂ | dp ₃ v ₃ | dq ₃ v ₁ | dq ₃ v ₂ | dq ₃ v ₃ | dh ₃ v ₁ | dh ₃ v ₂ | dh ₃ v ₃ | | | | | |
| | V ₁ | V ₂ | V ₃ | V ₁ | V ₂ | V ₃ | V ₁ | V ₂ | V ₃ | V ₁ | V ₂ | V ₃ | | | | | |
| Швидкості змін | | | | | | | | | | | | | | | | | |

Примітка: пояснення в тексті.

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. В 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.

В біогеоценологічних дослідженнях значущість безпосередньої просторової складності організмів і угруповань щодо захопленого тілами простору, невизначеної множинності вільних просторових ніш, форми ємності, орієнтації, протяжності простору угруповання мало теоретично та практично опрацьовані.

Універсальність стереобіології, стереоекології та стереобіогеоценології, їхнє можливе проникнення в дослідження різних рівнів організованості життя виводять їх у ранг фундаментальних розгалужень біології поряд з фізіологією, біохімією, біофізикою, з якими вони пов'язані.

Загалом відзначимо можливі закономірності стереобіологічного підходу в біогеоценології:

- 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) біологічний, екологічний, хімічний і фізичний зміст форми простору, захопленого тілами живої природи, біогенними чи біокосними системами, ще недостатньо з'ясовані;
- 4) об'єм, маса, форма будь-якого тіла живої природи генотипічно визначені та екологічно зумовлені;
- 5) комбінативна та мутаційна мінливість визначають різномаяття 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 просторові 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 такого біокосного тіла, як ґрунт, впливають на його структуру, функціонування та розвиток;

14) фрагментарні картини сучасних стереобіологічних уявлень можуть слугувати для побудови цілісних просторових образів біогеоценозів як природних тіл.

ЧАСТИНА 3. СКЛАДНІСТЬ ЛІСОВИХ БІОГЕОЦЕНОЗІВ СТЕПУ

3.1. Основні закономірності лісових біогеоценозів степу

Створені теоретичні основи, напрацьований практичний і аналітичний матеріал (Бельгард, 1950, 1971; Травлеєв, 1978, 1997, 1989; Белова, 1999) дозволяють накреслити досить осяжну наукову картину сучасного стану та розвитку степового лісознавства з виходом на перспективні напрями розширення та поглиблення досліджень, оптимізацію природних лісів, широку проблематику лісорозведення, утримання, забезпечення стабільності та відновлення природних і штучних лісів.

Лісові угруповання степу є системами, що природно чи штучно формуються в оптимальних лісорослинних умовах або поза ними. Загальна проблематика сучасного степового лісознавства (Травлеєв, 1978, 1989) визначається: 1) просторово-функціональною організованістю лісових біогеоценозів степу; 2) їхньою біомасою та продукністю; 3) станом едатоців, міграцією макрота мікроелементів; 4) біогеохімічними циклами; 5) популяційним аналізом; 6) екологічними функціями окремих компонентів, підсистем і елементів біогеоценозів; 7) динамічними процесами та розвитком біогеоценозів; 8) міжбіогеоценозичними зв'язками; 9) ординацією та класифікацією біогеоценозів; 10) принципами лісорослинного районування; 11) заходами оптимізації степових лісів; 12) розробкою ефективних способів лісової рекультиваци порушених земель степової зони. **Біогеоценологічні дослідження степового лісознавства окреслюють:** 1) пізнання, вибір, створення та корекцію лісорослинних умов природних і штучних лісів; 2) поглиблення елементно-структурного аналізу лісових систем різних типів, включаючи еколого-таксономічне, ценоморфічне вивчення; 3) уточнення та деталізацію типологічних підходів до степових лісів; 4) визначення основних показників функціонування цих лісів (акумуляції, трансформації енергії, міграції та циклоподібних рухів хімічних елементів); 5) установлення деяких характеристик динаміки та розвитку степових лісів; 6) розробку методів діагностики, індикації, екологічного та географічного моніторингу і прогнозів; 7) упровадження в практику екологічно обґрунтованих заходів і способів лісорозведення, лісоутримання, лісокористування та лісової рекультиваци.

Загальна фундація степового лісознавства в галузі теорії відзначається:

1) створенням основ:

- а) теорії безлісся степів на основі розходжень біологічних циклів степу та лісу (Бельгард, 1950);
- б) вчення про географічну й екологічну невідповідність лісового угруповання умовам степу (Бельгард, 1970);
- в) екології ґрунтів лісових угруповань в умовах степу (Травлеев, 1989);
- г) теорії техногенної біогеоценології (Травлеев, 1997);

2) розробкою:

- а) типології штучних степових лісів (Бельгард, 1970);
- б) теоретичних основ та прикладних заходів лісової рекультивації (Тарчевский, 1967; Травлеев, 1997; Зверковский, 1999).

Серед особливостей закономірностей біогеоценології лісових угруповань степу визначимо такі:

- 1) природні та штучні ліси степової зони є системами з різними рівнями цілісності та сумативності;
- 2) ростові процеси деревних і чагарникових порід лінійно зумовлені трофністю та зволоженням еда топів;
- 3) натиск трав'яної степової рослинності залежить від світлового режиму лісового угруповання;
- 4) в степових лісах ґрунти не деградують, а набувають нових специфічних рис, які дозволяють їх класифікувати як лісопокращені та лісові чорноземи (Травлеев, 1977);
- 5) стійкість штучних лісових угруповань визначається лісорослинними умовами;
- 6) в степових лісах має місце спрощення їхнього складу та будови, при екстремально мінімальних станах зволоження та трофності ґрунтів;
- 7) в екотонах лісових угруповань степу, на межі з трав'яними, ксерофітними угрупованнями, має місце зниження вологості повітря та ґрунтів, збільшення освітлення та втиснення степових трав;
- 8) ефект узлісся в екотонах степових лісів виражений сильніше, ніж у внутрішньолісових трав'яних парцелах;
- 9) мозаїчність екотонних зон степових лісів тим більша, чим контрастніші його відмінності від сусіднього угруповання;
- 10) лісопокращення ґрунтів має місце не тільки в лісових угрупованнях, але й на площах, які прилягають до них;
- 11) розвиток лісових угруповань степу йде в зонально зумовленому напрямі;

12) склад лісового угруповання степу визначається лісорослинними умовами, що відповідають екологічним нішам видів, які його складають;

13) просторова будова степового лісу є результирующим виразом взаємодії всієї сукупності видів, лісорослинних ресурсів і факторів;

14) екотопи лісових угруповань степу є складно диференційованими та інтегрованими різнокомпонентними та різноелементними специфічними системами;

15) О. Л. Бельгард (1971), модифікуючи класифікацію динаміки лісових біогеоценозів В. М. Сукачова (1964), виділяє: а) їхню циклічну (періодичну) динаміку, що включає добові, сезонні зміни в біогеоценозах, а також зміни, пов'язані з ростом і відновленням деревної та іншої рослинності; б) динаміку лісових фітоценозів з різними типами сукцесій, включаючи авто-, кліма-, піро-, зоо- та антропогенні тощо. О. Л. Бельгард наводить багато свідчень: 1) різних форм динаміки степових лісів, їхню зумовленість певними факторами; 2) змін у складі, будові та взаємовідношеннях рослин у лісових угрупованнях степу України;

16) загальна теорія розвитку лісових угруповань степової зони об'єктивно має бути пов'язана з уявленнями про багатофакторну зумовленість різних типів їхньої динаміки та визначальну роль того чи іншого фактору, їхніх комплексів, неоднакову стійкість компонентів і елементів лісового угруповання щодо впливу окремих факторів, дію в лісових угрупованнях степу системотвірних і системоруйнівних чинників;

17) як закономірність короткочасної динаміки та вікових змін лісових угруповань степової зони ми можемо виділити їхній рух у напрямку зонального типу угруповань. Це означає, що при створенні деревних і чагарникових насаджень: а) в умовах екологічної та географічної невідповідності вони будуть об'єктивно розвиватися до трав'яного угруповання; б) в сприятливих лісорослинних умовах природні та штучні насадження будуть рухатися в напрямку більш або менш стабільного стану при самовідновленні деревної та чагарникової рослинності;

18) провідними тенденціями розвитку степового лісознавства є: а) теоретичне обґрунтування суцільного та локального лісорозведення; б) диференційоване вивчення загальних, регіональних і локальних умов степу з метою лісорозведення; в) збереження та оптимізація штучних лісів; г) заходи оптимізації природних лісів; д) використання лісопокращених ґрунтів; е) пошуки шляхів компенсації порушень

лісових угруповань степу агро-, лісо-, гео- та гідротехнічними інженерними заходами; є) усунення негативних наслідків меліорації;

19) в організованості лісових біогеоценозів степу актуалізується їхня парцелярність. Започатковані уявлення про парцели (Дылис, 1969) захоплюють широке коло теоретичних екологічних проблем, включаючи сутність і атрибутивність біогеоценотичних систем (Ивашов, 1991), їхній поглиблений деталізований аналіз (Травлєєв, 1973), різноманіття та стійкість екосистем (Емельянов, 1994), популяційну організованість (Дідух, 1998), теорію екологічної ніші (Пианка, 1981), екологічну реактивність (Мыщик, 1998) і екологічну валентність (Шеляг-Сосонко, 1969), саморегуляційні механізми (Голубець, 1995), теорію динаміки біогеоценозів (Чернишенко, 2006), антропогенну трансформацію флори (Бурда, 1990), еволюцію біогеоценозів (Сукачев, 1964; Чернов, 1984).

3.2. Засновки теорії парцел

Парцелярність є об'єктивним станом існування будь-яких біогеоценозів. Вона відзначається різними розмірностями та розосередженістю в просторі та часовим існуванням біогеоценозів. Парцели — це елементарні структурно-функціональні одиниці організованості, функціонування, короткочасної динаміки та багаторічного розвитку біогеоценозів. Парцелярність відображає їхню адаптивну структурованість.

На основі використання провідних ідей степового лісознавства О. Л. Бельгарда (1971), А. П. Травлєєва (1973) та засновків теорії парцел М. В. Диліса (1969) ми опрацювали деякі аспекти загальної та спеціальної теорії парцел. Вихідною передумовою сучасного бачення загальної проблематики парцелярної будови біогеоценозів є те, що теорія парцел незавершена в своїх вихідних засновках, і в більш менш розроблених напрямках, нечітко визначена та далі недиференційована.

Осмислення основних теоретичних побудов та уявлень про парцели, що були викладені М. В. Дилісом (1969) та власні міркування (Л. В. Шандя, 2006) можна відбити такими положеннями: 1) парцелями називаються структурні частини горизонтального розчленування біогеоценозів, які відрізняються складом, будовою, властивостями своїх компонентів, специфікою їхніх зв'язків і обмінів; 2) парцели обособлені на всю вертикальну товщу простору біогеоценозу; 3) в біогеоценозі окремі парцели можуть займати різні за величиною

та конфігурацією площі; 4) кожний тип парцел може бути представлений більшим або меншим числом конкретних ділянок з розмірами від декількох десятків до сотень і тисяч квадратних метрів; 5) біогеоценотична парцела є типологічним поняттям, яке об'єднує розрізнені частини біогеоценозу; 6) парцела — комплексне утворення, вона включає живі та неживі компоненти; 7) парцели не можна ототожнювати з фітоценотичними синузіями, ценоелементами, мікроасоціаціями чи фрагментами асоціацій, вони є частковим випадком біогеоценотичних синузій; 8) називати парцели слід за парцелоутворюючими рослинами, не випускаючи з поля зору їхню біогеоценотичну, комплексну, багатоелементну сутність; 9) для парцел характерною є властива кожному їхньому типу фізіономічність, тобто ряд зовнішніх особливостей; 10) найбільш чітко та технічно просто межі парцел прослідковуються за числом, висотою, щільністю ярусів, видовим складом рослин, які формують ці парцели, за рясністю, формами росту, життєвістю рослин, наявністю позаярусних синузій; 11) інколи в лісових угрупованнях парцели добре розмежовуються за складом і будовою підстилки, особливо, в деяких випадках, за елементами ґрунтового покриву та рельєфу; 12) переходи між суміжними ділянками різних парцел можуть бути як різкими та швидкими (майже лінійними) на всіх висотних рівнях біогеоценозу, так і дуже поступовими, майже розмитими (у вигляді смуг); 13) парцели відбивають природні закономірності горизонтального складання біогеоценозу, його мозаїчність; 14) вони є специфічними, за своїми природними властивостями, та достатньо диференційованими ланками біогеоценозів; 15) роль окремих парцел у будові та обмінних процесах лісових біогеоценозів неоднакова; 16) розрізняють парцели: 1. За об'ємом: а) основні, тобто такі, що займають значний об'єм у біогеоценозі, зустрічаються крупними плямами, визначають зовнішній вигляд, будову біогеоценозу, характер і напрям обмінів усієї біогеоценотичної системи; б) доповнюючі, захоплюючі значно менші площі (як, наприклад, окреме дерево в лісовому біогеоценозі може сформувати добре окреслену ділянку в оточенні інших порід, з властивими саме цьому дереву та ділянці ґрунтом, мікро-, мікофлорою, фауною; 2. За походженням: а) корінні, що відбивають природні особливості біогеоценозів; б) похідні, що формуються на їхній основі природно чи антропо; 17) число парцел у лісових біогеоценозах може бути різним, обумовленим природними та антропоними факторами; 18) для визначення ролі та місця кожної парцели в складанні біогеоценозу необхідним є достатньо точне вивчення займаної нею

площі; 19) слід картувати на пробних площах межі всіх наявних парцел, або фіксувати трапляння парцел за рівномірно розсіяними точками спостережень у біогеоценозі.

Виходячи з теорії та практики степових лісознавства та лісорозведення, ми вважаємо більш точним для природних лісів визначення похідних: 1) природно-антропогенних парцел (тобто природних, змінених людиною); 2) антропо-природних (сформованих людиною, а потім нерегульованих); 3) антропогенних (таких, що створені та контролюються людиною). В штучних лісах корінні та похідні парцели антропогенно, цілеспрямовано чи випадково формуються, а потім по різному функціонують і розвиваються, тобто вони можуть бути антропо-природними та антропогенними.

Відаючи належне такій попередній фундації уявлень про парцели, зазначимо, що вона слугуватиме подальшим пошукам, теоретичним та практичним дослідженням, включаючи поглиблення загальної та спеціальної теорії парцел, стосовно їхнього складу, будови, функції, зв'язків і розвитку. Парцели, як одиниці горизонтальної, площинної та об'ємної членованості в межах біогеоценозу, є важливими чарунками чи ланками його структури. Змістом еколого-таксономічного вивчення парцел є виявлення екологічних потенцій угруповань. Парцели є реальними, об'єктивними утвореннями біогеоценологічного характеру, що відображають ту чи іншу міру складності в організованості угруповання. Парцелам властиві певні ознаки, зовнішні та внутрішні функції, зв'язки, взаємодії, внутрішня диференційованість, динамічність і напрямки розвитку. Це може слугувати вихідними передумовами їхньої класифікації на основі різних критеріїв і підходів. Парцели є такими елементарними одиницями екологічного аналізу біогеоценозів, які відзначаються тими чи іншими відмінностями в межах відносної спільності з тим або іншим угрупованням.

За значенням, площами та об'ємами в угрупованнях, стосовно виділених основних та доповнюючих парцел (Дылис, 1969) ми вважаємо додати, що важливими є не тільки площа, розміри, ємність парцел, але також горизонтальна, вертикальна, об'ємна конфігурації (стереобудова) та орієнтація в просторі за частинами світу. В нашому розумінні класифікацію парцел слід розширити, використавши формальні екологічний та вузько ценологічні підходи чи принципи. Екологічний підхід до класифікації парцел можна побудувати на різноступінчастій основі характеристик компонентів екотопу.

Осмислення парцелярної будови угруповань, з позицій уявлень про екотопи, навело нас на думку щодо можливостей: 1) більшого акцентування екотопічності парцел і аналізу їхніх екотопів як таких, які відбивають мозаїчність загального екотопу біогеоценозу; 2) характеристики, в ряді випадків, екотонів, як парцел особливого типу, що займають проміжне місце між біогеоценозами та контактують між собою. **Екотони, як парцели, відзначаються специфікою своїх умов (екотонотопи), специфічними рисами будови, особливостями складу, внутрішньоценотичних та міжбіогеоценотичних зв'язків.**

В екоморфічному підході класифікація парцел має визначатися на основі спектрів різних життєвих форм за екоформулами, рядами зменшення їхнього трапляння, чисельності, рясноти, покриття.

За життєвими формами росту в соснових лісах арен Придніпров'я ми виділяли: деревні, деревно-чагарникові, деревно-трав'яні, трав'яно-чагарникові, трав'яні парцели. Маючи на увазі біогеоценотичну природу парцел слід аналізувати їхній сутнісний компонент — рослинність, визначаючи спектри життєвих форм за різними системами.

Вузькоценотично парцели можуть класифікуватися за видами, едифікаторами, біомасою, загальною та видоспецифічною горизонтальною щільністю, покриттям, особливостями вертикального складання, фазами чи стадіями розвитку, відповідністю біогеоценозам та зональному типу рослинності.

Відносне збільшення вмісту того або іншого виду, як елементу угруповання, в спектрі чи в загальному переліку та таксономічній ємності, може бути свідченням його індикаційної ролі, на фоні компенсуючого чи стимулюючого ці якості впливу інших елементів. Тип парцели впливає на концентраторні функції окремих видів.

Стосовно повторюваного М. В. Дилісом (1969) виразу «матеріально-енергетичний обмін» слід відмітити його неточність, мати на увазі об'єктивну підпорядкованість поняття «енергія» поняттю «матерія» та те, що в трофічних ланцюгах пасовищного та детритного типів споживання енергії у вигляді біомаси іде в напрямку її використання, накопичення та втрат на кожному рівні, без чітко виражених або опосередкованих обмінних процесів. Біохімічні сітки (Шанда, 1989) біогеоценозів, які поєднують трофічні сітки детритного та пасовищного типів, через виділення та поглинання організмами різних речовин, у тому числі енергоносних та енергозначних, відіграють важливу роль у формуванні єдиної метаболічної системи, проте, за своєю ємністю, не є визначальними в становленні циклічної організованості

біогеоценозу. Обмінні процеси в угрупованнях є багатоланковими, непрямыми, вони, в значній мірі, виявляються при хімічній взаємодії в процесах життєдіяльності та посмертного розкладання організмів і, безпосередньо, відбивають рухи речовин, енергії, інформації, біогенну міграцію елементів. Циклоподібні рухи хімічних елементів (біогеохімічні цикли) реалізуються через біотичні та абіотичні процеси у біогеоценозах.

М. Ф. Реймерс (1990) відмічав, що мале коло біотичного обігу є багатократним, циклічним, нерівномірним у часові, незамкненим обігом частини речовин, енергії та інформації, що входять в біосферне коло обміну, в межах такої елементарної біосферної системи як біогеоценоз. Загальна схема циклічних процесів, яка, припустимо, притаманна біогеоценозу, ще, в значно меншій мірі, може бути властива парцелі.

Процеси обміну речовин у сітвовій структурі біогеоценозу недостатньо визначені та ще менше вивчені. Накопичена сонячна енергія в біомасі зелених рослин, яка залежить від коефіцієнту корисної дії фотосинтетично активної радіації, в трофічних ланцюгах на кожному рівні споживання безповоротно втрачається при дуже низьких рівнях обміну тепловою енергією між організмами та середовищем біогеоценозу.

Теорія парцел має в собі всі засновки біогеоценотичних теоретичних побудов, але на основі загальних методологічних принципів, маючи на увазі різні об'ємність, ємність парцел та біогеоценозів, слід логічно відзначити, що складання парцел, як компонентів угруповання, має давати новий інтегративний біогеоценотичний ефект. Міжпарцелярні зв'язки інтегрують парцели в єдину систему біогеоценозу.

М. В. Диліс (1969, 1978) не бачив принципової різниці в організованості біогеоценозу та парцел, акцентуючи їхню розмірність і супідрядність загальній системі біогеоценозу. Проте самі біогеоценози в складі урочищ, біомів виступають у ролі подібних одиниць членування. Однак, слідувати таким судженням навряд чи є доцільним, тому що сума (просторові, мас-енергетичні розміри і об'єм) безперечно дає нові якісні ефекти. Виявити такі ефекти є одним з суттєвих завдань біогеоценології.

Парцелярність є свідченням потенціальних можливостей біогеоценозу в забезпеченні різноманітності його складу, будови, взаємозв'язків. У блоках компонентів угруповання парцели, в залежності від розмірів, можуть розглядатися як мікро- чи макроблоки, що мають системний характер і пов'язані з іншими парцелями. Міжпарцелярні зв'язки є невід'ємною складовою загальною

системи біогеоценозу як ектопічного характеру, так і біогенних, біотичних впливів, особливо трофічних на основі поліфагії.

М. В. Диліс (1969) вслід за М. В. Тимофєєвим-Ресовським (1961) вважає біогеоценоз такою системою, в просторі якої не існує певних, чітко виражених меж. Однак, побіжне вивчення схем парцелярності пробних площ біогеоценозів, які наводяться М. В. Дилісом (1969) показує, що деякі парцели певними неперервними смугами пересікають простір цих площ. Звідси, цілком логічно витікає можливість існування таких парцел, які в значній мірі (на достатньо великому протязі) можуть розсікати простір біогеоценозу, тобто утворюють своєрідну межу. В роботі М. В. Диліса (1969) ялиново-зеленчукові, ялиново-волосисто-осокові та дрібнотравні мохові парцели розділені іншими парцелами. Достатньо чітко було показано, що ялиново-кисличникові парцели створюють складної конфігурації розмежування ялиново-волосистоосокової парцели на пробній площі. З наведених описів М. В. Диліса не можна скласти судження, чи розмежується смугою парцел все угруповання, проте така ситуація є цілком імовірною. М. В. Диліс не враховує, що розміри та конфігурація парцел можуть впливати на їхню чисельність. Наші спостереження та практична робота показали, що трансекти, прокладені в різних напрямках у аренних соснових лісах Придніпров'я можуть давати різні характеристики типів парцел. Соснові аренні ліси Присамар'я Дніпровського, з характерним еоловим рельєфом, є поліпарцелярними утвореннями. Великі парцели можуть бути виділені та оцінені як окремі біогеоценози. За А. Л. Армандом (1975) розміри біогеоценозів (0,4–6,5 км) і парцел (0,15–1,7 км) за своєю протяжністю можуть співпадати.

Парцели ми розглядаємо як фактори так і похідні мозаїчності екотопу. М. В. Диліс (1969), В. Б. Сочава (1978) вважали парцелярність причиною мозаїчності екотопу, проте зворотне твердження, що саме мозаїчність екотопу є причиною парцелярності не є безпідставним. Воно більш імовірне, особливо, коли мова йдеться про великі парцели чи парцели зумовлені еолово-донним рельєфом, як це має місце в аренних соснових лісах.

Розвиваючи уявлення про екотоп, як похідне абіотичних, біокосних, біогенних умов, факторів і всього угруповання, ми не поділяємо поглядів на те, що екотопи парцел, їхній екологічний простір обумовлені тільки біотично. Екотопи парцел теж є похідними екотопу біогеоценозу, його мозаїчності та сукупності організмів конкретного локусу (парцели), тобто тут діяли локальні умови: біота цього локусу чи біохори, все

угруповання загалом. Уявлення про парцели частково входять у певну суперечність з визначеннями біогеоценозів як систем, де не можна провести ні однієї межі. В засновках учення про парцели (Диліс, 1969) головна увага зосереджена на їхній сутності, складі, будові, функціях, без поглибленого обґрунтування їхньої екологічності. Мозаїчність екотопу є тільки вихідною основою формування парцел. Крім того потужна, середовищетвірна функція біогеоценозу здатна нівелювати функціонування та існування парцел азонального типу.

З позиції теорії екологічної ніші, як широкого поняття (Шанда, 2013), що визначає екологічні простори існування видів і угруповань, можна обговорювати поняття екологічних ніш парцел у тому чи іншому біогеоценозі. Специфічні, парцелярні простори, інтегруючись, складають його фізичний простір. У зв'язку з цим слід внести певні корективи в уявлення про екотоп і його можливе членування за стандартною (Бельгард, 1950) та деталізованою схемами (Травлеєв, 1973), а також з позицій розширення такої деталізації. Компоненти екотопу мають бути глибше членовані та диференційовані залежно від біогеоценозу. Міра мінливості компонентів екотопу в часові залежить від зовнішніх і внутрішньобіогеоценотичних причин.

Парцели зумовлюють більш глибоку диференційованість кожної зі складових екотопу. Цей загальний теоретичний підхід відповідає положенням про мікро- та наночленування екотопу.

3.3. Особливості та властивості парцел

Парцели є багатоелементними компонентами біогеоценозів. Вони відрізняються за складом, специфічними будовою, функціями елементів, їхнім просторовим положенням, рухами, взаємозв'язками. Парцели можна вважати ценотично неподільними одиницями організованості угруповань, не дивлячись на можливі меротопічні особливості.

Системний і елементно-структурний підходи до вивчення структури (складу, будови, взаємодій) угруповань дозволяють визначити різні рівні їхньої дискретності. **Парцели є структурно-функціональними частинами біогеоценозів, особливими підсистемами, здатними до автономного існування в якості самостійних.**

Роль парцел у класифікації рослинності ще недостатньо осмислена. Парцели: 1) можуть мати різну просторово-часову стійкість у

залежності від їхніх типів, складу, розмірів, внутрішніх взаємодій і впливу угруповання; 2) зовнішні та внутрішні чинники визначають, який елемент буде обмежувати їхню стійкість: це може бути найбільш порушуваний або вразливий.

Парцели можуть бути факторами просторової, екологічної та екоотпічної ізоляції видів, які зумовлюють мікроеволюційні явища та процеси, впливають на еволюцію видів. З цих позицій кожне угруповання є специфічним парцелярним сполученням. **Специфічні виділи багатовимірного екологічного простору біогеоценозу є нішами парцел.** Взаємодії парцел виявляються у взаємній нерівноцінності, різноякісній або однобічній змінах абіотичних і біогенних умов, включаючи зміни різних компонентів екотопу та біохімічного середовища.

Парцели є такими компонентами біогеоценозів, які формують надсітки на основі трофічних і біохімічних зв'язків. Взаємодія парцел на основі специфічних фіто-, зоо- чи сапрофагів є найбільш очевидним показником їхньої ролі в організованості функціональних зв'язків біогеоценозів.

У соснових лісах арен Придніпров'я переважають трав'янисті парцели зонального типу, як осередки остепнення. Видовий склад трав'янистих парцел, «вкладених» в основні парцели соснових лісів арен Придніпров'я, відрізняється на фоні трофності, освітлення та зволоження. Парцели соснових аренних лісів, як автономно вичленовані ділянки простору угруповань, можуть бути зонами збереження багатьох цінних, рідкісних видів, які охороняються. При відносно однакових умовах трав'яних парцел соснових лісів, імовірнісну роль у формуванні їхньої структури може мати загальне та біохімічне середовище біогеоценозу. Це цілком вкладається в загальну теорію степового лісознавства.

В теорії парцелярної будови біогеоценозів неопрацьованими є гіпотези вкладання, тобто знаходження парцел одного типу всередині парцел другого типу з можливим продовженням такого вкладання за характером славнозвісних «російських матрьошок». Ця, вірогідно, теоретично припустима картина відбиває особливості чи закономірності просторової організованості угруповань і є свідченням: 1) їхнього можливого різнорівневого членування; 2) парцелярної континуальності, поступовості переходів, які недостатньо опрацьовані. Навіть парцели «вікон», тобто відкритих ділянок деревних угруповань з трав'янистою чи чагарниково-трав'янистою рослинністю, не завжди різко виділяються за видовим складом, визначаючи правомірність

ідей просторово-часового континууму рослинності і, також, біогеоценотичного покриву. Ми схильні вважати екотони зонами перекриття, накладання, суміщення угруповань на їхніх межах. Видова та біохімічна різноманітність екотонів підтверджує загальноекологічний принцип збільшення різноманітності життя на межах розподілу фаз або середовищ за В. І. Вернадським (1926).

В уявленнях про перехідні зони угруповань, або екотони, проблема парцелярності практично не порушувалася. Такі погляди виходили з монотонності угруповань, не дивлячись на їхню очевидну можливу різномасштабну мозаїчність. Логічно зробити висновок, що екотони, як перехідні зони, не є однорідними не тільки по своїй ширині впродовж меж угруповань, але й по довжині. В залежності від парцел, які знаходяться на периферії угруповання, кожний екотон буде мати неоднорідну будову. Отже, на основі уявлень про парцелярність біогеоценозів слід визначати поздовжню та поперечну складність екотонів, як було виявлено в соснових, аренних лісах Присамар'я.

Осмислюючи проблему перекриття країв угруповань, які межують і припустивши, цілком імовірно, перекриття їхніх парцел, ми можемо прийти до логічного висновку про перекриття різнотипних парцел у межах одного угруповання. Крім того, біогеоценози, що межують, можуть мати парцели одного типу та сполучатися ними чи різними. Теоретично припустимо, що біогеоценози мають спільні парцели, що їх сполучають і які не схожі ні на один з них. Це судження можна заперечувати, визначаючи такі парцели як окремі угруповання, але в тому випадку, коли кожен з біогеоценозів не має парцел такого типу. Існування сполучної парцели не має викликати заперечень.

Безсумнівність екотопічної індивідуальності кожного типу парцел дозволяє актуалізувати в теорії екотопу його членованість, яка визначає той чи інший тип парцел. Екотопи парцел, як певні локуси біокосних, біогенних, біотичних умов біогеоценозу є похідними цих умов і організмів, які, складають парцелу та все угруповання загалом.

Екотопи парцел можуть бути членовані як і екотопи угруповання на такі ж основні складові (Бельгард, 1950), або, навіть, детальніше (Травлеєв, 1973). Разом з тим екотопи парцел можуть відповідати макро-, мікро-, а інколи нановиділами чи складовими екотопу біогеоценозу.

Парцелам, як структурно-функціональним компонентам біогеоценозів притаманні такі ознаки, як відчленованість, фізіономічність, дискретність, багатоелементність, різноякісність елементів, розмірність, просторова будова, щільність

елементів, числові, об'ємні, розмірнісні співвідношення елементів.

Дискретність парцел є різнорівневою. Вона відзначається їхньою членованістю на біотичні, біогенні, біокосні компоненти, для яких властивими є свої ступені членованості. Біотична частина парцел відрізняється різновеликими множинами елементів-організмів усіх царств живої природи в їхніх таксономічному, екоморфічному, життєдіяльному, життєвісному станах.

Множинність обумовлюючих середовище біогеоценозу факторів дозволяє цілком логічно вважати парцели середовищетвірними факторами. **Парцелам властиві специфічні:** 1) таксономічний і екоморфічний склад; 2) геохімічна та біохімічна різноманітність; 3) горизонтальна та вертикальна будови; 4) внутрішні зв'язки; 5) загальне біохімічне середовище; 6) **біохімічний фонд**, тобто специфічний набір елементів у сфері водорозчинних і летких біологічно активних речовин. Це є характерним для хвойних лісів і, особливо, проявляється в умовах жаркого клімату степу в соснових аренних лісах Придніпров'я; 7) метаболічна система, в широкому розуміння, — від зростання кореневих систем деревних і чагарникових рослин до трофічних сіток; 8) різномасштабна просторово-часова динаміка та докорінні зміни.

Загальне середовище біогеоценозу характеризується як інтегрована сукупність дії біоти, в тому числі парцел, і абіотичних, біогенних, біокосних умов і впливу оточуючих угруповань.

Еколого-таксономічні спектри (як співвідношення видів і екоморф) є оптимальним варіантом взаємодії середовища та біогеоценозу в кожному момент їхнього існування. Парцели різних типів і одного типу, певним чином ізольовані, можуть знаходитися на різних стадіях свого онтогенезу.

Роль парцел у формуванні біохімічного середовища біогеоценозу може бути достатньо суттєвою (наприклад, степові трав'яністі парцели з домінуванням видів полину в аренних соснових лісах).

Особливостями трофічних, біохімічних ланцюгів і сіток у порушених соснових аренних лісах є: антропо зумовленість, менша складність ланцюгів, які викликані випаданням певних видів і наявністю синантропних, антропоотолерантних, рудеральних видів.

Горизонтальна членованість аренних соснових лісів пов'язана з напрямками хвилястості рельєфу, його еолово-донним характером, які визначають їхню парцелярність.

Будь-яке лісове угруповання слід уявляти як систему взаємопов'язаних корінних, основних і доповнюючих парцел. Похідні

парцели (природні чи антропогенні) виявляються за відставанням у розвитку чи «скривленням» його, порівняно з корінними парцелями. Видовий склад похідних парцел характеризує той чи інший етап (стадію) відновлення корінної рослинності. Отже, практично є можливість приблизно визначати час того чи іншого природного чи антропогенного локального порушення біогеоценозу, якщо не мали місця зворотні сукцесії. Видовий склад, особливості будови та функціонування, внутрішньо та міжпарцелярні зв'язки характеризують відмінності похідних парцел від корінних.

Різноманітність і різнооб'ємність корінних парцел є однією з вихідних основ розвитку уявлень про «вкладання» парцел, як особливу форму організованості угруповання. Доповнюючі парцели та осередки деградації основних парцел можуть виступати в якості ініціалей перетворення біогеоценозу.

Основні, природні чи штучні парцели можуть відзначатися своєю внутрішньопарцелярною мозаїчністю. Це диференціювання є такою реальністю, що засвідчує розбіжності парцел одного і того ж флористичного типу в межах певного біогеоценозу.

Екологічна роль парцелярності може виявлятися в тому, що вона забезпечує: 1) утримання в угрупованні тих видів, для яких виокремлене сумісне виростання було б неможливим; 2) груповий ефект стійкості та виживання видів у певному оточенні.

Формалізовану систему типів парцел соснових аренних лісів можна будувати на основі екоотпічних, еколого-таксономічних, ценотичних критеріїв. Парцели соснових аренних лісів (так як і всі парцели) можуть бути осередками екоотпічної, ценотичної ізоляції, резерватами збереження та розмноження рідкісних видів, у тому числі тих, які охороняються. Відповідно до цього парцели визначають збільшення чи стабілізацію поліморфізму ценопопуляцій багатьох видів.

Просторові форми парцел формуються варіаціями еда-, кліма-, термо-, аеротопів біогеоценозу. Мозаїчність екоотпу та, загалом, біогеоценозу є взаємозалежними.

3.4. Складання та динаміка парцел

Парцели є такими різнорозмірнісними виділами біогеоценозів, які вписуються в їхню організованість (склад, будова, функції, розвиток), тривало існують у них, суттєво важливі в їхньому складанні та можуть викликати зміни. Функціонування

є поняттям ширшим, ніж взаємодії та реакції, воно є єдністю внутрішніх (організменних, популяційних, видових) і зовнішніх (міжорганізменних, міжбіогеоценотичних) процесів і явищ. Функціонування описує автономні та зв'язані, певним чином (залежностями, діями, реакціями) процеси, що протікають у біогеоценозах.

В теорії організованості біогеоценозу слід виділити два типи складання: 1) однопорядкове, однотипне, системне; 2) різнопорядкове, неоднотипне, елементно-компонентне. Складання угруповань ми розглядаємо в декількох площинах: 1) в тривіальному розумінні як: а) процеси формування складу та будови, що взаємопов'язані між собою; б) зкомпонованість складу та будови, що екологічно зумовлені розвитком екотопу та біоценозу; 2) в методологічному підході — як дискретність, комплексність, на основі різних рівнів такого визначення (частини, підсистеми, компоненти, елементи).

Реальність парцелярності, як різнорозмірної плямистості є безсумнівною при хаотичності розташування, розчленування, конфігурацій, просторовій орієнтації та розмірів парцел. Теорія аналізу парцелярної будови соснових аренних лісів виходить з їхніх основних екотопічних та ценотопічних особливостей. У еколого-таксономічному та екоморфічному аналізі лісових угруповань степу О.Л.Бельгарда (1970) слід більше акцентувати екологічні потенції виду чи форми, тому що тривале знаходження виду в тих або інших чітко, контрастно визначених умовах екотопу чи ценозу може бути тільки свідченням їхніх екологічних можливостей, указуючи на певну позицію в межах властивої їм екологічної валентності, але не завжди на оптимальний стан.

Флористичне визначення парцел, не дивлячись на його незаперечну сприйнятливність, не вичерпує їхньої біотичної характеристики: одні і ті ж за флористичним складом доповнюючі парцели в соснових лісах різних типів, могли мати різні комплекси фаготрофів (фіто-, сапро-, некро-, копрофагів), зумовлених оточенням, загальним і біохімічним середовищем основної парцели чи біогеоценозу. Розташування парцел у просторі біогеоценозу може бути різним: розсіяним рівномірно, нерівномірним, скупченим, плямистим та, загалом, описується різними типами розподілу організмів популяції в просторі, що вона займає. Розташування та щільність парцел впливає на розвиток біогеоценозу. Це стосується усього біогеоценозу, з основними та доповнюючими парцелами, що по різному розміщені. Флористично однотипні парцели можуть характеризуватися різною щільністю вертикального та горизонтального складання та мати функціональні відмінності.

Визначення різнопорядкової дискретності та різнотипності парцел, у якості методологічного напрямку, осмислення структури біогеоценозів і методичного засобу їхнього членування, дозволяє виділяти як природні так і штучні різнорівневі складові угруповань за їхньою ярусністю в просторі та часі, стереобудовою, природою, складом, функціями частин, підсистем, компонентів, елементів. У елементно-компонентному підході в складі біогеоценозів, як і парцел, виділяються жива, (біотична) підсистема (біота) та нежива (абіотична) підсистема (екотоп) з косними, біокосними, біогенними компонентами та факторами. Слід наголосити, що екотоп не є фоном, вмістилищем або ємністю для біогеоценозу. Біокосні та біогенні компоненти є похідними сучасного та попередніх біогеоценозів. Багато абіотичних структур (об'єктів) і факторів у різній мірі змінюються сукупністю живих організмів. Типи парцелярності можуть бути відносними. Так, індивідуальність трав'янистих парцел у соснових лісах арен обумовлена різними причинами. В середині парцел можуть зустрічатися більш дрібні виділи у вигляді меротопів, відповідних мероценозів.

Поліпарцелярність є свідченням мозаїчності екотопу, особливо едатопу, показником можливостей докорінної перебудови біогеоценозу в напрямку формування чи нівелювання більшої кількості парцел (як наприклад, трав'яних парцел аренних соснових лісів). Проте вона не завжди визначає стійкість біогеоценозу.

Середовищетвірні функції живих організмів, від первинного заселення до відносно стабільного стану середовища, інтегруються між собою та з діями абіотичних факторів.

У парцелярній будові аренних соснових лісів були розбіжності всіх характеристик парцел, їхніх типів від трав'янистого, степового, ксерофітного до болотного сфагнового, гігробіотного. Визначені Г. М. Висоцьким (Бельгард, 1978) потускули є парцелями. Похідні від основних, або сформовані внаслідок локальних порушень угруповань, парцели розвиваються в напрямку зонального типу. Збільшення площ трав'янистих парцел у соснових аренних лісах означає деградацію лісів. Локальне зведення рослинності в аренному сосновому лісі спричиняє досить тривале утримання цього локусу в стані остепнення з проходженням всіх стадій відновлення степової рослинності.

В якості постулатів і закономірностей теорії парцел відзначимо такі: 1) парцели, підпорядковані загальній системі біогеоценозу; 2) вони вносять доповнення в організованість угруповання; 3) парцели є одним з шляхів реалізації потенцій екотопу; 4) вони є локальними утвореннями; 5) лінійне чи ламанолінійне розташування,

утворення та поширення парцел можуть розчленовувати біогеоценоз; 6) розвиток парцел може бути просторово (векторно) одно-, дво- чи багатоспрямованим; 7) теорія парцелярної будови збагачує теоретичну проблематику екологічних ніш, адаптаціогенезу, організованості та розвитку біогеоценозів; 8) парцели певних біогеоценозів є аномаліями в їхньому екологічному просторі; 9) вони є певними просторовими та функціональними нішами в складі біогеоценозу; 10) будова біогеоценозів може бути моно-, ди-, три- та поліпарцелярною, в залежності від числа типів парцел; 11) парцелам властиві особливі ценотопічні умови; 12) парцели є такими сукупностями, в яких елементи та компоненти чи їхні співвідношення (чисельні, об'ємні, мас- енергетичні) можуть бути невластивими, в повній мірі, простору угруповання; 13) спектри різнотипних парцел, їхня кількість є важливими характеристиками біогеоценозів; 14) роль парцел у структурі та розвитку біогеоценозів неоднозначна, та не описується тільки їхніми розмірністю, об'ємністю: вона залежить від складу, будови, функцій; 15) парцелам, властиві не тільки аналогічні біогеоценозу функції, але й свої специфічні, що інтегруються в ньому; 16) парцели, як компоненти біогеоценозів і їхні елементи, можуть виявляти різну стійкість на фоні факторів різної природи; 17) парцелярність може бути свідченням потенційних перетворень біогеоценозу, можливостей його розвитку, «виробу» ним одного з альтернативних шляхів розвитку при зміні умов або при певній ситуації внутрішньобіогеоценотичних процесів; 18) відносна стабільність або динамічність парцел залежить від багатьох причин; 19) збільшення типів парцел означає все більше зростання мозаїчності біогеоценозу з послідовними його перебудовами; 20) збільшення парцелярності та загальної площі парцел може означати перебудову біогеоценозу, перехід у більш або менш стабільний стан; 21) парцели можуть бути ініціалами, тобто чинниками сукцесій: ініціалі — це такі структури, явища, процеси, що зумовлюють перетворення біогеоценозів; 22) парцели можуть бути локусами статевих циклів, розмноження, збереження, наростання чисельності фаготрофів, у тому числі фітофагів; 23) парцели, що мають значні відхилення чи зовсім не відповідають угрупованню зонального типу, можуть розглядатися як найбільш рухливі в часові компоненти; 24) сукцесії біогеоценозів безперечно можуть виявляти потенційні можливості стійкості та швидкості змін різних парцел; 25) просторове збільшення певних типів парцел може визначатися як парцелярні натиск або експансія; 26) стійкість біогеоценозів і їхня парцелярність мають складні залежності.

В аренних соснових лісах Придніпров'я розширення площ трав'яних парцел означає деградацію лісових угруповань у напрямку олуговіння чи остепення. Таким чином, у теорії розвитку біогеоценозів парцели можна вважати осередками чи локусами їхнього потенційного розвитку. В угрупованнях азонального типу зональні типи парцел вказують на можливі шляхи їхніх змін.

Вивчення парцел, як структурних компонентів будь-яких біогеоценозів, дає можливості для вияву потенційних можливостей їхнього розвитку.

Причини та фактори формування парцел: мозаїчність екотопу; локальні випадкові, необоротні зміни едатопу чи всього біогеоценотичного покриву.

Відповідність парцел зональному типу біогеоценозу може забезпечувати їхню ініціальність у його перетворенні. Такі парцели розширюються, набувають значення основних, а колишні основні, що не відповідають зональному типу, звужуються в об'ємах і площах, переходять до класу доповнюючих. Ця ймовірна картина розвитку угруповань має місце в аренних соснових лісах Придніпров'я при розширенні парцел степового, трав'янистого типу.

Парцелярна будова біогеоценозів відзначається різноваріантністю, а для соснових аренних лісів Придніпров'я, з властивим для них донно-еоловим рельєфом, характерним є смугоподібне розташування, що необхідно враховувати в теорії, методології їхнього осмислення та в практичних польових дослідженнях. Така складність рельєфу зумовлює знаходження на одному рівні онтогенетично нерівних рослин, дерев і чагарників, і це дозволяє поставити проблему вивчення онтогенетичної різноякісності біогеогоризонтів Ю. П. Бялловича (1960) в соснових аренних лісах. Отже, вертикальна будова соснових аренних лісів при еоловому рельєфі відзначається складністю, онтогенетичною різноякісністю надземних (імовірно підземних) ярусів.

Питання динаміки парцел не виходить, на перший погляд, за межі загальної проблематики розвитку біогеоценозів, але слід зауважити, що парцели азонального типу, в своїх змінах, суттєво можуть відрізнитися від тих перетворень, які окреслюють різномасштабну динаміку угруповань. Специфічні риси змін у таких парцелах не вписуються в загальну характеристику властивих цьому типу угруповань перетворень і значно відхиляються від них. Наприклад, як парцели «болотного» типу в аренних лісах Придніпров'я.

Флюктуації та сукцесії парцел можуть характеризувати загальну картину динаміки та еволюції біогеоценозу. Вони можуть бути

автономними та асинхронними між собою в межах угруповання. В його загальній горизонтальній будові доповнюючі парцели можуть сполучати крупні та корінні парцели та самі угруповання між собою.

В коротко часовій динаміці парцел можна виділяти різнотипові флюктуації, як загальні так і видоспецифічні, зумовлені: 1) сезонними чи річними клімадаптаціями, з можливими багаторічними ритмами; 2) кількісними змінами видової ємності, в тому числі, спалахами кількості окремих видів, збудників хвороб, різних фаготрофів і нейтральних видів, які суттєво не змінюють стан рослинності та співвідношення видів; 3) випадковими, незначними пасквальними та рекреаційними порушеннями чи іншими антропоними впливами.

Прогнозні характеристики парцел, в умовах сукцесій, не можуть бути однозначними: вони мають пов'язуватися з відповідністю парцел зональному типу біогеоценозів. У якості причин сукцесій у парцелах слід назвати: природно чи антропо викликані зміни зволоження (підтоплення, висихання), трофності ґрунтів, необоротні сильні рекреаційні навантаження, інженерно-технічні зміни рельєфу, зведення частин угруповань (дороги, просіки, будівництво), промислове забруднення, що призводять до деградації чутливих видів.

У різних угрупованнях соснових аренних лісів парцели одного і того ж типу можуть знаходитися на різних стадіях розвитку та мати відхилення в структурі еколого-таксономічних спектрів.

Розвиток парцел різних типів і самого біогеоценозу відзначаються асинхронністю. Листопадні деревно-чагарникові, степові та лучні парцели соснових лісів Придніпров'я характеризуються відмінностями сезонної, річної динаміки та загальним напрямом свого розвитку. В аренних лісах ділянки лісництв, виробничі бази, оздоровчі та інші осередки відпочинку, зони ліній електропередач, дороги різного значення, локуси випадкового порушення чи зведення рослинності є штучними різнотипними парцелами. Штучні парцели соснових лісів є просторами сингенезу, незалежно від цілеспрямованого чи випадкового антропоного творення та можуть служити ініціалами перетворень у цих лісах. За визначенням Ф. Клементса (Миркин, 1983) сукцесії соснових лісів арен Придніпров'я слід віднести до класу псамофільних.

В загальному підсумку закономірності розвитку парцел ми визначаємо так: 1) парцели є результатом і можуть бути ініціалами розвитку біогеоценозу; 2) кожний з типів парцел може стати визначальним у формуванні серійних угруповань; 3) парцели, близькі зональному чи регіональному типу біогеоценозів, поширюються в часові на весь їхній простір.

3.5. Типологія парцел

Формалізація, як підхід загальнонаукової методології, дозволяє звести в єдину систему (чи декілька систем) різні реальні критерії, за якими можна характеризувати та класифікувати будь-які реальні явища та об'єкти, в тому числі парцели.

В багатокритеріальній типології парцел аренних соснових лісів ми виділяємо такі схеми: екоотічну; елементно-морфологічну; генезисно-функціональну (табл. 3.5.1), які вписуються в реальну типологію степових лісів О. Л. Бельгарда (1950, 1971) та відповідають принципам деталізації компонентів лісових біогеоценозів А. П. Травлеєва (1973). Охопити все можливе різноманіття парцел у межах кожної схеми критеріїв стало можливим на основі створення типологічних періодичних систем.

Віддаючи належне складності проблеми побудови періодичних систем у біології на зразок періодичної системи Д. І. Менделєєва та спробі Е. Піанки (1981) побудувати «періодичну систему ніш» на конкретно видовій основі ми використали принцип Д. І. Менделєєва показавши екоотічні типологічні критерії парцел лісових біогеоценозів у якості періодів і підперіодів. В якості періодів ми вибрали рівні зволоженості субстратів та рівні освітлення, а підперіодами визначили трофність субстратів і рельєфні відмінності (табл. 3.5.2). Ця періодична типологічна система дозволила описати всі можливі варіанти парцел на фоні кліматичних (насамперед) флюктуацій, включаючи можливу реалізацію людиною гідротехнічних проектів на зразок будівництва каналів і створення штучних водойм.

При побудові деталізованої періодичної екоотічної системи парцел аренних соснових лісів (табл. 3.5.2) ми виходили з того, що зволоженість субстратів є визначальною властивістю екоотів степової зони, а об'єктивно існуюча, що сформувалася в аренних соснових лісах, трофність субстратів включає різні повторювані варіації (періоди) їхньої зволоженості.

Періодична зміна зволоженості субстратів, на фоні різних рівнів трофності, характеризує екоотічні особливості парцел у різних морфах рельєфу та станах їхнього освітлення, тобто їхні типи.

В екоотічній типологічній схемі в якості критеріїв виділені: Рельєф (А), трофність (В), зволоження (С), освітлення (D), розміри (Е) з певною їхньою диференційованістю. В загальному еоло-дюнному рельєфі аренних лісів можна було виділити: a_1 — високі вершини, a_2 — невисокі вершини, a_3 — лощовини, улоговини, a_4 — південні

схили, a_5 — північні схили, a_6 — східні схили, a_7 — західні схили з незначними поєднаннями цих напрямів або експозицій. У збільшенні трофності субстратів виділяються такі рівні: b_1 — дуже бідні, b_2 — бідні, b_3 — середньо багаті, b_4 — багаті, b_5 — дуже багаті. Зволоження субстратів визначається таким чином: c_1 — сухі, c_2 — сухуваті, c_3 — свіжуваті, c_4 — свіжі, c_5 — вологі. За освітленням парцели можуть бути помірно (d_1), достатньо (d_2) і добре (d_3) освітлені. Щодо розмірів, то слід виділяти такі парцели: e_1 — 100 м, e_2 — 200 м, e_3 — 500 м, e_4 — 1000 м, e_5 — 1500 м протяжністю, тому їхні стани можуть оцінюватися неоднозначно в плані проблематики створення наукової картини світу в біогеоценології. В екоотічній типології парцел їхня різноманітна комбінаторна множинність описується формулами від a_1, b_1, c_1, d_1, e_1 до a_7, b_5, c_5, d_3, e_5 .

Типологічна періодична екоотічна система дозволяє визначати виявлені нами та інші, об'єктивно існуючі, парцели: невиявлені об'єктивно, теоретично можливі та ймовірно, прогнозовано, можливі. Наприклад, формула $a_6b_1c_1d_3$ описує парцели східних схилів з бідними сухими субстратами та сильним освітленням; формула $a_3b_4c_3d_1$ характеризує парцели улоговин з достатньо трофними свіжуватими субстратами та сильним освітленням.

Отже, при різній трофності субстратів у парцелах аренних соснових лісів ефективна рослинна придатність екоотів залежить від рівнів їхньої зволоженості. Субстрати парцел аренних соснових лісів, які сформувалися та по різному еволюціонували, ми визначаємо як псамопедони.

В елементно-морфологічній типології парцел аренних соснових лісів показовими є число видів (F), число екоморф (G), незалежно від системи, за якою вони характеризуються: диференційованість горизонтальної будови парцел (H), складність вертикальної будови (I), розподіл в горизонтальній будові (J), розташування (K) відповідно зональності простору біогеоценозу (табл. 3.5.3). Зауважимо, що в кожній системі екоморф (життєвих форм) їхнє число може бути неоднаковим і це ускладнює загальний екоморфічний об'єм будь-якого біогеоценозу та збільшує число можливих типологічних варіантів.

Елементно-морфологічний стан парцел відповідно цим судженням може бути визначений таким чином: 1) за числом видів: f_1 — одно-, f_2 — дво-, f_3 — три-, f_4 — багатовидові; 2) за кількістю екоморф: g_1 — одно-, g_2 — дво-, g_3 — три-, g_4 — багатоекоморфічні; 3) за своєю горизонтальною диференційованістю: h_1 — недиференційовані, h_2 — мало-, h_3 — середньо- чи помірно-, h_4 — складнодиференційовані;

4) за складністю вертикальної будови: i_1 — одно-, i_2 — дво-, i_3 — три-, i_4 — багатоярусні; 5) за розподілом у горизонтальній будові біогеоценозу: j_1 — розсіяні рівномірно, j_2 — розсіяні нерівномірно, j_3 — розміщені групами рівномірно, j_4 — розміщені групами нерівномірно, j_5 — розміщені групами зонально, j_6 — злиті; 6) за розташуванням у зональності простору біогеоценозу: k_1 — серединні, k_2 — крайові, k_3 — екотонні, k_4 — сполучні, k_5 — обплямовуючі, k_6 — вкладені. Звідси біорізноманіття парцел за їхніми типами в організаційній типологічній схемі визначається їхніми формулами від $f_1, g_1, h_1, i_1, j_1, k_1$ до $f_4, g_4, h_4, i_4, j_6, k_6$. Крім того, у вертикальній будові парцел можуть мати місце різні варіанти заповнення простору від майже оголеної поверхні до ущільненого заповнення всіх ярусів.

Спрощено це подано в таблиці 3.5.3. Наприклад, формула $f_1 i_1 h_1 k_1$ описує одновидові одноярусні горизонтально недиференційовані парцели, що розташовані в середині біогеоценозу, а формула $f_3 i_4 h_4 k_6$ — характеризує багатовидові багатоярусні горизонтально складно диференційовані вкладені парцели.

Таким чином, елементно-морфологічна типологічна періодична система парцел, як попередня, виконує діагностично-прогнознi функції.

В генезисно-функціональній типологічній системі парцел, на наш погляд, відповідно уявленням М. В. Диліса (1969) та нашим розробкам (Л. В. Шанда, 2006), слід враховувати походження (L), розвиток (M), значущість (N) і роль або функції (O) парцел. Відповідно до цього за походженням слід виділяти парцели природні (l_1), природно-антропні (l_2), антропо-природні (l_3), антропні (l_4). В такому підході враховується активна роль людини та природний неконтрольований розвиток парцел, змінених людиною чи штучно сформованих і по різному контрольованих людиною як у природних так і в штучних лісових масивах. За розвитком парцели можуть бути корінними (m_1) і похідними (m_2), за значущістю — основними (n_1) і доповнюючими (n_2). За функціями — сутнісними (o_1) і несутнісними (o_2).

Отже, вся така множинність парцел описується формулами від l_1, m_1, n_1, o_1 до l_4, m_2, n_2, o_2 .

Формалізовані, полікритеріальні типологічні схеми парцел теоретично можуть бути розширені та деталізовані. Крім того, відмітимо, що недостатньо опрацьованими в теорії та типології парцел є такі критерії як конфігурація, просторова стабільність, просторова рухомість (парцелохорія), напрями та тенденції їхнього розвитку, сукцесійність, стадійність, ініціальність, парцелярні смуги (пасма). Екотони та екотонотопи, як їхні основи, теоретично слід розглядати в якості індивідуалізованих суміжних парцел межуючих біогеоценозів.

Таблиця. 3.5.1

**Системи (I-II-III) типологічних критеріїв парцел біогеоценозів
аренних соснових лісів на основі їхньої символіки**

| I Екотопічна | II Елементно- морфологічна | III Генезисно- функціональна |
|---|--|--|
| A – рельєф парцел a ₁ – високі a ₂ – невисокі вершини a ₃ – улоговини, лощовини a ₄ – південні схили a ₅ – північні схили a ₆ – східні схили a ₇ – західні схили | F – число видів f ₁ – одно- f ₂ – дво- f ₃ – три- f ₄ – багатовидові | L – походження парцел l ₁ – природні l ₂ – природно-антропоіні l ₃ – антропоіно-природні l ₄ – антропоіні |
| | G – кількість екоморф g ₁ – одно- g ₂ – дво- g ₃ – три- g ₄ – багатоморфні | M – розвиток, походження m ₁ – корінні m ₂ – похідні |
| B – субстрати за зростанням трофності b ₁ – дуже бідні b ₂ – бідні b ₃ – середньо багаті b ₄ – багаті b ₅ – дуже багаті | H – горизонтальна диференційованість h ₁ – недиференційовані h ₂ – мало- h ₃ – помірно- h ₄ – складнодиференційовані | N – значення n ₁ – основні n ₂ – доповняльні |
| | C – субстрати за зволоженням c ₁ – сухі c ₂ – сухуваті c ₃ – свіжуваті c ₄ – свіжі c ₅ – вологі | I – вертикальна будова i ₁ – одно- i ₂ – дво- i ₃ – три- i ₄ – багатоярусні |
| D – освітлення d ₁ – помірне d ₂ – достатнє d ₃ – сильне | J – розподіл у БГЦ j ₁ – рівномірний j ₂ – нерівномірний j ₃ – групами рівномірно j ₄ – групами нерівномірно j ₅ – зонально групами j ₆ – злиті | |
| E – розміри за протяжністю, м e ₁ – 100 e ₂ – 200 e ₃ – 500 e ₄ – 1000 e ₅ – 1500 | K – розміщення у БГЦ k ₁ – серединні k ₂ – крайові k ₃ – екотонні (перехідні) k ₄ – сполучні k ₅ – обплямовуючі k ₆ – вкладені | |

Таблиця 3.5.2

Реальна та прогнозна періодична екотопічна система парцел аренних соснових лісів (періоди зволоження субстратів (c₁-c₂-c₃-c₄) і рівень освітлення парцел (d₁-d₂-d₃), підперіоди – профієність субстратів (b₁-b₂-b₃-b₄) і рельєфні відмінності (a₁-a₂-a₃-a₄-a₅-a₆)

| | | C | | | | | | | | | | | | |
|---|----------------|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | c ₁ | | | c ₂ | | | c ₃ | | | c ₄ | | | |
| A | a ₁ | a ₁ b ₁ d ₁ c ₁ | a ₁ b ₂ d ₁ c ₁ | a ₁ b ₃ d ₁ c ₁ | a ₁ b ₁ d ₁ c ₂ | a ₁ b ₂ d ₁ c ₂ | a ₁ b ₃ d ₁ c ₂ | a ₁ b ₁ d ₁ c ₃ | a ₁ b ₂ d ₁ c ₃ | a ₁ b ₃ d ₁ c ₃ | a ₁ b ₁ d ₁ c ₄ | a ₁ b ₂ d ₁ c ₄ | a ₁ b ₃ d ₁ c ₄ | a ₁ b ₁ d ₁ c ₄ |
| | a ₂ | a ₂ b ₁ d ₁ c ₁ | a ₂ b ₂ d ₁ c ₁ | a ₂ b ₃ d ₁ c ₁ | a ₂ b ₁ d ₁ c ₂ | a ₂ b ₂ d ₁ c ₂ | a ₂ b ₃ d ₁ c ₂ | a ₂ b ₁ d ₁ c ₃ | a ₂ b ₂ d ₁ c ₃ | a ₂ b ₃ d ₁ c ₃ | a ₂ b ₁ d ₁ c ₄ | a ₂ b ₂ d ₁ c ₄ | a ₂ b ₃ d ₁ c ₄ | a ₂ b ₁ d ₁ c ₄ |
| | a ₃ | a ₃ b ₁ d ₁ c ₁ | a ₃ b ₂ d ₁ c ₁ | a ₃ b ₃ d ₁ c ₁ | a ₃ b ₁ d ₁ c ₂ | a ₃ b ₂ d ₁ c ₂ | a ₃ b ₃ d ₁ c ₂ | a ₃ b ₁ d ₁ c ₃ | a ₃ b ₂ d ₁ c ₃ | a ₃ b ₃ d ₁ c ₃ | a ₃ b ₁ d ₁ c ₄ | a ₃ b ₂ d ₁ c ₄ | a ₃ b ₃ d ₁ c ₄ | a ₃ b ₁ d ₁ c ₄ |
| | a ₄ | a ₄ b ₁ d ₁ c ₁ | a ₄ b ₂ d ₁ c ₁ | a ₄ b ₃ d ₁ c ₁ | a ₄ b ₁ d ₁ c ₂ | a ₄ b ₂ d ₁ c ₂ | a ₄ b ₃ d ₁ c ₂ | a ₄ b ₁ d ₁ c ₃ | a ₄ b ₂ d ₁ c ₃ | a ₄ b ₃ d ₁ c ₃ | a ₄ b ₁ d ₁ c ₄ | a ₄ b ₂ d ₁ c ₄ | a ₄ b ₃ d ₁ c ₄ | a ₄ b ₁ d ₁ c ₄ |
| | a ₅ | a ₅ b ₁ d ₁ c ₁ | a ₅ b ₂ d ₁ c ₁ | a ₅ b ₃ d ₁ c ₁ | a ₅ b ₁ d ₁ c ₂ | a ₅ b ₂ d ₁ c ₂ | a ₅ b ₃ d ₁ c ₂ | a ₅ b ₁ d ₁ c ₃ | a ₅ b ₂ d ₁ c ₃ | a ₅ b ₃ d ₁ c ₃ | a ₅ b ₁ d ₁ c ₄ | a ₅ b ₂ d ₁ c ₄ | a ₅ b ₃ d ₁ c ₄ | a ₅ b ₁ d ₁ c ₄ |
| | a ₆ | a ₆ b ₁ d ₁ c ₁ | a ₆ b ₂ d ₁ c ₁ | a ₆ b ₃ d ₁ c ₁ | a ₆ b ₁ d ₁ c ₂ | a ₆ b ₂ d ₁ c ₂ | a ₆ b ₃ d ₁ c ₂ | a ₆ b ₁ d ₁ c ₃ | a ₆ b ₂ d ₁ c ₃ | a ₆ b ₃ d ₁ c ₃ | a ₆ b ₁ d ₁ c ₄ | a ₆ b ₂ d ₁ c ₄ | a ₆ b ₃ d ₁ c ₄ | a ₆ b ₁ d ₁ c ₄ |
| B | a ₁ | a ₁ b ₁ d ₂ c ₁ | a ₁ b ₂ d ₂ c ₁ | a ₁ b ₃ d ₂ c ₁ | a ₁ b ₁ d ₂ c ₂ | a ₁ b ₂ d ₂ c ₂ | a ₁ b ₃ d ₂ c ₂ | a ₁ b ₁ d ₂ c ₃ | a ₁ b ₂ d ₂ c ₃ | a ₁ b ₃ d ₂ c ₃ | a ₁ b ₁ d ₂ c ₄ | a ₁ b ₂ d ₂ c ₄ | a ₁ b ₃ d ₂ c ₄ | a ₁ b ₁ d ₂ c ₄ |
| | a ₂ | a ₂ b ₁ d ₂ c ₁ | a ₂ b ₂ d ₂ c ₁ | a ₂ b ₃ d ₂ c ₁ | a ₂ b ₁ d ₂ c ₂ | a ₂ b ₂ d ₂ c ₂ | a ₂ b ₃ d ₂ c ₂ | a ₂ b ₁ d ₂ c ₃ | a ₂ b ₂ d ₂ c ₃ | a ₂ b ₃ d ₂ c ₃ | a ₂ b ₁ d ₂ c ₄ | a ₂ b ₂ d ₂ c ₄ | a ₂ b ₃ d ₂ c ₄ | a ₂ b ₁ d ₂ c ₄ |
| | a ₃ | a ₃ b ₁ d ₂ c ₁ | a ₃ b ₂ d ₂ c ₁ | a ₃ b ₃ d ₂ c ₁ | a ₃ b ₁ d ₂ c ₂ | a ₃ b ₂ d ₂ c ₂ | a ₃ b ₃ d ₂ c ₂ | a ₃ b ₁ d ₂ c ₃ | a ₃ b ₂ d ₂ c ₃ | a ₃ b ₃ d ₂ c ₃ | a ₃ b ₁ d ₂ c ₄ | a ₃ b ₂ d ₂ c ₄ | a ₃ b ₃ d ₂ c ₄ | a ₃ b ₁ d ₂ c ₄ |
| | a ₄ | a ₄ b ₁ d ₂ c ₁ | a ₄ b ₂ d ₂ c ₁ | a ₄ b ₃ d ₂ c ₁ | a ₄ b ₁ d ₂ c ₂ | a ₄ b ₂ d ₂ c ₂ | a ₄ b ₃ d ₂ c ₂ | a ₄ b ₁ d ₂ c ₃ | a ₄ b ₂ d ₂ c ₃ | a ₄ b ₃ d ₂ c ₃ | a ₄ b ₁ d ₂ c ₄ | a ₄ b ₂ d ₂ c ₄ | a ₄ b ₃ d ₂ c ₄ | a ₄ b ₁ d ₂ c ₄ |
| | a ₅ | a ₅ b ₁ d ₂ c ₁ | a ₅ b ₂ d ₂ c ₁ | a ₅ b ₃ d ₂ c ₁ | a ₅ b ₁ d ₂ c ₂ | a ₅ b ₂ d ₂ c ₂ | a ₅ b ₃ d ₂ c ₂ | a ₅ b ₁ d ₂ c ₃ | a ₅ b ₂ d ₂ c ₃ | a ₅ b ₃ d ₂ c ₃ | a ₅ b ₁ d ₂ c ₄ | a ₅ b ₂ d ₂ c ₄ | a ₅ b ₃ d ₂ c ₄ | a ₅ b ₁ d ₂ c ₄ |
| | a ₆ | a ₆ b ₁ d ₂ c ₁ | a ₆ b ₂ d ₂ c ₁ | a ₆ b ₃ d ₂ c ₁ | a ₆ b ₁ d ₂ c ₂ | a ₆ b ₂ d ₂ c ₂ | a ₆ b ₃ d ₂ c ₂ | a ₆ b ₁ d ₂ c ₃ | a ₆ b ₂ d ₂ c ₃ | a ₆ b ₃ d ₂ c ₃ | a ₆ b ₁ d ₂ c ₄ | a ₆ b ₂ d ₂ c ₄ | a ₆ b ₃ d ₂ c ₄ | a ₆ b ₁ d ₂ c ₄ |
| B | b ₁ | a ₁ b ₁ d ₃ c ₁ | a ₂ b ₁ d ₃ c ₁ | a ₃ b ₁ d ₃ c ₁ | a ₁ b ₁ d ₃ c ₂ | a ₂ b ₁ d ₃ c ₂ | a ₃ b ₁ d ₃ c ₂ | a ₁ b ₁ d ₃ c ₃ | a ₂ b ₁ d ₃ c ₃ | a ₃ b ₁ d ₃ c ₃ | a ₁ b ₁ d ₃ c ₄ | a ₂ b ₁ d ₃ c ₄ | a ₃ b ₁ d ₃ c ₄ | a ₁ b ₁ d ₃ c ₄ |
| | b ₂ | a ₁ b ₂ d ₃ c ₁ | a ₂ b ₂ d ₃ c ₁ | a ₃ b ₂ d ₃ c ₁ | a ₁ b ₂ d ₃ c ₂ | a ₂ b ₂ d ₃ c ₂ | a ₃ b ₂ d ₃ c ₂ | a ₁ b ₂ d ₃ c ₃ | a ₂ b ₂ d ₃ c ₃ | a ₃ b ₂ d ₃ c ₃ | a ₁ b ₂ d ₃ c ₄ | a ₂ b ₂ d ₃ c ₄ | a ₃ b ₂ d ₃ c ₄ | a ₁ b ₂ d ₃ c ₄ |
| | b ₃ | a ₁ b ₃ d ₃ c ₁ | a ₂ b ₃ d ₃ c ₁ | a ₃ b ₃ d ₃ c ₁ | a ₁ b ₃ d ₃ c ₂ | a ₂ b ₃ d ₃ c ₂ | a ₃ b ₃ d ₃ c ₂ | a ₁ b ₃ d ₃ c ₃ | a ₂ b ₃ d ₃ c ₃ | a ₃ b ₃ d ₃ c ₃ | a ₁ b ₃ d ₃ c ₄ | a ₂ b ₃ d ₃ c ₄ | a ₃ b ₃ d ₃ c ₄ | a ₁ b ₃ d ₃ c ₄ |
| | b ₄ | a ₁ b ₄ d ₃ c ₁ | a ₂ b ₄ d ₃ c ₁ | a ₃ b ₄ d ₃ c ₁ | a ₁ b ₄ d ₃ c ₂ | a ₂ b ₄ d ₃ c ₂ | a ₃ b ₄ d ₃ c ₂ | a ₁ b ₄ d ₃ c ₃ | a ₂ b ₄ d ₃ c ₃ | a ₃ b ₄ d ₃ c ₃ | a ₁ b ₄ d ₃ c ₄ | a ₂ b ₄ d ₃ c ₄ | a ₃ b ₄ d ₃ c ₄ | a ₁ b ₄ d ₃ c ₄ |
| | b ₁ | a ₁ b ₁ d ₄ c ₁ | a ₂ b ₁ d ₄ c ₁ | a ₃ b ₁ d ₄ c ₁ | a ₁ b ₁ d ₄ c ₂ | a ₂ b ₁ d ₄ c ₂ | a ₃ b ₁ d ₄ c ₂ | a ₁ b ₁ d ₄ c ₃ | a ₂ b ₁ d ₄ c ₃ | a ₃ b ₁ d ₄ c ₃ | a ₁ b ₁ d ₄ c ₄ | a ₂ b ₁ d ₄ c ₄ | a ₃ b ₁ d ₄ c ₄ | a ₁ b ₁ d ₄ c ₄ |
| | b ₂ | a ₁ b ₂ d ₄ c ₁ | a ₂ b ₂ d ₄ c ₁ | a ₃ b ₂ d ₄ c ₁ | a ₁ b ₂ d ₄ c ₂ | a ₂ b ₂ d ₄ c ₂ | a ₃ b ₂ d ₄ c ₂ | a ₁ b ₂ d ₄ c ₃ | a ₂ b ₂ d ₄ c ₃ | a ₃ b ₂ d ₄ c ₃ | a ₁ b ₂ d ₄ c ₄ | a ₂ b ₂ d ₄ c ₄ | a ₃ b ₂ d ₄ c ₄ | a ₁ b ₂ d ₄ c ₄ |

Реальна типологія парцел аренних соснових лісів повністю відповідає типологічним побудовам і об'єктивним визначенням типів лісів О.Л.Бельгарда (1950, 1970), проте вона є поліваріантною, тому що в межах кожного лісу можна виділити декілька типів парцел, у залежності від конкретної деталізації кожного типу лісу та субстратів. Аренні соснові ліси (як і будь-які) є здебільшого поліпарцелярними системами. Відповідно цьому в аренних соснових лісах можна виділяти реальні різнощільнолісові та різнощільнотравні парцели з різним заповненням горизонтального та вертикального простору, з відмінностями екологічного, елементно-морфологічного та генезисно-функціонального типів.

На основі принципу нерівнобічного багатокутника в кожній із цих систем формалізовано виражені літерами критерії можна поєднувати та визначати типологічні формули парцел (від $a_1, b_1, c_1, d_1, e_1, f_1, g_1, h_1, i_1, j_1, k_1, l_1, m_1, n_1, o_1$ до $a_7, b_5, c_5, d_3, e_5, f_4, g_4, h_4, i_4, j_6, k_6, l_4, m_2, n_2, o_2$).

Істотна зміна властивостей субстратів парцел (монопсамопедонів) визначається, насамперед, рівнями зволоженості в різних морфах рельєфу.

У теоретичній деталізації типів парцел на основі великих періодів рівнів зволоження $c_1-c_2-c_3-c_4$ і їхніх підперіодів рівнів трофності $b_1-b_2-b_3-b_4$ враховуються також допоміжні періоди — рівні освітлення $d_1-d_2-d_3$ і підперіоди в них — рельєфні відмінності $a_1-a_2-a_3-a_4-a_5-a_6-a_7$.

Об'єктивно, варіативно, ймовірно можливі типи парцел по різному виділяються на фоні багаторічного більш або менш, сталого комплексу кліматичних умов або їхніх аномалій, насамперед відносно нормальної для степу кількості опадів, її зменшення (посуха) чи збільшення.

Теоретично, типологічна періодична екологічна система парцел виходить за межі об'єктивно існуючих станів субстратів, освітлення і виділів рельєфу, збагачуючи можливості встановлення типів парцел. Так, кожний період зволоження $c_1-c_2-c_3-c_4$ може однозначно визначати всі типи парцел у його межах (табл. 3.5.2).

На фоні середньої багаторічної форми опадів за типами першого періоду парцели пласких знижених форм рельєфу (a_3), улоговин і лоцовин (a_4) можуть бути сухуватими, другого періоду (c_2) — свіжуватими боровими, третього (c_3) — свіжими, четвертого (c_4) — вологими. Отже, можливі варіативні зміни випередження типів парцел, а також їхній зворотний хід на фоні зволоження субстратів.

Імовірно можливою (проте з різними рівнями) є зміни зволоження різних (усіх) морф рельєфу та варіативність трофічних характеристик субстратів.

У межах відведеного об'єму періодичної типологічної екотопічної — системи парцел нам не вдалося охопити повно усі типологічні критерії, тому ми вважаємо можливим розширити цю систему (табл. 3.5.4), використавши критерії найвищого зволоження (c_5) і самої високої трофності субстратів (b_5), одержавши таким чином завершення екотопічної системи.

Таблиця 3.5.4

Типи парцел на фоні вищих періоду зволоженості (c_5) та підперіодів: трофності субстратів В (b_1 - b_2 - b_3 - b_4 - b_5), періодів освітленості D (d_1 - d_2 - d_3) і підперіодів рельєфних відмінностей А (a_1 - a_2 - a_3 - a_4 - a_5 - a_6 - a_7)

| | | Рівень зволоженості (c_5) | | | | | | |
|--------------------------|-------|-------------------------------|----------------|----------------|----------------|----------------|-------|------------------------|
| Рельєфні відмінності (А) | a_1 | $a_1b_1c_5d_1$ | $a_1b_2c_5d_1$ | $a_1b_3c_5d_1$ | $a_1b_4c_5d_1$ | $a_1b_5c_5d_1$ | d_1 | Рівні освітленості (D) |
| | a_2 | $a_2b_1c_5d_1$ | $a_2b_2c_5d_1$ | $a_2b_3c_5d_1$ | $a_2b_4c_5d_1$ | $a_2b_5c_5d_1$ | | |
| | a_3 | $a_3b_1c_5d_1$ | $a_3b_2c_5d_1$ | $a_3b_3c_5d_1$ | $a_3b_4c_5d_1$ | $a_3b_5c_5d_1$ | | |
| | a_4 | $a_4b_1c_5d_1$ | $a_4b_2c_5d_1$ | $a_4b_3c_5d_1$ | $a_4b_4c_5d_1$ | $a_4b_5c_5d_1$ | | |
| | a_5 | $a_5b_1c_5d_1$ | $a_5b_2c_5d_1$ | $a_5b_3c_5d_1$ | $a_5b_4c_5d_1$ | $a_5b_5c_5d_1$ | | |
| | a_6 | $a_6b_1c_5d_1$ | $a_6b_2c_5d_1$ | $a_6b_3c_5d_1$ | $a_6b_4c_5d_1$ | $a_6b_5c_5d_1$ | | |
| | a_7 | $a_7b_1c_5d_1$ | $a_7b_2c_5d_1$ | $a_7b_3c_5d_1$ | $a_7b_4c_5d_1$ | $a_7b_5c_5d_1$ | | |
| | a_1 | $a_1b_1c_5d_2$ | $a_1b_2c_5d_2$ | $a_1b_3c_5d_2$ | $a_1b_4c_5d_2$ | $a_1b_5c_5d_2$ | d_2 | |
| | a_2 | $a_2b_1c_5d_2$ | $a_2b_2c_5d_2$ | $a_2b_3c_5d_2$ | $a_2b_4c_5d_2$ | $a_2b_5c_5d_2$ | | |
| | a_3 | $a_3b_1c_5d_2$ | $a_3b_2c_5d_2$ | $a_3b_3c_5d_2$ | $a_3b_4c_5d_2$ | $a_3b_5c_5d_2$ | | |
| | a_4 | $a_4b_1c_5d_2$ | $a_4b_2c_5d_2$ | $a_4b_3c_5d_2$ | $a_4b_4c_5d_2$ | $a_4b_5c_5d_2$ | | |
| | a_5 | $a_5b_1c_5d_2$ | $a_5b_2c_5d_2$ | $a_5b_3c_5d_2$ | $a_5b_4c_5d_2$ | $a_5b_5c_5d_2$ | | |
| | a_6 | $a_6b_1c_5d_2$ | $a_6b_2c_5d_2$ | $a_6b_3c_5d_2$ | $a_6b_4c_5d_2$ | $a_6b_5c_5d_2$ | | |
| | a_7 | $a_7b_1c_5d_2$ | $a_7b_2c_5d_2$ | $a_7b_3c_5d_2$ | $a_7b_4c_5d_2$ | $a_7b_5c_5d_2$ | | |
| | a_1 | $a_1b_1c_5d_3$ | $a_1b_2c_5d_3$ | $a_1b_3c_5d_3$ | $a_1b_4c_5d_3$ | $a_1b_5c_5d_3$ | d_3 | |
| | a_2 | $a_2b_1c_5d_3$ | $a_2b_2c_5d_3$ | $a_2b_3c_5d_3$ | $a_2b_4c_5d_3$ | $a_2b_5c_5d_3$ | | |
| | a_3 | $a_3b_1c_5d_3$ | $a_3b_2c_5d_3$ | $a_3b_3c_5d_3$ | $a_3b_4c_5d_3$ | $a_3b_5c_5d_3$ | | |
| | a_4 | $a_4b_1c_5d_3$ | $a_4b_2c_5d_3$ | $a_4b_3c_5d_3$ | $a_4b_4c_5d_3$ | $a_4b_5c_5d_3$ | | |
| | a_5 | $a_5b_1c_5d_3$ | $a_5b_2c_5d_3$ | $a_5b_3c_5d_3$ | $a_5b_4c_5d_3$ | $a_5b_5c_5d_3$ | | |
| | a_6 | $a_6b_1c_5d_3$ | $a_6b_2c_5d_3$ | $a_6b_3c_5d_3$ | $a_6b_4c_5d_3$ | $a_6b_5c_5d_3$ | | |
| | a_7 | $a_7b_1c_5d_3$ | $a_7b_2c_5d_3$ | $a_7b_3c_5d_3$ | $a_7b_4c_5d_3$ | $a_7b_5c_5d_3$ | | |
| | | b_1 | b_2 | b_3 | b_4 | b_5 | | |
| | | Трофність субстратів (В) | | | | | | |

Парцели, формули яких складають, у числі інших, критерії c_5 і b_5 є найбільш рослиннопридатними, добре зволженими та з багатими (родючими) субстратами, що можуть забезпечувати розвиток гігрофільних і мегатрофних (за О. Л. Бельгардом, 1950) видів.

Загалом теорія парцелярності біогеоценозів поки що опрацьована у визначальних своїх засновках і вона та її типологія потребують подальшої розробки, поповнення та переосмислення змісту.

ЧАСТИНА 4. ТЕОРЕТИЧНІ ПРОБЛЕМИ АЛЕЛОПАТІЇ ТА ВЗАЄМОВІДНОСИНИ РОСЛИН

4.1. Методологія та теорія алелопатії

Алелопатія є взаємним впливом рослин на основі виділованих 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. Матвеевим (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 сутність 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 (1944) уявлення про хімічну біоценологію, загальнобіологічний підхід у теорії алелопатії, звернення до її біосферної еволюційної ролі дозволяють згідно з розробками багатьох авторів (Чернобривенко, 1956; Гродзинский, 1973; Иванов, 1972; Райс, 1978; Матвеев, 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.

Всі 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 зумовленими, 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 рекомбінантами. Речовинам, які виділяються, притаманна видоспецифічність, поліфункціональна значущість, інформаційна, сигнальна, енергетична, метаболічна, трофічна роль у життєдіяльності, розвитку, розмноженні організмів, у коротко- чи довготривалій еволюції біогеоценозів.

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, міметизм, стреси, морфози, фенокопії, мутації.

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

Особливе, специфічне індивідуальне середовищотворення 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 біогеоценозах формуються **специфічні та неспецифічні біохімічні ланцюги та сіті, котрі поєднують пасовищні та детритні трофічні ланцюги в одну систему** взаємозумовленого існування організмів.

Речовини, що виділяються рослинними організмами, можуть визначити візерункуватість будови, мозаїчність рослинних угруповань, їхнього біохімічного та фітонцидного середовища, як 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, рухливої сфери легких виділень в біогеоценозах.

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, біогенної). Невизначена множинність формованих і виділюваних речовин і продуктів їхнього хімічного реагування інтегрується і складає біохімічний фон будь-яких взаємодій організмів. Біохімічне середовище має свій невизначено великий фонд (набір, пул) сполук, ємність 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 та ґрунті модифікуються великими масами легких і водорозчинних речовин, які пасивно виділяються та вимиваються з надземних і підземних частин, крім активної екскреції. Біологічні види загалом взаємодіють, створюючи спільне середовище біогеоценозу і власні осередки (чарунки) в 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 зумовленість 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, так: 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 статистики та динаміки взаємодій організмів; 3) організованість біохімічного простору (як сукупності зв'язків) 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, Шанда, 1966) модифіковане в біохімічне середовище фітоценозу (Марков, 1962), алелопатичну сферу (Гродзинский, 1973), алелопатичний режим (Матвеев, 1985) фітоценозу. Біогенне поле рослин (Уранов, 1965) 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, проте частково реалізовані у визначеннях типів і форм взаємодій складності біохімічного середовища та 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 всіх організмів загалом; 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, 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, зміст, місце алелопатії в 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 алелопатичних 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-, три- 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 організмів.

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

Сутність самої алелопатії неоднозначно, але достатньо наближено визначалася різними авторами в її зв'язках з хімічною біогеоценологією, алелохімією, телетоксією, алелобіохімією (Гродзинский, 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 незіставимими. Коректніше, обмежувати біогеоценологічну та біосферну роль алелопатії її вихідним розумінням і доповнювати розумінням її як проявами руху речовин, енергії та інформації в сітях взаємообумовленого існування організмів у біогенній міграції елементів у біосфері (Чернобривенко, Шанда, 1970). В 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 однібічними, 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, ценологічну, 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.

4.2. Біохімічний простір біогеоценозу, його організованість і взаємозв'язки організмів

Теоретизація проблематики хімічної біоценології об'єктивно виводить на її осмислення з позицій організованості біогеоценозу. Організованість є певним рівнем взаємозумовленості 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. Шелфорду сформулювати положення про сіті живлення чи трофічні сіті. Звертаючи увагу на суттєву важливість у біогеоценозах трофічних зв'язків, Д. М. Кашкаров 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, розглядалися 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-функціональному, відношенні, хоч достатньо очевидно вважалися інтегруюча (системотвірна) роль усіх внутрішньо- та міжвидових взаємовідносин, за І. І. Шмальгаузенем (1968). Маючи на увазі, що для взаємодій 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, їхніх 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 зумовлені різними факторами, у тому числі біохімічними впливами (алелохімічні стреси), можуть мати наближені фізіолого-біохімічні внутрішні стани та зовнішні прояви, проте явища та процеси генотипічних реакцій мають 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 процеси внутрішнього середовища будь-якого організму (ті чи інші синтези, біохімічні явища і процеси, зміна концентрації речовин у цитоплазмі, інтенсивність вбирання та виділення води, тих або інших газів, хімічних елементів, зрушення ростових процесів, явищ росту та диференціації клітин) у кожному конкретному випадку утворюють складну систему реагування на той або інший вплив.

Морфологічно більшість специфічних реакцій виявляються у вигляді неспецифічної схожості з іншими (іншої етиології) змінами життєдіяльності організму. Таким чином, у теорії адаптацій та стресів 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 (Киршенблат, 1972) — сигналні, захисні, середовищотвірні, модифікуючі морфологію, фізіологію, біохімію, поведінку організмів тощо. Речовини, що виділяються, сприймаються, поглинаються організмами, зумовлюють сітьову структуру багатьох зв'язків організмів. Так, фаготрофія (життя за рахунок поїдання), в 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 канали біохімічних зв'язків невід'ємними від трофічних. Трофічні ланцюги та трофічні сіті за своєю природою не охоплюють всієї різноманітності біохімічних зв'язків, які забезпечують системоформування біогеоценозу.

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

Сітки біохімічних (алелохімічних) зв'язків організмів (Шанда, 1985, 1990) утворюються не тільки на основі прямих, але й непрямих багатоступінчастих 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 сіті будь-якого біогеоценозу. Біохімічні ланцюги та чарунки сітей одних і тих же видів у різних угрупованнях характеризуються певним рівнем специфічності залежно від біохімічного середовища (Чernобривенко, Шанда, 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 загальній та біохімічній структурі, 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 мічених 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. В межах кожного типу відносин можуть бути виявлені різні форми зв'язків і взаємодій — нейтралізм, антибіоз, симбіоз, які окреслюють усі 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, зумовленого його природою, напруженістю та інтенсивністю, в реагуючому організмі розвиваються ті чи інші елементарні процеси (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, в плані проблеми, що розглядається нами, біогеоценози являють собою складну, таку,

що змінюється, хімічну мозаїку організмів або їхніх решток 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 композиції 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 виділювані речовини всього сапробіонтного комплексу біогеоценозу. Разом з тим вкажемо на свідчення алелопатично зумовлених змін мозаїчності, візерунковатості та складу рослинних угруповань під впливом летких і водорозчинних речовин деяких видів (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 сіток 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 сенсорна та трофічна спеціалізація, що визначається вторинними речовинами рослин, тобто такими, які не відіграють важливої ролі в первинних метаболічних процесах (синтезах, диханні і т. п.). Дж. Харборн (1983), узагальнюючи дані з біохімічної екології, звертав увагу на біохімічну коеволюцію тварин, рослин (нижчих і вищих), та 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 Дж. 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 або менш спеціалізовані в своїй трофіці; 3) різні види рослин, які є хазяїнами комах, можуть мати схожі вторинні речовини, але відрізнятися анатомо-морфологічними особливостями; 4) багато вторинних сполук токсичні для комах, але абсолютно токсичних не існує; 5) для покритонасінних рослин характерна видова (родова) спеціалізація в накопиченні вторинних сполук тільки певного класу; 6) вторинні сполуки можуть характеризувати хімічну мімікрію рослин; 7) їхня токсичність може бути прихованою, неповною чи такою, що не підлягає точному визначенню. Дж. Харборн детально розглядає екологію та особливо біохімію запилення (у тому числі роль легких речовин), дію рослинних токсинів на тварин, гормональні взаємодії між рослинами та тваринами (гормони линьки та ювенільні гормони комах у рослинах), дію вторинних речовин як харчових атрактантів та детергентів, роль феромонів та інших захисних речовин тварин, біохімічну взаємодію вищих та нижчих рослин (власне аелопатію).

Складна біохімічна взаємодія та коеволуційні зв'язки в природних біогеоценозах визначаються зеленою мозаїкою їхніх рослинних угруповань. Проблема біохімічних сіток біогеоценозів є однією з ключових у біохімічній екології. Структура біохімічної сітки може бути тільки простою моделлю трофічної. 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 біологічно активних речовин, видова та родова специфіка вторинних рослинних сполук свідчать про ефективність неспецифічних сполук рослинного походження та є показником складності та невизначеності біохімічних зв'язків. Біохімічні взаємовпливи характеризуються широкою значущістю як засіб не тільки внутрішньо-, але й міжбіогеоценотичних зв'язків та як інтегруючий фактор у масштабах ландшафтів і, загалом, біосфери.

Ефекти впливу організмів на всіх ланках біохімічних ланцюгів та сіток біогеоценозів відзначаються їхньою біогеоценотичною значущістю як факторів середовища, споживання корму та сприймання біологічно активних речовин. Екологічний вплив виділень організмів усіх функціональних груп (продуценти, консументи, біоредуктори) та специфічного детритного комплексу біогеоценозів пов'язаний з їхньою діяльністю як екзогенних регуляторів росту, розвитку, життєдіяльності,

реакцій, поведінки, 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 міжбіогенотичному 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 сіток біогеоценозів мало обґрунтована в теоретичному відношенні та практично не використовується. Біохімічні зв'язки рослинних організмів утворюють базовий рівень біохімічних сіток усіх угруповань. На їхній основі розвиваються інші біохімічні сіті. Біохімічні сіті біогеоценозів значно складніші трофічних, вони поєднують пасовищні та детритні ланцюги та сіті, тобто зв'язки автотрофних і гетеротрофних організмів незалежно від їхньої трофічної спеціалізації, як у середині груп, так і між ними. Реальність біохімічних сіток, як і самого біохімічного взаємовпливу, 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. Він, як система, характеризує також коеволюційні зв'язки організмів, які зонально екологічно та біохімічно зумовлені.

У міжбіогеоценозичних зв'язках має місце накладання сфер легких речовин, яке зумовлене 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 функціонування видів.

На основі уявлень про хімічний взаємовплив організмів, як ланки в біогенній міграції речовин та сутнісний прояв руху речовин,

енергії та інформації в біосфері (Чернобривенко, Шанда, 1970), ми, з позицій загальноекологічного та біогеохімічного осмислення сутності біохімічних ланцюгів, сіток, 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, багатопланове, 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. В 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) чи не виявлятися в певні періоди чи зовсім (нейтралізм). Поняття зв'язку може характеризувати різноманітні процеси, відносно 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 (Перельман, 1989).

Сфері летких речовин біохімічного середовища, як особливому біогенному тілу та динамічній системі, притаманними є різноспрямовані, вітрозумовлені рухи, турбулентність, дифузні, застійні явища, розсіювання, поглинання ґрунтом, частково, головним чином, рослинами. Біохімічне середовища, 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 сутісні в сітьовій організованості взаємозумовленого існування організмів біогеоценозу, а його біохімічне середовище є складною системою, у якій реалізуються біохімічні та всі інші зв'язки організмів.

4.3. Взаємовідношення рослин у ґрунті

Екологічна багатозначність ґрунтів (Рассел, 1955; Наумов, 1963; Зонн, 1964; Сукачев, 1964; Блэк, 1973; Ковда, 1973; Перельман,

1989; Ковальський, 1974; Карпачевский, 1983; Добровольський, 1983; Белова, 1999) 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 в: 1) 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.

Вони 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 водойм; 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) фактори 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 взаємозумовленого існування, які включають трофічні, біохімічні та інші взаємозалежності.

Кожен вид займає певне положення в цих сітях, 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 сприяє цілісності угруповання, що було доведено в дослідях з кореневими виділеннями та міграцією радіонуклідів (Іванов, 1973; Рахтеєнко, 1966; Верховская, 1972). У теорії та практиці досліджень конкурентних, інших 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 активностей та реакцій.

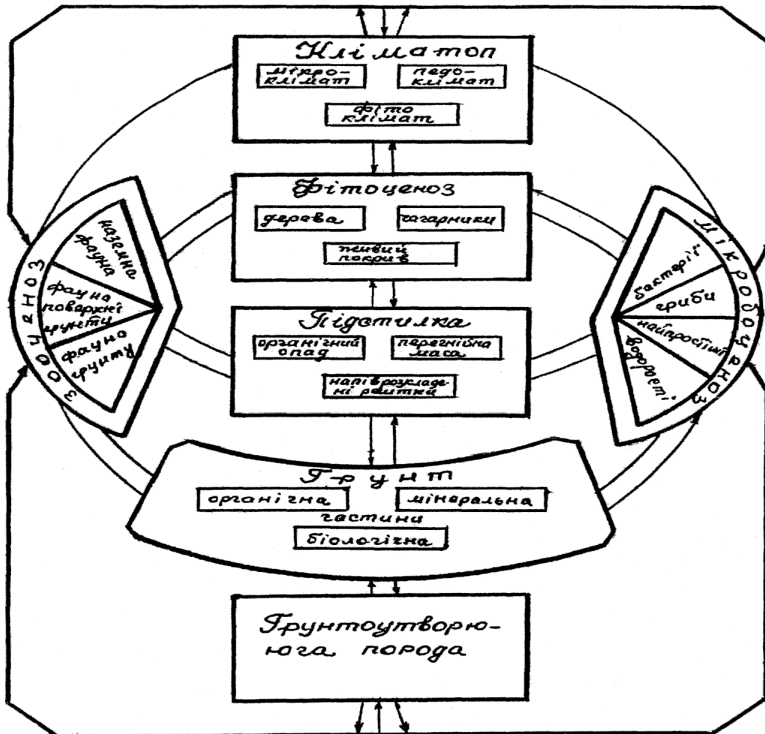


Рис. 4.3.1. Деталізована схема будови лісового біогеоценозу (Травлев, 1973)

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, адаптаціогенезі, 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 вимиваються опадами з надземних органів рослин і їхніх решток на поверхні ґрунту, та речовини, що виділяються підземними органами рослин у процесі життя та розкладання решток (рис. 4.3.1). Усе це зумовлює особливий стан ґрунту для взаємодії кореневих систем, їхні обмінні та необмінні процеси, винесення хімічних елементів. Конкуренція рослинних організмів у ґрунті, як збіг їхніх потреб щодо того чи іншого хімічного елементу (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 алелопатичних речовин як мутагенів (Шанда, 1976).

У системі рослинних екоморф О.Л.Бельгарда (1950) 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, ємностями 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 угрупованні 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. **Середовищевірні 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 ризосферних, мікро- та мікобіот. 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.

Пристосованість рослин до умов зволоження ґрунту були охарактеризовані О. Л. Бельгардом як гігоморфність. Серед гігоморф виділені такі рослини здатні: 1) існувати в умовах недостатнього зволоження ґрунтів — ксерофіти, 2) 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 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 («мощность») 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 — положенням виду в певному фітоценозі та можливістю зберігати його (положення) протягом років і під впливом короточасних 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 середовищеворенні при взаємодії двох або більшого числа**

організмів одного чи різних видів на фоні багатofакторної зумовленості 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 (1950), екоморфи степів — степанти, луків — пратанти, лісів — сільванти, 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 ценозі свої екологічні позиції.

Усі взаємовідношення ценоморф, особливо конкурентні, не опрацьовані щодо їхньої трофо- та гігроморфності. 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 гігроморфічних характеристик.**

Ценоморфи — рудеранти, які можуть траплятися у степових агрофітоценозах, мають різну трофо- і гігроморфічну (за В.В.Тарасовим, 2005) належність: *Setaria glauca* (L.) Р. Beauv. — мегатроф, мезоксерофіт; *Setaria viridis* (L.) Р. Beauv. — олігомезотроф, ксеромезофіт; *Echinochloa crusgalli* (L.) Р. Beauv. — олігомегатроф, мезогігрофіт; *Elytigia 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 гігроморфічними можливостями. У сосняках з лишайниками основні види, описані О.Л.Бельгардом (1950) як ценоморфи, були степантами, псамофітами, у трофоморфічному відношенні — оліготрофами, але як гігроморфи вони більш диференційовані: *Festuca beckeri* (Hack.) Trautv. — ксерофіт; *Potentilla arenaria* Borkh. — ксеромезофіт; *Allysum 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 гігроморфічно 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, вибіркову, 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 supine* Wahlenb. — оліготроф, ксеромезофіт, сільвант, пратант, степант; *Hieracium echioides* (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. Гіроморфічно 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, гірофіт, палюдант; *Carex acutiformis* Ehrh. — мезотроф, мезогірофіт, сільвант, палюдант; *Phragmites australis* (Cau.) Trin. ex. Steud. — мезотроф, мезогірофіт, палюдант. Можливості широких модифікацій такого угруповання при зміні клімату обмежені, зниження зволоженості ґрунту в конкурентних відношеннях покриває можливості мезофітів.

У теорії екоморфічного аналізу рослинності ймовірнісними є явища та процеси формування спрощених і ускладнених спектрів екоморф. Залежно від трофності та зволоженості ґрунтів це забезпечує варіабельність 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 гігоморфічна 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 гігоморфічному відношеннях. Зростання трофності та заплавності ґрунтів одночасно характеризує збільшення екоморфічного, особливо трофо- та гігоморфічного різноманіття.

В 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 багатофакторно екологічно та онтогенетично зумовлені. Трофоморфи, близькі чи віддалені в своєму онтогенетичному розвитку, взаємодіють по-різному. Формалізовано збіги потреб і особливостей споживання будь-якого хімічного елементу (загалом ресурсу) при конкурентних взаємовідношеннях двох трофоморф А і В (незалежно від інших їхніх екоморфічних характеристик) можна звести в періодичну типологічну систему (табл. 4.3.1 і 4.3.2). 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 $a_3v_1b_1t_1$ показує, що трофоморфа А має максимальні потреби, але низький рівень споживання ресурсу, а трофоморфа В відзначається мінімальними потребами та малою швидкістю споживання ресурсу.

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

| | | Потреби трофморфи В | | | | | | | | | | | | | | | |
|----------------------|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|----------------|--|--|--|
| | | b ₀ | | | b ₁ | | | b ₂ | | | b ₃ | | | | | | |
| | | a ₀ v ₁ b ₀ t ₁ | a ₀ v ₂ b ₀ t ₁ | a ₀ v ₃ b ₀ t ₁ | a ₀ v ₁ b ₁ t ₁ | a ₀ v ₂ b ₁ t ₁ | a ₀ v ₃ b ₁ t ₁ | a ₀ v ₁ b ₂ t ₁ | a ₀ v ₂ b ₂ t ₁ | a ₀ v ₃ b ₂ t ₁ | a ₀ v ₁ b ₃ t ₁ | a ₀ v ₂ b ₃ t ₁ | a ₀ v ₃ b ₃ t ₁ | t ₁ | | | |
| a₀ | a ₀ v ₁ b ₀ t ₂ | a ₀ v ₁ b ₀ t ₂ | a ₀ v ₂ b ₀ t ₂ | a ₀ v ₃ b ₀ t ₂ | a ₀ v ₁ b ₁ t ₂ | a ₀ v ₂ b ₁ t ₂ | a ₀ v ₃ b ₁ t ₂ | a ₀ v ₁ b ₂ t ₂ | a ₀ v ₂ b ₂ t ₂ | a ₀ v ₃ b ₂ t ₂ | a ₀ v ₁ b ₃ t ₂ | a ₀ v ₂ b ₃ t ₂ | a ₀ v ₃ b ₃ t ₂ | t ₂ | | | |
| | a ₀ v ₁ b ₀ t ₃ | a ₀ v ₂ b ₀ t ₃ | a ₀ v ₃ b ₀ t ₃ | a ₀ v ₁ b ₁ t ₃ | a ₀ v ₂ b ₁ t ₃ | a ₀ v ₃ b ₁ t ₃ | a ₀ v ₁ b ₂ t ₃ | a ₀ v ₂ b ₂ t ₃ | a ₀ v ₃ b ₂ t ₃ | a ₀ v ₁ b ₃ t ₃ | a ₀ v ₂ b ₃ t ₃ | a ₀ v ₃ b ₃ t ₃ | a ₀ v ₃ b ₃ t ₃ | t ₃ | | | |
| | a ₁ v ₁ b ₀ t ₁ | a ₁ v ₂ b ₀ t ₁ | a ₁ v ₃ b ₀ t ₁ | a ₁ v ₁ b ₁ t ₁ | a ₁ v ₂ b ₁ t ₁ | a ₁ v ₃ b ₁ t ₁ | a ₁ v ₁ b ₂ t ₁ | a ₁ v ₂ b ₂ t ₁ | a ₁ v ₃ b ₂ t ₁ | a ₁ v ₁ b ₃ t ₁ | a ₁ v ₂ b ₃ t ₁ | a ₁ v ₃ b ₃ t ₁ | a ₁ v ₃ b ₃ t ₁ | t ₁ | | | |
| a₁ | a ₁ v ₁ b ₀ t ₂ | a ₁ v ₂ b ₀ t ₂ | a ₁ v ₃ b ₀ t ₂ | a ₁ v ₁ b ₁ t ₂ | a ₁ v ₂ b ₁ t ₂ | a ₁ v ₃ b ₁ t ₂ | a ₁ v ₁ b ₂ t ₂ | a ₁ v ₂ b ₂ t ₂ | a ₁ v ₃ b ₂ t ₂ | a ₁ v ₁ b ₃ t ₂ | a ₁ v ₂ b ₃ t ₂ | a ₁ v ₃ b ₃ t ₂ | a ₁ v ₃ b ₃ t ₂ | t ₂ | | | |
| | a ₁ v ₁ b ₀ t ₃ | a ₁ v ₂ b ₀ t ₃ | a ₁ v ₃ b ₀ t ₃ | a ₁ v ₁ b ₁ t ₃ | a ₁ v ₂ b ₁ t ₃ | a ₁ v ₃ b ₁ t ₃ | a ₁ v ₁ b ₂ t ₃ | a ₁ v ₂ b ₂ t ₃ | a ₁ v ₃ b ₂ t ₃ | a ₁ v ₁ b ₃ t ₃ | a ₁ v ₂ b ₃ t ₃ | a ₁ v ₃ b ₃ t ₃ | a ₁ v ₃ b ₃ t ₃ | t ₃ | | | |
| | a ₂ v ₁ b ₀ t ₁ | a ₂ v ₂ b ₀ t ₁ | a ₂ v ₃ b ₀ t ₁ | a ₂ v ₁ b ₁ t ₁ | a ₂ v ₂ b ₁ t ₁ | a ₂ v ₃ b ₁ t ₁ | a ₂ v ₁ b ₂ t ₁ | a ₂ v ₂ b ₂ t ₁ | a ₂ v ₃ b ₂ t ₁ | a ₂ v ₁ b ₃ t ₁ | a ₂ v ₂ b ₃ t ₁ | a ₂ v ₃ b ₃ t ₁ | a ₂ v ₃ b ₃ t ₁ | t ₁ | | | |
| a₂ | a ₂ v ₁ b ₀ t ₂ | a ₂ v ₂ b ₀ t ₂ | a ₂ v ₃ b ₀ t ₂ | a ₂ v ₁ b ₁ t ₂ | a ₂ v ₂ b ₁ t ₂ | a ₂ v ₃ b ₁ t ₂ | a ₂ v ₁ b ₂ t ₂ | a ₂ v ₂ b ₂ t ₂ | a ₂ v ₃ b ₂ t ₂ | a ₂ v ₁ b ₃ t ₂ | a ₂ v ₂ b ₃ t ₂ | a ₂ v ₃ b ₃ t ₂ | a ₂ v ₃ b ₃ t ₂ | t ₂ | | | |
| | a ₂ v ₁ b ₀ t ₃ | a ₂ v ₂ b ₀ t ₃ | a ₂ v ₃ b ₀ t ₃ | a ₂ v ₁ b ₁ t ₃ | a ₂ v ₂ b ₁ t ₃ | a ₂ v ₃ b ₁ t ₃ | a ₂ v ₁ b ₂ t ₃ | a ₂ v ₂ b ₂ t ₃ | a ₂ v ₃ b ₂ t ₃ | a ₂ v ₁ b ₃ t ₃ | a ₂ v ₂ b ₃ t ₃ | a ₂ v ₃ b ₃ t ₃ | a ₂ v ₃ b ₃ t ₃ | t ₃ | | | |
| | a ₃ v ₁ b ₀ t ₁ | a ₃ v ₂ b ₀ t ₁ | a ₃ v ₃ b ₀ t ₁ | a ₃ v ₁ b ₁ t ₁ | a ₃ v ₂ b ₁ t ₁ | a ₃ v ₃ b ₁ t ₁ | a ₃ v ₁ b ₂ t ₁ | a ₃ v ₂ b ₂ t ₁ | a ₃ v ₃ b ₂ t ₁ | a ₃ v ₁ b ₃ t ₁ | a ₃ v ₂ b ₃ t ₁ | a ₃ v ₃ b ₃ t ₁ | a ₃ v ₃ b ₃ t ₁ | t ₁ | | | |
| a₃ | a ₃ v ₁ b ₀ t ₂ | a ₃ v ₂ b ₀ t ₂ | a ₃ v ₃ b ₀ t ₂ | a ₃ v ₁ b ₁ t ₂ | a ₃ v ₂ b ₁ t ₂ | a ₃ v ₃ b ₁ t ₂ | a ₃ v ₁ b ₂ t ₂ | a ₃ v ₂ b ₂ t ₂ | a ₃ v ₃ b ₂ t ₂ | a ₃ v ₁ b ₃ t ₂ | a ₃ v ₂ b ₃ t ₂ | a ₃ v ₃ b ₃ t ₂ | a ₃ v ₃ b ₃ t ₂ | t ₂ | | | |
| | a ₃ v ₁ b ₀ t ₃ | a ₃ v ₂ b ₀ t ₃ | a ₃ v ₃ b ₀ t ₃ | a ₃ v ₁ b ₁ t ₃ | a ₃ v ₂ b ₁ t ₃ | a ₃ v ₃ b ₁ t ₃ | a ₃ v ₁ b ₂ t ₃ | a ₃ v ₂ b ₂ t ₃ | a ₃ v ₃ b ₂ t ₃ | a ₃ v ₁ b ₃ t ₃ | a ₃ v ₂ b ₃ t ₃ | a ₃ v ₃ b ₃ t ₃ | a ₃ v ₃ b ₃ t ₃ | t ₃ | | | |
| | V ₁ | V ₂ | V ₃ | V ₁ | V ₂ | V ₃ | V ₁ | V ₂ | V ₃ | V ₁ | V ₂ | V ₃ | V ₃ | | | | |
| | | Швидкість (V) | | | | | | | | | | | | | | | |

Примітка: пояснення в тексті.

Таблиця 4.3.2

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

| | | Активність екоморфи В | | | | | | | | | | | | | | | |
|----------------------|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|----------------|--|--|--|
| | | b ₀ | | | b ₁ | | | b ₂ | | | b ₃ | | | | | | |
| | | a ₀ s ₁ b ₀ r ₁ | a ₀ s ₂ b ₀ r ₁ | a ₀ s ₃ b ₀ r ₁ | a ₀ s ₁ b ₁ r ₁ | a ₀ s ₂ b ₁ r ₁ | a ₀ s ₃ b ₁ r ₁ | a ₀ s ₁ b ₂ r ₁ | a ₀ s ₂ b ₂ r ₁ | a ₀ s ₃ b ₂ r ₁ | a ₀ s ₁ b ₃ r ₁ | a ₀ s ₂ b ₃ r ₁ | a ₀ s ₃ b ₃ r ₁ | r ₁ | | | |
| a₀ | a ₀ s ₁ b ₀ r ₂ | a ₀ s ₂ b ₀ r ₂ | a ₀ s ₃ b ₀ r ₂ | a ₀ s ₁ b ₁ r ₂ | a ₀ s ₂ b ₁ r ₂ | a ₀ s ₃ b ₁ r ₂ | a ₀ s ₁ b ₂ r ₂ | a ₀ s ₂ b ₂ r ₂ | a ₀ s ₃ b ₂ r ₂ | a ₀ s ₁ b ₃ r ₂ | a ₀ s ₂ b ₃ r ₂ | a ₀ s ₃ b ₃ r ₂ | r ₂ | | | | |
| | a ₀ s ₁ b ₀ r ₃ | a ₀ s ₂ b ₀ r ₃ | a ₀ s ₃ b ₀ r ₃ | a ₀ s ₁ b ₁ r ₃ | a ₀ s ₂ b ₁ r ₃ | a ₀ s ₃ b ₁ r ₃ | a ₀ s ₁ b ₂ r ₃ | a ₀ s ₂ b ₂ r ₃ | a ₀ s ₃ b ₂ r ₃ | a ₀ s ₁ b ₃ r ₃ | a ₀ s ₂ b ₃ r ₃ | a ₀ s ₃ b ₃ r ₃ | r ₃ | | | | |
| | a ₁ s ₁ b ₀ r ₁ | a ₁ s ₂ b ₀ r ₁ | a ₁ s ₃ b ₀ r ₁ | a ₁ s ₁ b ₁ r ₁ | a ₁ s ₂ b ₁ r ₁ | a ₁ s ₃ b ₁ r ₁ | a ₁ s ₁ b ₂ r ₁ | a ₁ s ₂ b ₂ r ₁ | a ₁ s ₃ b ₂ r ₁ | a ₁ s ₁ b ₃ r ₁ | a ₁ s ₂ b ₃ r ₁ | a ₁ s ₃ b ₃ r ₁ | r ₁ | | | | |
| a₁ | a ₁ s ₁ b ₀ r ₂ | a ₁ s ₂ b ₀ r ₂ | a ₁ s ₃ b ₀ r ₂ | a ₁ s ₁ b ₁ r ₂ | a ₁ s ₂ b ₁ r ₂ | a ₁ s ₃ b ₁ r ₂ | a ₁ s ₁ b ₂ r ₂ | a ₁ s ₂ b ₂ r ₂ | a ₁ s ₃ b ₂ r ₂ | a ₁ s ₁ b ₃ r ₂ | a ₁ s ₂ b ₃ r ₂ | a ₁ s ₃ b ₃ r ₂ | r ₂ | | | | |
| | a ₁ s ₁ b ₀ r ₃ | a ₁ s ₂ b ₀ r ₃ | a ₁ s ₃ b ₀ r ₃ | a ₁ s ₁ b ₁ r ₃ | a ₁ s ₂ b ₁ r ₃ | a ₁ s ₃ b ₁ r ₃ | a ₁ s ₁ b ₂ r ₃ | a ₁ s ₂ b ₂ r ₃ | a ₁ s ₃ b ₂ r ₃ | a ₁ s ₁ b ₃ r ₃ | a ₁ s ₂ b ₃ r ₃ | a ₁ s ₃ b ₃ r ₃ | r ₃ | | | | |
| | a ₂ s ₁ b ₀ r ₁ | a ₂ s ₂ b ₀ r ₁ | a ₂ s ₃ b ₀ r ₁ | a ₂ s ₁ b ₁ r ₁ | a ₂ s ₂ b ₁ r ₁ | a ₂ s ₃ b ₁ r ₁ | a ₂ s ₁ b ₂ r ₁ | a ₂ s ₂ b ₂ r ₁ | a ₂ s ₃ b ₂ r ₁ | a ₂ s ₁ b ₃ r ₁ | a ₂ s ₂ b ₃ r ₁ | a ₂ s ₃ b ₃ r ₁ | r ₁ | | | | |
| a₂ | a ₂ s ₁ b ₀ r ₂ | a ₂ s ₂ b ₀ r ₂ | a ₂ s ₃ b ₀ r ₂ | a ₂ s ₁ b ₁ r ₂ | a ₂ s ₂ b ₁ r ₂ | a ₂ s ₃ b ₁ r ₂ | a ₂ s ₁ b ₂ r ₂ | a ₂ s ₂ b ₂ r ₂ | a ₂ s ₃ b ₂ r ₂ | a ₂ s ₁ b ₃ r ₂ | a ₂ s ₂ b ₃ r ₂ | a ₂ s ₃ b ₃ r ₂ | r ₂ | | | | |
| | a ₂ s ₁ b ₀ r ₃ | a ₂ s ₂ b ₀ r ₃ | a ₂ s ₃ b ₀ r ₃ | a ₂ s ₁ b ₁ r ₃ | a ₂ s ₂ b ₁ r ₃ | a ₂ s ₃ b ₁ r ₃ | a ₂ s ₁ b ₂ r ₃ | a ₂ s ₂ b ₂ r ₃ | a ₂ s ₃ b ₂ r ₃ | a ₂ s ₁ b ₃ r ₃ | a ₂ s ₂ b ₃ r ₃ | a ₂ s ₃ b ₃ r ₃ | r ₃ | | | | |
| | a ₃ s ₁ b ₀ r ₁ | a ₃ s ₂ b ₀ r ₁ | a ₃ s ₃ b ₀ r ₁ | a ₃ s ₁ b ₁ r ₁ | a ₃ s ₂ b ₁ r ₁ | a ₃ s ₃ b ₁ r ₁ | a ₃ s ₁ b ₂ r ₁ | a ₃ s ₂ b ₂ r ₁ | a ₃ s ₃ b ₂ r ₁ | a ₃ s ₁ b ₃ r ₁ | a ₃ s ₂ b ₃ r ₁ | a ₃ s ₃ b ₃ r ₁ | r ₁ | | | | |
| a₃ | a ₃ s ₁ b ₀ r ₂ | a ₃ s ₂ b ₀ r ₂ | a ₃ s ₃ b ₀ r ₂ | a ₃ s ₁ b ₁ r ₂ | a ₃ s ₂ b ₁ r ₂ | a ₃ s ₃ b ₁ r ₂ | a ₃ s ₁ b ₂ r ₂ | a ₃ s ₂ b ₂ r ₂ | a ₃ s ₃ b ₂ r ₂ | a ₃ s ₁ b ₃ r ₂ | a ₃ s ₂ b ₃ r ₂ | a ₃ s ₃ b ₃ r ₂ | r ₂ | | | | |
| | a ₃ s ₁ b ₀ r ₃ | a ₃ s ₂ b ₀ r ₃ | a ₃ s ₃ b ₀ r ₃ | a ₃ s ₁ b ₁ r ₃ | a ₃ s ₂ b ₁ r ₃ | a ₃ s ₃ b ₁ r ₃ | a ₃ s ₁ b ₂ r ₃ | a ₃ s ₂ b ₂ r ₃ | a ₃ s ₃ b ₂ r ₃ | a ₃ s ₁ b ₃ r ₃ | a ₃ s ₂ b ₃ r ₃ | a ₃ s ₃ b ₃ r ₃ | r ₃ | | | | |
| | s ₁ | s ₂ | s ₃ | s ₁ | s ₂ | s ₃ | s ₁ | s ₂ | s ₃ | s ₁ | s ₂ | s ₃ | | | | | |
| | | Активність екоморфи А | | | | | | | | | | | | | | | |
| | | Реакції (R) екоморфи А | | | | | | | | | | | | | | | |
| | | Реакції (S) екоморфи В | | | | | | | | | | | | | | | |

Примітка: пояснення в тексті.

Таким чином, періодична типологічна система (табл. 4.3.1) має достатню інформаційну ємність для визначення та опису конкурентних взаємовідношень.

Конкурентні, так і будь-які відношення трофоморф (як і будь-яких екоморф) або рослинних видів можна відобразити періодичною системою комбінацій їхніх активностей і реакцій (табл. 4.3.2). 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 (b_0, b_1, b_2, b_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, багатofакторною та онтогенетичною зумовленістю, адаптивністю, напруженістю впливів і реакцій, вибірковістю впливів, накопичувальними та наростаючими ефектами.

ЧАСТИНА 5. ФУНКЦІОНАЛЬНИЙ АСПЕКТ БІОГЕОЦЕНОЗУ

5.1. Екологічна ніша біологічного виду як об'єкт теорії біогеоценології

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, 1990; Федоров, 1980; Уиттекер, 1969, 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, 1973, 1978, 1989; Ємельянов, 1984, 1999; Івашов, 1991; Голубець, 1995, 2000; Дідух, 1998; Мыщик, 1998; Злобин, 1989; Царик, 1989; Жиляев, 2005).

Проблема екологічної ніші покриває все поле екологічної науки та специфічно окреслює теорії існування індивіду, популяції, виду, біогеоценозу, біосфери, їхніх структури, функцій, розвитку, адаптацій і еволюції. Різноманітні загальні та спеціальні розробки в теорії екології та, 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.**

В класичному розумінні поняття «екологічна ніша» захоплює всі прояви та етапи життєдіяльності, варіації розвитку, адаптацій і еволюції 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 та в майбутньому й поза нею.

Розвиток уявлень про екологічну нішу Е. Пианка (1981) прослідковує в послідовному ряді наближених формулювань: 1) функціональна роль виду та його положення в угрупованні організмів (Дж. Грінел); 2) місце виду в біотичному середовищі та його відношення до їжі та ворогів (К. Елтон); 3) виділ середовища існування (Л. Дайс); 4) функції, що виконує вид в угрупованні (Г. К. Ларк); 5) місце в просторі чи

біотопна ніша (В. Оллі); 6) весь діапазон умов, за яких існує та відтворює себе особина, популяція чи певний обсяг багатовимірною простору, що займає вид, при цьому кожний вимір відповідає одному з мінливих факторів (Дж. Хатчинсон); 7) положення чи статус організму в екосистемі, що впливає з його структурних адаптацій, фізіологічних реакцій і поведінки (Ю. Одум), 8) вся загальна сукупність умов або сума адаптацій організменної одиниці, за яких вона може існувати та відтворювати себе (Е. Піанка).

Складність поняття «екологічна ніша» об'єктивно відображене в неоднозначних 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 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 зумовленості.**

П. Джиллер (1988) 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 чи межами толерантності, тобто воно позначає потенціальну область, яку може займати вид, а не його нішу. Фундаментальна, преконкурентна чи потенційна ніша розглядається багатьма авторами (Піанка, 1981; Солбриг, 1982; Джиллер, 1988; Одум, 1986; Бигон, 1986) як така, що є гіпотетичною, уявною, абстрактною: її займає вид у оптимальних умовах середовища, в стані, відмежованому від конкуренції, головним чином міжвидової.

Відзначаючи багатовимірність простору екологічної ніші, ці та інші автори оперують поняттями одновимірною, моделюючи взаємодію видів за різної ширини ніш і їхнього перекидання.

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, проте достатньо образним; 3) **використання терміну «перекриття» ніш**, яке означає покриття заново, **не завжди є вірне й точне**, особливо коли йдеться про складні об'ємні фігури, котрі можуть дотикатися, взаємопроникати, вкладатися, суміщатися та 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 біогеоценозу слід поставити під сумнів**, тому що багатовимірні простори угруповання та видів мають складні, рухомі, маловизначені сумірності, пов'язані не лише з вкладанням малого в щось велике, проте існують у взаємозалежному збільшенні — зменшенні, втраті — прирощуванні, перебудові — надбудові, мінливості — стабільності, упорядкованості — невпорядкованості, неперервності — перервності станів, функцій, реакцій, розвитку. **Внаслідок вкладання та взаємопроникнення ніші 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 разі системи координат градієнтів екологічних факторів ця точка не може бути єдиною: 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 протяжністю,

між нижньою та верхньою критичними точками. 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 у єдиній теорії. Еволюційний, генетичний контексти екологічної ніші пов'язуються з факторами генетичної динаміки популяцій організмів, насамперед з натиском мутацій, які можуть обумовлювати просування (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 та визначатися в образах однопорожнинних сфероїду чи гіперболоїду обертання зі складними топографічними зовнішніми та внутрішніми поверхнями (Шанда, 2002).

Значні та складні зумовленість, рухомість, невизначеність числа факторів багатовимірного екологічного простору біогеоценозу та будь-якого виду, різна ймовірність позицій виду на вісях 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 (Пианка, 1981) як багатовимірного простору, координатами котрого є точки на осях екологічних факторів, які відповідають їхнім значенням і забезпечують існування виду. **Екологічний простір біологічного виду** (в 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 гіперболоїду, де на

вісях градієнтів екологічних факторів (А, В, С...) жирними лініями визначені екологічні амплітуди (a_1 – a_2 , b_1 – b_2 , c_1 – c_2 ...), крайні точки котрих є нижніми чи верхніми критичними для виду (рис. 5.1.1).

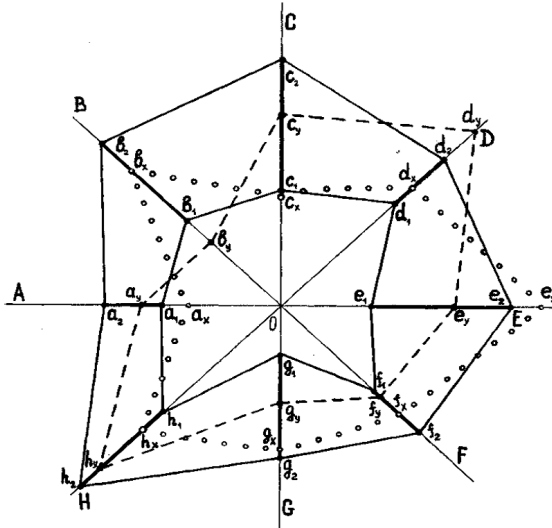


Рис. 5.1.1. Екологічний простір біологічного виду – $a_1a_2b_1b_2c_1c_2d_1d_2e_1e_2f_1f_2g_1g_2h_1h_2$ та екологічні (онтогенетичні та середовищезалежні) його ніші – ($a_xb_xc_xd_xe_xfxgxhx$ і $a_yb_yc_yd_ye_yfygy_hy$)

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 – 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 – d_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) чи 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 мають 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 ресурсів і сприйманню факторів організмами.

В кожний момент свого існування, на фоні онтогенетичної та екологічної зумовленості, генотипічної норми реакції, біологічний вид займає різні позиції (точки) в межах кожної амплітуди екологічного фактору, ресурсу тієї чи іншої форми активності (чи поза ними), що окреслює мінливий об'єм його екологічної ніші. Вісі біотичних факторів і ресурсів є глибоко індивідуалізованими: на них можуть 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 та екзогенного характеру, що забезпечує існування виду та його рухомі, середовищевісні функції. Видова індивідуальна специфічність і різні рівні сумісності лежать в основі взаємозумовленого 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 чи недоступності. Середовищевісні 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 у біогеоценозі, визначає його лабільність 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 та визначати різні стани виду: довготривалий оптимум, білооптимальний, білянижньоекстремальний, біляверхньоекстремальний.

Конфігурація екологічних просторів виду та його ніш змінюється відповідно до вимог, потреб і реакцій відносно факторів і ресурсів середовища, тобто вони розширюються чи звужуються в онтогенезі чи необоротно блокуються в своїх певних проявах. Крайні точки обмежують поля пульсації виду, проте не багатоваріантність їхніх комбінацій. Координати екологічної ніші пояснюються як сукупність градієнтів (точок) на вісі 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 багатofакторно зумовлена. Положення виду на вісях 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 творить цей простір за багатьма його параметрами. Екологічна ніша є специфічною системою, в межах якої можуть діяти нішевірні та нішеруйнуючі фактори, проявлятися хаос і певні закономірності.

Перетворення ніш — це взаємозумовлений процес розвитку біогеоценозу та виду, котрий веде до прояву потенцій поліморфізму виду, селективної цінності алелів і генотипів. Заміщення та складна зумовленість 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 фактору, наприклад температур, вологості, елементів живлення.

Екологічний простір біогеоценозу можна уявляти не тільки як теоретичну абстракцію, але і 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 біогеоценозу

виражається фізичним, хімічним, біотичним, біогенним середовищами та їхнім поширенням за їхні межі, взаємопроникненням 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 чи в різних угрупованнях, як, наприклад, метелики, жуки, комарі та їхні личинки. Зміни екологічних функцій виду зумовлені як онтогенетично, так і екологічно. Екологічна зумовленість залежить від внутрішньо- та зовнішньоекологічних причин, включаючи нестабільність абіотичного середовища та біотичних зв'язків.

Нормою існування та тривалого утримання виду в біогеоценозі 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 одним із варіантів екологічного простору виду**, який реалізується в угрупованні на фоні загальноєкологічної, онтогенетичної, сезонної, річної, багаторічної зумовленості. Інтегральне реагування виду та його середовищевірна роль у біогеоценозі можуть звужувати чи розширювати його позиції за межі (більше чи менше) критичних точок і сили дії на нього певного чи певних екологічних факторів.

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

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

В теорії екологічної ніші слід відзначити: 1) аутоекологічні та синекологічні 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 вісях екологічних факторів і ресурсів; 4) екологічні валентності виду можуть розширюватися, звужуватися, 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 біогеоценозу визначається, насамперед, його різноякісними складовими компонентами-тілами живої, біокосної, біогенної та косної природи.

Екологічна ніша — це частина екологічного простору біогеоценозу, що виражається рядом мінливих станів, у яких здатний утримуватися вид; екологічна ніша формується за участю виду та має вираз у гомологічних рядах екологічних ситуацій, залежних від сезонної та річної динаміки угруповання. Біогеоценоз є кульково-сотовою мережистою системою екологічних ніш: 1) завершених і постійно незавершених; 2) таких, які формуються; 3) таких, які деградують. Є ніші онтогенетично закінчені (завершені) та незавершені. Це проявляється в різних онтогенетичних станах організмів.

Імовірнісні стереоконттури екологічної ніші визначаються точками на вісях градієнтів сутнісних або несутнісних факторів і ресурсів. Коли фактор не діє, зникає чи консервується, чи 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 сформувати достатньо плідну і загальновизнану 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.

5.2. Обриси загальної теорії екологічної ніші

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

Екологічна ніша — це:

1) комплекс явищ і процесів, який складається в біогеоценозі 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;

2) сукупність перемінних величин, градієнтів екологічних факторів і ресурсів, яка інтегрується на основі своїх взаємодій, середовищевірної та саморегуляційної діяльності виду;

3) 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 котрі витримує вид;

4) максимально можливий об'єм екологічного простору біогеоценозу, що може займати, проте цього не завжди досягає вид, унаслідок блокування його розвитку іншими видами та абіотичним, біогенним, біокосним середовищами.

Екологічна ніша — це сутнісна сила, активність нішеформуючого виду при зовнішньому середовищевтворенні. Вона не є стабільним виділом екологічного простору угруповання: вона варіює, залежно від станів виду та угруповання. Екологічна ніша виду є місцем в сітвовій структурі біогеоценозу, а екологічна ніша біогеоценозу — в екосистемах більш високих рангів. Вона не тільки внутрішньоекосистемна сутність: є види, ніші яких пов'язані з багатьма екосистемами. Екологічна ніша будь-якого біологічного виду має індивідуальні спектри екологічних факторів і ресурсів, які постійно змінюються, формуючи в кожному конкретний момент нові комбінації. Безперечно, що градієнти чутливості індивідів, видів коливаються на фоні взаємодій, інтегрування екологічних факторів і ресурсів, життєдіяльності та розвитку організмів. Екологічні спектри угруповань відбивають потенціал екологічного простору в забезпеченні того чи іншого числа ніш певних видів.

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

Оперування конкретними факторіально-ресурсними показниками, серед яких якийсь, якісь або багато з них, на думку деяких дослідників, є основними рушіями 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 біогеоценозі логічно припустити нульовий рівень забезпеченості (відсутність її), внаслідок чого сприймання факторів або споживання ресурсів можна розглядати як атрибутивну властивість виду, чи готовність, яка не може бути реалізована при будь-якому рівні потреб. Така ситуація, що можлива чи об'єктивно існує в біогеоценозі для певного виду, щодо якогось фактора чи ресурсу, дозволяє виділити особливий клас екологічних ніш, у якому типи характеризуються на основі відсутності забезпечення, проте при всіх інших існуючих критеріях визначення.

Наявність потреб, здатності до сприймання факторів, споживання ресурсів і екологічна зумовленість 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 зумовлює еміграцію, загибель.

Формалізовано типи екологічних ніш можуть виражатися в комбінаціях 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 і нульового рівня в типологічній періодичній системі ніш (Шанда, 2007). Сутнісно теоретичне нульове забезпечення, нульові потреби можуть комбінуватися з різними рівнями здатності до споживання.

Екологічна ніша є інтегративним цілим, тому що вона може розширювати чи звужувати простір (окреслений амплітудами) індивіду, популяції, виду щодо певного екологічного фактора, ресурсу чи 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- чи багатобічне приростання чи спадання таких об'ємів. На певних стадіях онтогенезу стан ніші одного і того ж виду може змінюватися в факторіальних, ресурсних потребах і спеціалізаціях.

Об'ємно-просторові уявлення про ніші виявляються в судженнях щодо незаповнення чи наявності вільних ніш. Ніші не можуть бути порожніми чи 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, не обов'язково оптимальних, на вісях екологічних факторів.

В аксиоматиці теорії екологічної ніші відзначимо: 1) ніша не вичерпує всіх можливостей виду; 2) вид може існувати в біогеоценозі 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 і екологічних валентностей популяції; 9) якщо зміна адаптаційних можливостей виду не відповідає динаміці умов біогеоценозу, то вид елімінується з нього; 10) екологічна ніша певним чином виражає просторово-часову континуальність популяції, виду, угруповання; 11) ніш, які не суміщаються, не існує; 12) суміщення чи взаємопроникнення ніш є закономірністю структури угруповань; 13) в біогеоценозах 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 екоценозу можуть обмежувати існування виду; 17) адаптивні можливості виду генотипічно зумовлені та не використовуються до кінця; 18) вид може займати різні об'єми екологічного простору біогеоценозу 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 біогеоценозі здатні співіснувати тільки ті види, негативна взаємодія чи однібічні негативні впливи яких не захоплюють їхніх критичних періодів росту та розвитку чи, певним чином, компенсуються та уникаються.

Теорію екологічної ніші слід доповняти 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 чи різних біогеоценозах

(наприклад: метелики, жуки та їхні личинки). Зміни екологічних функцій виду можуть бути зумовлені як онтогенетично, так і екологічно. Екологічна зумовленість залежить від внутрішньо- та зовнішньоекологічних причин, включаючи нестабільність абіотичного середовища та біотичних зв'язків. Збіг ніш може змінюватися в онтогенезі. Метелики через личинкову, листоїдну стадії, 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, проте 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, або декількома факторами чи ресурсами середовища, що спільно використовується двома чи 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 відчленити від інших впливів і взаємодій, у тому числі позитивних і нейтралізму; 2) ймовірно, що присутність одного виду включає механізм використання того чи іншого фактору чи ресурсу іншим видом; 3) суміщення ніш може бути «вигідне» видам однією чи взаємно; 4) взаємодії видів можуть мати різні ефекти; 5) реакції видів можуть скривлюватися різними факторами; 6) в 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 співпадають; 9) у взаємодії двох і більшої кількості видів можуть бути ситуації, коли ніша одного виду суміщена з багатьма нішами та цей стан може змінюватися за напрямом і формою чи 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; 13) всі види біогеоценозу розвиваються в напрямку реалізації своїх потенцій росту, розвитку, розмноження, чисельності, експансії, міграції, розповсюдження в межах простору угруповання та поза ним; 14) для факторіальної системи ніші характерними є: а) невизначеність і неоднозначність факторів та їхніх градієнтів; б) інтеграція факторів з їхніми незаміненням, накладанням, компенсацією, підсиленням, нейтралізацією; в) різні системно чи інтегративно зумовлені реакції індивіду, популяції, виду; 15) в балансі угруповань є види, які ніколи не реалізують значної потенціальної, генетично та екологічно можливої чисельності та адаптованості.

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

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 стереобудови.

Теорія екологічної ніші безпосередньо пов'язана з уявленнями про сїтьову мережисту структуру життя. Це слід розглядати з позицій багатобічних взаємодій організмів. Трофічні біохімічні ланцюги та сїті відбивають багатобічні трофічні та хїмічні зв'язки. Є ланцюги та сїті взаємозумовленого існування. В 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 біогеоценозів. Трофічні сїті можуть бути значно ширші, ніж біогеоценотичні, захоплювати урочища (комплекси біогеоценозів), цілі чи 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 надугруповань різних рангів: їхні переміщення визначаються здобуванням корму.

Екологічні амплітуди будь-якого біологічного виду щодо того чи іншого фактору чи ресурсу характеризують загалом багатовимірний простір цього виду. Ю. Одум (1975), доповнюючи

«закон» толерантності, відмітив: 1) організми можуть мати широкий діапазон толерантності щодо одного фактора та вузький діапазон щодо другого; 2) організми з широким діапазоном толерантності, за всіма факторами, звичайно найбільш поширені; 3) коли умови щодо одного екологічного фактору неоптимальні для виду, то це може звузити діапазон толерантності щодо інших екологічних факторів; 4) у природі організми дуже часто існують в умовах, не відповідних оптимальному значенню того чи іншого фізичного фактору, визначеного в лабораторії; 5) період розмноження є звичайно критичним: багато факторів середовища стають лімітуючими. Межі толерантності для насіння, яєць, ембріонів, проростків і личинок значно вужчі, ніж для дорослих рослин і тварин.

Як закономірності екологічної ніші ми виділяємо такі:

1) екологічні потреби, реакції, толерантність будь-якого виду щодо сприймання певних факторів і споживання ресурсу мають відповідати об'єму екологічного простору екотопу з ефектами скривлення, суміщення, компенсації, заміщення, інтеграції; 2) стійкість виду в біогеоценозі сутнісно залежить від відповідності спектру його екологічних амплітуд екотопічним: вид може утримуватися в екотопі, якщо його критичні точки не виходять за межі екстремумів будь-якого екотопічного фактору чи цей фактор заміщується; 3) невідповідність виду екотопу визначається сутнісними для нього факторами та ресурсами в той чи інший період функціонування; 4) ритм активності видів має збігатися з оптимальним для нього ритмом умов екотопу; 5) потенційна адаптивність, можливості виду в біогеоценозі не використовуються до кінця, що може бути умовою збереження його при успіхах у активному чи латентному станах; 6) ніші генетично та екологічно близьких видів відзначаються гомологічністю екологічних спектрів і адаптацій.

Еволюційно екологічні ніші в біогеоценозах сформувалися так, щоб 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.

5.3. Елементи факторіально-ресурсної сутності та періодичні типологічні системи екологічних ніш

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 ендод- та екзогенних (цено- та позацинотичних явищ і процесів), середовищотворення 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 ценоцичних умов як екологічний об'єм, а число видів, нормально (оптимально) існуючих в угрупованні, — як видову ємність.

І. Г. Ємельянов (1984) під ємністю середовища розумів увесь його енергетичний запас, перетворений у ресурси. Р. Ріклефс (1979; 1990) ємністю середовища вважав число 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: 1) тіла неживої та живої природи; 2) їхні біокосні, біогенні похідні; 3) хімічні елементи та сполуки, що визначають склад організмів; 4) 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, біогенні, біокосні, біотичні (наявність і активність видів) фактори та ресурси.

Будь-який біологічний вид в біогеоценозі відзначається видоспецифічним факторіально-ресурсним об'ємом (ценоцичною часткою, виділом) вихідними умовами його існування та своєю активністю, що може розширювати чи звужувати цей об'єм за рахунок специфічного видового середовищотворення.

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 біогеоценозі тих організмів, факторіально-ресурсні потреби котрих є видоспецифічними чи неспецифічно розподілені в угрупованні, в його просторовій і функціональній організованості. Визначальною основою взаємозумовленого 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) зумовлена індивідуальною, генотипічною нормою реакції (активністю) та ценотичними умовами.

Запити та потреби організмів, щодо забезпечуючих їхнє існування факторів і ресурсів, складають ценотично, онтогенетично та хроно-екологічно (біоритмологічно) залежні ланцюги від нульових до видоспецифічних, максимальних значень на фоні всього об'єктивного комплексу активних, неактивних у певні періоди, індіферентних 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 станами факторіально-ресурсного використання, активності та адаптивності в екологічному просторі біогеоценозу є різними. Стани біологічних видів (Голдовський, 1977) в угрупованнях характеризуються: підвищеною життєдіяльністю (гіпербіоз), повною життєдіяльністю та високою реактивністю (біоз), 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 котрих, на основі принципів кола чи нерівнобічного багатокутника, дозволяє будувати типологічні періодичні системи екологічних ніш і їхніх суміщень при взаємодіях видів у статичі та динаміці.

Е. Піанка (1981) відмічав, 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 К- і R-відбору. Створення формалізованих, типологічних періодичних систем екологічних ніш є їхньою систематизацією, визначеннями на основі періодичності їхніх критеріїв і екологічної зумовленості.

Встановлення 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 зумовлює екологічний простір виду, є достатньо складним, певним чином умовним, але необхідним оперативним засобом для поглиблення теорії екологічної ніші.

В теорії екологічної ніши відповідно до певних абстрагування та формалізації **факторіально-ресурсну періодичну типологічну систему ніш** можна будувати на основі критеріїв потреб — D (*demand*), споживання — C (*consumption*), забезпечення — G (*guarantee*), зумовленості — 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) зумовленість (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. 5.3.1) рівні потреб складають великі періоди, рівні споживання на цьому фоні є підперіодами. Ряди різної зумовленості проходять через періоди потреб і підперіоди споживання в межах кожного періоду та 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 біогеоценозу та етапів онтогенезу. Ця зумовленість визначає (як при повному, так і при недостатньому забезпеченні потреб) нижній, верхній екстремуми (критичні точки) та оптимум споживання чи сприймання.

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

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 біогеоценозі. Формула $d_0g_1c_0f_0$ характеризує нішу на фоні: відсутності потреб (щодо того чи іншого фактору чи ресурсу, (d_0) низького, малого забезпечення цими факторами та ресурсами, (g_1), відсутності їхнього споживання (c_0) і сутнісного впливу середовища (f_0), формула $d_3g_3c_3f_6$ визначає нішу з максимальними рівнями потреб, забезпечення, споживання та негативного впливу середовища.

Всі можливі стани екологічної ніші будь-якого виду можуть комбінуватися (суміщатися) зі станом іншого виду при їхніх взаємодіях з відповідними реакціями нейтралізму чи антагонізму. Поза такими формалізованими реакціями накладання лежать реальні ситуації одно-чи 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 варіаціями суміщення типологічних формул їхніх екологічних ніш.

Незалежно від онтогенетичної зумовленості можна по-різному визначати за принципом круга (рис. 5.3.1) суміщення екологічних ніш двох (можливо, більшої) кількості видів, оперуючи (табл. 5.3.2) блоками періодів потреб (D) ($d_0-d_1-d_2-d_3$), рівнів забезпечення (G) ($g_1-g_2-g_3$), споживання (C) ($c_0-c_1-c_2-c_3$) при різній факторіальній обумовленості (F): $d_0g_1, d_0g_2, d_0g_3, d_1g_1, d_1g_2, d_1g_3, d_2g_1, d_2g_2, d_2g_3, d_3g_1, d_3g_2, d_3g_3$.

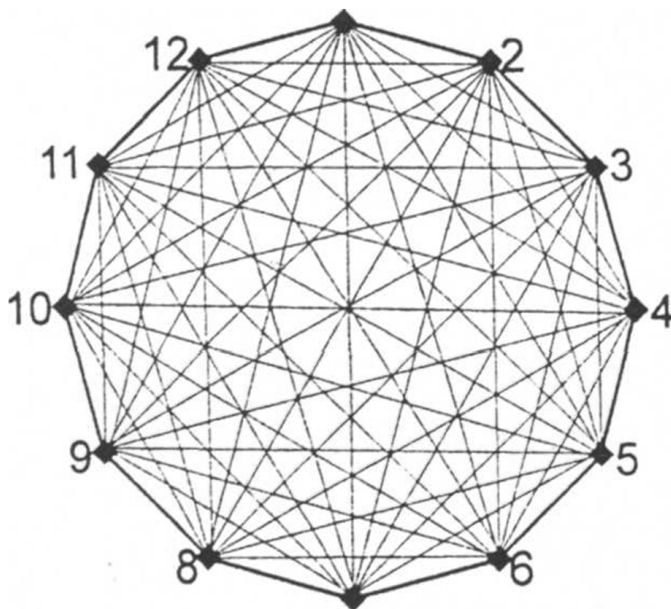


Рис. 5.3.1. Принцип круга для суміщення блоків факторіально-ресурсних типів екологічних ніш двох видів

Суміщення формул екологічних ніш двох видів з різними потребами (d_0 і d_3) та різними рівнями забезпечення (g_1 і g_3) на фоні ценогенетичних умов є показовим прикладом (табл. 5.3.3), але може бути багатоваріантним. Такі суміщення можна моделювати прямим накладанням блоків факторіально-ресурсної періодичної системи або варіативним суміщенням рамок будь-яких блоків (рис. 5.3.2).

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

Таблиця 5.3.2

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

| Рівні (F) зумовленості | Рівні (D) потреб | | | | | | | | | | | | Рівні (G) забезпечення | | |
|--|----------------------------------|----------------|----------------|----------------------------------|----------------|----------------|----------------------------------|----------------|----------------|----------------------------------|----------------|----------------|------------------------|----------------|----------------|
| | d ₀ | | | d ₁ | | | d ₂ | | | d ₃ | | | | | |
| f ₀ f ₁ f ₂ f ₃ f ₄ f ₅ f ₆ | 1 | | | 2 | | | 3 | | | 4 | | | g ₁ | | |
| | d ₀ g ₁ CF | | | d ₁ g ₁ CF | | | d ₂ g ₁ CF | | | d ₃ g ₁ CF | | | | | |
| f ₀ f ₁ f ₂ f ₃ f ₄ f ₅ f ₆ | 5 | | | 6 | | | 7 | | | 8 | | | | g ₂ | |
| | d ₀ g ₂ CF | | | d ₁ g ₂ CF | | | d ₂ g ₂ CF | | | d ₃ g ₂ CF | | | | | |
| f ₀ f ₁ f ₂ f ₃ f ₄ f ₅ f ₆ | 9 | | | 10 | | | 11 | | | 12 | | | | | g ₃ |
| | d ₀ g ₃ CF | | | d ₁ g ₃ CF | | | d ₂ g ₃ CF | | | d ₃ g ₃ CF | | | | | |
| | c ₀ | c ₁ | c ₂ | c ₃ | c ₀ | c ₁ | c ₂ | c ₃ | c ₀ | c ₁ | c ₂ | c ₃ | | | |
| | Рівні (C) споживання | | | | | | | | | | | | | | |

Таблиця 5.3.3

Суміщення факторіально-ресурсних формул екологічних ніш двох біологічних видів А/В на фоні різних потреб (d₀/d₃) і забезпечення (g₁/g₃) при однакових рівнях споживання (c₀ – c₁ – c₂ – c₃) та екологічної зумовленості (f₀ – f₁ – f₂ – f₃ – f₄ – f₅ – f₆)

| | d ₀ /d ₃ | | | | |
|----------------|---|---|---|---|--------------------------------|
| f ₀ | d ₀ g ₁ c ₀ f ₀ | d ₀ g ₁ c ₁ f ₀ | d ₀ g ₁ c ₂ f ₀ | d ₀ g ₁ c ₃ f ₀ | g ₁ /g ₃ |
| | d ₃ g ₃ c ₀ f ₀ | d ₃ g ₃ c ₁ f ₀ | d ₃ g ₃ c ₂ f ₀ | d ₃ g ₃ c ₃ f ₀ | |
| f ₁ | d ₀ g ₁ c ₀ f ₁ | d ₀ g ₁ c ₁ f ₁ | d ₀ g ₁ c ₂ f ₁ | d ₀ g ₁ c ₃ f ₁ | |
| | d ₃ g ₃ c ₀ f ₁ | d ₃ g ₃ c ₁ f ₁ | d ₃ g ₃ c ₂ f ₁ | d ₃ g ₃ c ₃ f ₁ | |
| f ₂ | d ₀ g ₁ c ₀ f ₂ | d ₀ g ₁ c ₁ f ₂ | d ₀ g ₁ c ₂ f ₂ | d ₀ g ₁ c ₃ f ₂ | |
| | d ₃ g ₃ c ₀ f ₂ | d ₃ g ₃ c ₁ f ₂ | d ₃ g ₃ c ₂ f ₂ | d ₃ g ₃ c ₃ f ₂ | |
| f ₃ | d ₀ g ₁ c ₀ f ₃ | d ₀ g ₁ c ₁ f ₃ | d ₀ g ₁ c ₂ f ₃ | d ₀ g ₁ c ₃ f ₃ | |
| | d ₃ g ₃ c ₀ f ₃ | d ₃ g ₃ c ₁ f ₃ | d ₃ g ₃ c ₂ f ₃ | d ₃ g ₃ c ₃ f ₃ | |
| f ₄ | d ₀ g ₁ c ₀ f ₄ | d ₀ g ₁ c ₁ f ₄ | d ₀ g ₁ c ₂ f ₄ | d ₀ g ₁ c ₃ f ₄ | |
| | d ₃ g ₃ c ₀ f ₄ | d ₃ g ₃ c ₁ f ₄ | d ₃ g ₃ c ₂ f ₄ | d ₃ g ₃ c ₃ f ₄ | |
| f ₅ | d ₀ g ₁ c ₀ f ₅ | d ₀ g ₁ c ₁ f ₅ | d ₀ g ₁ c ₂ f ₅ | d ₀ g ₁ c ₃ f ₅ | |
| | d ₃ g ₃ c ₀ f ₅ | d ₃ g ₃ c ₁ f ₅ | d ₃ g ₃ c ₂ f ₅ | d ₃ g ₃ c ₃ f ₅ | |
| f ₆ | d ₀ g ₁ c ₀ f ₆ | d ₀ g ₁ c ₁ f ₆ | d ₀ g ₁ c ₂ f ₆ | d ₀ g ₁ c ₃ f ₆ | |
| | d ₃ g ₃ c ₀ f ₆ | d ₃ g ₃ c ₁ f ₆ | d ₃ g ₃ c ₂ f ₆ | d ₃ g ₃ c ₃ f ₆ | |
| | c ₀ | c ₁ | c ₂ | c ₃ | |

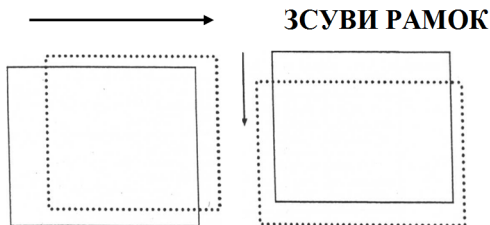


Рис. 5.3.2. Варіанти суміщення блоків формул екологічних ніш

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), репродуктивного (R), сеньйного (S) та різних рівнів потреб організмів і їхнього забезпечення (табл. 5.3.4, табл. 5.3.5, табл. 5.3.6).

Таблиця 5.3.4

Фрагмент онтогенетично-функціонально-типологічної періодичної системи: ювенільний стан (J) біологічного виду, рівні зумовленості ($f_0 - f_1 - f_2 - f_3 - f_4 - f_5 - f_6$): потреб (d_3), забезпечення (g_2), споживання ($c_0 - c_1 - c_2 - c_3$)

| Стадія онтогенезу J | d_3 | | | | | g_2 |
|---------------------|-------|-------------------|-------------------|-------------------|-------------------|-------|
| | f_0 | $d_3g_2c_0f_{0j}$ | $d_3g_2c_1f_{0j}$ | $d_3g_2c_2f_{0j}$ | $d_3g_2c_3f_{0j}$ | |
| | f_1 | $d_3g_2c_0f_{1j}$ | $d_3g_2c_1f_{1j}$ | $d_3g_2c_2f_{1j}$ | $d_3g_2c_3f_{1j}$ | |
| | f_2 | $d_3g_2c_0f_{2j}$ | $d_3g_2c_1f_{2j}$ | $d_3g_2c_2f_{2j}$ | $d_3g_2c_3f_{2j}$ | |
| | f_3 | $d_3g_2c_0f_{3j}$ | $d_3g_2c_1f_{3j}$ | $d_3g_2c_2f_{3j}$ | $d_3g_2c_3f_{3j}$ | |
| | f_4 | $d_3g_2c_0f_{4j}$ | $d_3g_2c_1f_{4j}$ | $d_3g_2c_2f_{4j}$ | $d_3g_2c_3f_{4j}$ | |
| | f_5 | $d_3g_2c_0f_{5j}$ | $d_3g_2c_1f_{5j}$ | $d_3g_2c_2f_{5j}$ | $d_3g_2c_3f_{5j}$ | |
| | f_6 | $d_3g_2c_0f_{6j}$ | $d_3g_2c_1f_{6j}$ | $d_3g_2c_2f_{6j}$ | $d_3g_2c_3f_{6j}$ | |
| | c_0 | c_1 | c_2 | c_3 | | |

Таблиця 5.3.5

Фрагмент онтогенетично-функціонально-типологічної періодичної системи: репродуктивний стан (R) біологічного виду, рівні зумовленості ($f_0 - f_1 - f_2 - f_3 - f_4 - f_5 - f_6$): потреб (d_2), забезпечення (g_1), споживання ($c_0 - c_1 - c_2 - c_3$)

| Стадія онтогенезу R | d_2 | | | | | g_1 |
|---------------------|-------|-------------------|-------------------|-------------------|-------------------|-------|
| | f_0 | $d_2g_1c_0f_{0r}$ | $d_2g_1c_1f_{0r}$ | $d_2g_1c_2f_{0r}$ | $d_2g_1c_3f_{0r}$ | |
| | f_1 | $d_2g_1c_0f_{1r}$ | $d_2g_1c_1f_{1r}$ | $d_2g_1c_2f_{1r}$ | $d_2g_1c_3f_{1r}$ | |
| | f_2 | $d_2g_1c_0f_{2r}$ | $d_2g_1c_1f_{2r}$ | $d_2g_1c_2f_{2r}$ | $d_2g_1c_3f_{2r}$ | |
| | f_3 | $d_2g_1c_0f_{3r}$ | $d_2g_1c_1f_{3r}$ | $d_2g_1c_2f_{3r}$ | $d_2g_1c_3f_{3r}$ | |
| | f_4 | $d_2g_1c_0f_{4r}$ | $d_2g_1c_1f_{4r}$ | $d_2g_1c_2f_{4r}$ | $d_2g_1c_3f_{4r}$ | |
| | f_5 | $d_2g_1c_0f_{5r}$ | $d_2g_1c_1f_{5r}$ | $d_2g_1c_2f_{5r}$ | $d_2g_1c_3f_{5r}$ | |
| | f_6 | $d_2g_1c_0f_{6r}$ | $d_2g_1c_1f_{6r}$ | $d_2g_1c_2f_{6r}$ | $d_2g_1c_3f_{6r}$ | |
| | c_0 | c_1 | c_2 | c_3 | | |

Таблиця 5.3.6

Фрагмент онтогенетично-функціонально-типологічної періодичної системи: сенільний стан (S) біологічного виду, рівні зумовленості ($f_0 - f_1 - f_2 - f_3 - f_4 - f_5 - f_6$): потреб (d_1), забезпечення (g_3), споживання ($c_0 - c_1 - c_2 - c_3$)

| | | | | | | |
|----------------------------|-------------------------|-------------------------|-------------------------|-------------------------|-----------------|-------------------------|
| Стадія онтогенезу S | d_1 | | | | | g_3 |
| | f_0 | $d_1g_3c_0f_0s$ | $d_1g_3c_1f_0s$ | $d_1g_3c_2f_0s$ | $d_1g_3c_3f_0s$ | |
| | f_1 | $d_1g_3c_0f_1s$ | $d_1g_3c_1f_1s$ | $d_1g_3c_2f_1s$ | $d_1g_3c_3f_1s$ | |
| | f_2 | $d_1g_3c_0f_2s$ | $d_1g_3c_1f_2s$ | $d_1g_3c_2f_2s$ | $d_1g_3c_3f_2s$ | |
| | f_3 | $d_1g_3c_0f_3s$ | $d_1g_3c_1f_3s$ | $d_1g_3c_2f_3s$ | $d_1g_3c_3f_3s$ | |
| | f_4 | $d_1g_3c_0f_4s$ | $d_1g_3c_1f_4s$ | $d_1g_3c_2f_4s$ | $d_1g_3c_3f_4s$ | |
| | f_5 | $d_1g_3c_0f_5s$ | $d_1g_3c_1f_5s$ | $d_1g_3c_2f_5s$ | $d_1g_3c_3f_5s$ | |
| | f_6 | $d_1g_3c_0f_6s$ | $d_1g_3c_1f_6s$ | $d_1g_3c_2f_6s$ | $d_1g_3c_3f_6s$ | |
| | c_0 | c_1 | c_2 | c_3 | | |

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 зумовленості, проте ми обмежимося ілюстрацією окремих блоків та їхніх суміщень.

Таблиця 5.3.7

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 ($c_0 - c_1 - c_2 - c_3$) та факторіальної зумовленості ($f_0 - f_1 - f_2 - f_3 - f_4 - f_5 - f_6$)

| | | | | | | |
|---|-----------------------------|-------------------------|-------------------------|-------------------------|-------------------------|-----------------------------|
| Стадія онтогенезу S_A/S_B | d_0/d_3 | | | | | g_1/g_3 |
| | f_0 | $d_0g_1c_0f_0s$ | $d_0g_1c_1f_0s$ | $d_0g_1c_2f_0s$ | $d_0g_1c_3f_0s$ | |
| | | $d_3g_3c_0f_0s$ | $d_3g_3c_1f_0s$ | $d_3g_3c_2f_0s$ | $d_3g_3c_3f_0s$ | |
| | 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 | $d_0g_1c_0f_6s$ | $d_0g_1c_1f_6s$ | $d_0g_1c_2f_6s$ | $d_0g_1c_3f_6s$ | |
| | | $d_3g_3c_0f_6s$ | $d_3g_3c_1f_6s$ | $d_3g_3c_2f_6s$ | $d_3g_3c_3f_6s$ | |
| | | c_0 | c_1 | c_2 | c_3 | |

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 чи різних онтогенетичних станів (табл. 5.3.7, табл. 5.3.8).

Таблиця 5.3.8

Суміщення екологічних ніш двох видів А/В на фоні різних онтогенетичних періодів – репродуктивного (R) та ювенільного (J), різних потреб (d_0/d_3), забезпечення (g_1/g_3), рівнів споживання ($c_0 - c_1 - c_2 - c_3$) та факторіальної зумовленості ($f_0 - f_1 - f_2 - f_3 - f_4 - f_5 - f_6$)

| Стадія онтогенезу R_A/J_B | | d_0/d_3 | | | | |
|-----------------------------|--|-------------------|-------------------|-------------------|-------------------|-----------|
| | | | | | | |
| f_0 | | $d_0g_1c_0f_{0j}$ | $d_0g_1c_1f_{0j}$ | $d_0g_1c_2f_{0j}$ | $d_0g_1c_3f_{0j}$ | g_1/g_3 |
| | | $d_3g_3c_0f_{0r}$ | $d_3g_3c_1f_{0r}$ | $d_3g_3c_2f_{0r}$ | $d_3g_3c_3f_{0r}$ | |
| f_1 | | $d_0g_1c_0f_{1j}$ | $d_0g_1c_1f_{1j}$ | $d_0g_1c_2f_{1j}$ | $d_0g_1c_3f_{1j}$ | |
| | | $d_3g_3c_0f_{1r}$ | $d_3g_3c_1f_{1r}$ | $d_3g_3c_2f_{1r}$ | $d_3g_3c_3f_{1r}$ | |
| f_2 | | $d_0g_1c_0f_{2j}$ | $d_0g_1c_1f_{2j}$ | $d_0g_1c_2f_{2j}$ | $d_0g_1c_3f_{2j}$ | |
| | | $d_3g_3c_0f_{2r}$ | $d_3g_3c_1f_{2r}$ | $d_3g_3c_2f_{2r}$ | $d_3g_3c_3f_{2r}$ | |
| f_3 | | $d_0g_1c_0f_{3j}$ | $d_0g_1c_1f_{3j}$ | $d_0g_1c_2f_{3j}$ | $d_0g_1c_3f_{3j}$ | |
| | | $d_3g_3c_0f_{3r}$ | $d_3g_3c_1f_{3r}$ | $d_3g_3c_2f_{3r}$ | $d_3g_3c_3f_{3r}$ | |
| f_4 | | $d_0g_1c_0f_{4j}$ | $d_0g_1c_1f_{4j}$ | $d_0g_1c_2f_{4j}$ | $d_0g_1c_3f_{4j}$ | |
| | | $d_3g_3c_0f_{4r}$ | $d_3g_3c_1f_{4r}$ | $d_3g_3c_2f_{4r}$ | $d_3g_3c_3f_{4r}$ | |
| f_5 | | $d_0g_1c_0f_{5j}$ | $d_0g_1c_1f_{5j}$ | $d_0g_1c_2f_{5j}$ | $d_0g_1c_3f_{5j}$ | |
| | | $d_3g_3c_0f_{5r}$ | $d_3g_3c_1f_{5r}$ | $d_3g_3c_2f_{5r}$ | $d_3g_3c_3f_{5r}$ | |
| f_6 | | $d_0g_1c_0f_{6j}$ | $d_0g_1c_1f_{6j}$ | $d_0g_1c_2f_{6j}$ | $d_0g_1c_3f_{6j}$ | |
| | | $d_3g_3c_0f_{6r}$ | $d_3g_3c_1f_{6r}$ | $d_3g_3c_2f_{6r}$ | $d_3g_3c_3f_{6r}$ | |
| | | c_0 | c_1 | c_2 | c_3 | |

Видоспецифічність потреб і споживання, рівні їхньої забезпеченості 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 ценотично зумовленими. При збігові потреб таксономічно та екологічно, чи тільки екологічно близьких видів, має місце конкуренція. Різна швидкість споживання та використання ресурсу чи фактору виявляється при будь-якому рівні забезпечення. Споживання може бути розведене в часі, тоді його інтенсивність не є сутнісною, проте вид (організм), який включається через деякий період, після першого чи перших, може потрапити в несприятливу ситуацію, коли об'єм ресурсів або факторів уже обмежений або вичерпаний. 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 чи більшою кількістю видів, популяцій або організмів може по-різному складатися щодо максимальних, середніх і мінімальних потреб з відповідними наслідками для їхнього існування. Ймовірні випадки збігу потреб у співіснуванні видів у біогеоценозі можна спрощено, математично звести до певних кінцевих чисел, але екологічний зміст таких комбінацій (з перестановками чи без них) виявляється значно ширшим і глибшим.

Різноваріантність збігів потреб (конкуренції) двох видів може по-різному відбиватися на можливостях їхнього співрозвитку та життєдіяльності: при збігові чи незбігові цих потреб у часі, особливо стосовно по-різному відновлюваних чи взагалі невідновлюваних ресурсів абіотичної чи біотичної природи, **урівноваженості чи нерівноваженості об'ємів індивідуального (питомого) 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 А і В, щодо одного ресурсу, можна прослідкувати складність взаємин цих видів, абстрагуючись від інших потреб і їхньої зумовленості середовищем, онтогенетичним і фізіологічним станами видів: I. максимумами, оптимумами, мінімумами (амплітуди) потреб двох видів збігаються в межах споживаного ресурсу; II. екологічні валентності видів А і В, щодо споживання певного ресурсу, неоднакові: 1) мінімум потреб виду В лежить за межами максимуму потреб виду А; 2) максимум потреб виду В лежить за межами мінімуму потреб виду А; 3) мінімум потреб виду В збігається з максимумом потреб виду А; 4) мінімум потреб виду А збігається з максимумом потреб виду В; 5) середній рівень потреб виду В збігається з максимумом потреб виду А; 6) мінімум потреб виду В не досягає середнього рівня потреб виду А; 7) середній рівень потреб виду В збігається з мінімумом потреб виду А; 8) максимум потреб виду В досягає середнього рівня потреб виду А; 9) максимум потреб виду В не досягає середнього рівня потреб виду А; 10) мінімум потреб виду В збігається з середнім рівнем потреб виду А; 11) максимум потреб виду В збігається з середнім рівнем потреб виду А; 12) мінімум потреб виду В знаходиться нижче середнього рівня потреб виду А; 13) максимум

потреб виду В знаходиться вище середнього рівня потреб виду А; 14) середні рівні потреб видів А і В збігаються; 15) мінімум потреб виду В не досягає мінімуму потреб виду А; 16) максимум потреб виду В не досягає максимуму потреб виду А. 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 ресурсів залежить від швидкості, інтенсивності, з якими вид їх використовує.

Відповідно до цього факторіально-ресурсну періодичну типологічну систему екологічних ніш (Шанда, 2007) можна модифікувати, ввівши, як критерій екологічної зумовленості, швидкість. Тоді факторіально-ресурсна типологічна періодична система, що була статичною (табл. 5.3.1), набуває динамічного виразу (табл. 5.3.9) з відповідними типологічними формулами, побудованими при 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 $d_1g_1c_1v_1$ описують незначні рівні потреб і забезпеченості з повільним рівнем споживання. Формули $d_2g_2c_2v_2$ 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, біогенних, біокосних 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 існувати 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, у якому потреби, загалом, збігаються.

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

5.4. Екологічна ніша біологічного виду як система

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

Системне мислення в біології, зокрема в екології, спирається на загальнонаукову методологію з її системним підходом і аналізом (Акоф, 1969; Берталанфі, 1969; Эшби, 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; 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) упорядковано 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 фактору, 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. В складі екологічної ніші елементи різної природи, як перемінні величини, створюють відповідні підсистеми, в 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, біогенні, біокосні, косні фактори, ресурси. В них інтегрується активність біологічного виду, що є визначальною частиною системи екологічної ніші та провідною в її ієрархічній супідрядності.

Будова характеризується природною, просторовою видоспецифічною конфігурацією та складністю. Зв'язки внутрішньонішеві створюють 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. Унаслідок 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, сільовою структурою з невизначено великою сукупністю 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 з синхронністю та асинхронністю сприймання факторів, споживання ресурсів, різних проявів активності, реакцій і взаємозв'язків між ними. Організованість виражає узгодженість і перерозподіл активності, функцій і реакцій. Екологічна ніша, як система, відзначається цілісністю та упорядкованістю, а також сумативністю та невпорядкованістю (хаосом) у процесі

життєдіяльності та розвитку біологічного виду. Цілісність (Карпин, 2005) означає незведення її властивостей до суми властивостей елементів, які складають ціле. Це відповідає природі екологічної ніші біологічного виду. Цілісність екологічної ніші характеризується повнотою ствердження її підсистем і такими взаєминами 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, перехід 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 багаторічних форм.

У більшості моделей і визначень екологічної ніші біологічного виду відзначаються адаптаційні особливості, екологічні валентності, проте не активність виду, що є сутнісною її складовою. Уявляючи екологічну нішу, як цілісну, дискретну систему адаптацій і реакцій біологічного виду, ми маємо осмислити зображення її активності на вісях багатовимірного її простору. Сезонні та онтогенетично чи екологічно зумовлені зміни потреб, сприймання факторів, споживання ресурсів відображаються в змінах конфігурації екологічних ніш. Спрощення та ускладнення є взаємозалежними процесами руху екологічних ніш у онтогенезі. Екзогенні явища та процеси в просторі екологічної ніші, як адаптивні, так і неадаптивні, 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. **В біогеоценозах має 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, відносить ізоляцію, стан системи, взаємодії, конкуренцію, диференціацію, інтеграцію, централізацію, децентралізацію, цілісність, стабільність, сприйняття, збереження, переробку інформації, зворотний зв'язок, 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 чи ізоляцією від інших на основі властивої їй специфічної множини елементів і компонентів. **Екологічна ніша є видоспецифічною в своєму складі, будові, функціях, зв'язках, регуляції, організованості.** Вона є видоспецифічною в своїй ємності (кількості запитів і потреб) та 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 кожному момент його існування, його відношення до середовища (факторів і ресурсів); 2) середовищеві функцію (активність у середовищі, що змінює чи підтримує його в сприятливому стані); 3) варіабельність активності та реакцій, які зумовлені онтогенетично та ценотично. В екологічній ніші інтегровані абіотична, біотична, біогенна, 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 зумовлювати такі зміни його екологічних позицій на вісях 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 біляоптимальне положення; 5) звуження від верхньої критичної точки в біляоптимальне положення; 6) загальне двобічне звуження від нижньої та верхньої критичних точок у біляоптимальні положення; 7) загальне двобічне звуження до оптимального положення.

Екологічній ніші властиві ендогенні, 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, підсилувати, зменшувати її чи 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 в часові призводить до сукцесій.

Централізація та децентралізація явищ і процесів, у теорії екологічної ніші як системи, розглядається нами як зосередження та розосередження напруження 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 та 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 середовищотворення. В теорії екологічної ніші розглядаються тільки стани повної зрілості та життєдіяльності біологічного виду. **Стани екологічних ніш — елементно-компонентний, функціонально-продукційний, генезисно-динамічний виявляються в рівно-**

і 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, гіпобіозні, мезабіозні, біозні, гіпербіозні, урахувавши найбільшу вразливість видів у чутливий для них період (Голдовський, 1977). У різних станах життєдіяльності потреби будь-якого організму (виду) можуть сутнісно відрізнятись, так само, як і середовищевірна 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, екзогенні фактори та ресурси. Ці реакції є управляючими та регулюючими для загального стану екологічної ніші. В біогеоценозах має місце неспецифічне та специфічне реагування біологічних видів, у відповідності до своєї багатоелементності, на різні внутрішньобіогеоценотичні та зовнішньобіогеоценотичні впливи за генотипічною нормою реакції, станів онтогенезу та життєвості. Це вкладається та інтегрується в загальнобіогеоценотичному реагуванні, враховуючи незначні чи 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 своєї генотипічної норми реакції. Саморегуляція, в системі екологічної ніші, визначається узгодженням реакцій і активностей ендо- і 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 ймовірність такого коригування всієї системи екологічної

ніші, що зумовлює стабільність (ценотичну) при докорінних змінах біогеоценозів. Екологічна ніша є складним переплетінням залежностей у сітях взаємозумовленого існування видів, коли один і той же вид виконує функції: 1) сприймача та споживача інформації, енергії та речовин; 2) ресурсу для інших видів у життєдіяльному стані чи в період посмертного розкладання. Отже, **в ресурсній ємності 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 різноманітній зумовленості середовищевірних функцій біологічного виду слід виділяти не тільки сприятливі абіотичні та біокосні умови, прояви антибіозу (конкуренція, хижацтво, хімічні негативні дії), проте й позитивні взаємодії з іншими видами, включаючи формування сприятливого біохімічного середовища, світлового, водного, газового, термічного режимів, обмінів метаболітами та дію стимулюючих біологічно активних речовин одного виду на інший, унаслідок їхньої секреції, екскреції, посмертного розкладу.

В 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, аккомодация, 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 ємністю, що інтегрована з активністю виду та включає абіотичні, біотичні (організмального походження), біогенні, 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 харак-

теру. Системотвірними є активність біологічного виду, що спрямована на оптимізацію умов існування, регулювання середовища, системоруйнівними є порушення в забезпеченні життєдіяльності, екзогенні явища та процеси розладу функцій, включаючи самоінтоксикацію, онтогенетичні зміни. Біогеоценотичне, фітоценотичне, ґрунтове втомлення, як причини сукцесій, характеризують накопичення в ґрунті та на його поверхні речовин, негативно діючих на живі організми. Екологічна ніша біологічного виду може саморуйнуватися, руйнуватися іншими видами та екологічними факторами.

В біогеоценозах мають місце нішетвірні та нішеруйнівні процеси.

Нішетвірними процесами є: 1) захоплення простору; 2) сприймання та використання факторів; 3) споживання та використання ресурсів; 4) специфічне середовищотворення; розподіл простору; 5) розмноження; 6) адаптації; 7) поширення в просторі; 8) стійкість при збурюючих середовище впливах.

Нішеруйнівними процесами є: 1) самоінтоксикація; 2) вичерпання ресурсів; 3) надмірне зростання чисельності видів; 4) конкуренція.

Хаосоруйнівні процеси: 1) взаємні позитивні впливи; 2) розподіл простору.

Хаосотвірні: 1) надмірне розмноження організмів; 2) нестача ресурсів; 3) конкуренція; 4) самоінтоксикація.

Цілісність, як стаціонарний стан системи, що не дозволяє мобільності 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. Всеузагальноюча картина екологічної ніші є неможливою в зв'язку з великими розбіжностями потреб і середовищотвірних функцій організмів різних царств живої природи. Екологічна ніша, як онтогенетично, екологічно, ценотично структурована та залежна сутність, є похідною сукупності умов і активності біологічного виду.

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

Екологічна ніша, як варіюючий факторіально-ресурсний об'єм біологічного виду, інтегрований з його середовищотвірною функцією та активністю, що складно заломлюються на таксономічному рівні стосовно видів рослин, тварин, грибів, мікроорганізмів відповідно до їхньої специфіки. В теоретичній моделі екологічної ніші виділяються вісі станів онтогенезу, факторів, ресурсів, активностей і реакцій, припустими

рівні яких відкладаються як точки на вісях багатовимірного простору в межах варіюючих екологічних амплітуд. Міжосьові простори, в багатовимірній структурі екологічної ніші, мають екологічний зміст як поля ендегенних зв'язків. При абстрактному поясненні екологічної ніші, як багатовимірного простору, можна говорити про внутрішньонішеве середовище, що визначається системою внутрішніх взаємодій і узгодженням позицій виду на вісях 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. Воно формується як об'ємна, просторова, сітьова структура взаємодій екотопу з усією множиною організмів різних царств живої природи, що складають біоценоз. Середовище екологічної ніші біологічного виду є сукупністю умов, які визначають його існування, тобто сукупність багатьох факторів і ресурсів різної природи: абіотичних, біогенних, 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, біогенне та біокосне середовища), 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 значної та просторової дискретності при невизначеності її складових.

Функцією біологічного виду є збагачення, збіднення та перетворення середовища. Кожен вид є ресурсом споживачів у його життєдіяльності, в станах посмертного розкладання та мінералізації. Функціональні особливості екологічної ніші біологічного виду в біогеоценозі визнача-

ються: специфічними середовищтворенням і активністю, 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 можливостей виду в його взаємодії з екзогенним середовищем; 3) формування ендегенного середовища, а весь онтогенез є виразом розвитку екологічної ніші як системи, становлення різних форм активності, функцій, реакцій, модифікацій, адаптацій; 4) якісними змінами. 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, захоплює всі вікові стани від зиготи до незворотних старіння та смерті. В біогеоценозах біологічні види різних царств живої природи знаходяться в різних вікових станах, визначаючи як наростання функціональної ролі організмів, так і її розлади. Отже, екологічним позиціям біологічних видів властива різна значущість, яка виявляється 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 у онтогенезі біологічного виду та невичерпним у 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 біогеоценозів у сучасну та минулі геологічні епохи.

Генезис (походження) та розвиток екологічної ніші як системи розглядається в двох площинах: 1) у онтогенетичній: від зиготи до старіння, повної деградації та смерті; 2) в біогеоценогічній: від ецезису,

потрапляння, проникнення біологічного виду в нове середовище, в якому вид має здолати екологічний (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 екологічних і біогеоценотичних елементів 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, 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, «пригін», прилаштуваність до біогеоценозу, в складній динаміці, розглядається як аккомодация. Зміни в екологічній ніші мають виражені екзогенний, ендегенний характер. Реагування біологічного виду за відповідним генотипом постійно коригує його стан, змінює життєдіяльність у широкому спектрі припустимих норм або виходить за їхні межі, зумовлюючи перехід у нежиттєдіяльний стан, деградацію та загибель. Підтримання динамічної рівноваги біологічним видом з біогеоценотичним середовищем, на основі прямих і зворотних зв'язків, середовищевірних функцій і реакцій на них, є гомеостатом системи екологічної ніші. **Середовищевтворення та активність біологічного виду** прижиттєво, при анабіозі та посмертно мають сутнісні відмінності.

Динаміка екологічних ніш біологічних видів, як прояв їхнього розвитку, зумовлена екологічно та онтогенетично залежними реакціями. Ці реакції генотипічно визначені та виражаються різними станами відносної норми генотипу (морфологія, фізіологія, біохімія, адаптації, розмноження організмів) або виявом відповідних морфозів, фенкокопій

і мутацій. Нерівномірна динаміка екологічних процесів є природною, прискорення чи уповільнення її, на фоні тих або інших факторів і ресурсів, є потребою існування організмів. **Статика екологічних ніш** — це фіксовані моменти їхніх 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 середовищевірних функцій і пристосувальних можливостей. Такі елементарні еволюційні явища, як мутації, відмічені як забезпечуючі екологічні ліцензії видів (К. Гюнтер, див. Ригер, 1967), тобто просування в нові простори на основі набуття 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, чи зовсім, унаслідок цього, усувати біологічний вид з біогеоценозу. Визначення цілеспрямованості системи, щодо екологічної ніші, не буде достатньо коректним без зауваження про відсутність або сумнівність цілепокладання в живій природі, але, що 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 у 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 в 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.

5.5. 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 чи їхні комплекси. Ці поняття не завжди узгоджено тлумачаться різними авторами в зв'язку з їхньою об'єктивною складністю та 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 (Дажо, 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 усієї 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 витривалості коливання умов, який характеризує терпимість виду по відношенню до даного фактору. Термін «екологічна валентність» є тотожним або дуже наближеним до понять «екологічна амплітуда», «толерантність», які характеризують межі витривалості чи стійкості біологічного виду щодо умов середовища чи певного фактору. В. 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, які забезпечують їм можливість існувати в певних умовах. М. Ф. Реймерс (1990) розумів її як межі пристосованості виду до перемінних умов середовища, а толерантність — як здатність витримувати відхилення факторів від оптимальних. Б. М. Міркін, Г. С. Розенберг (1978) амплітудою виду вважають відрізок градієнту фактору (вісі гіперпростору фундаментальної екологічної ніші), зайнятий розподілом виду. Вони розрізняють амплітуду виду екологічну (аутекологічну чи фізіологічну) та фітоценогічну (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 за умов нестабільних угруповань рослин, порівнюючи зі сталими фітоценозами. Слід відзначити деяку умовність такого розчленування екологічних амплітуд з позицій аут- і синекології. Ценотичні умови визначаються як біотичні, так і абіотичні (від ранніх етапів сингенезу) при переплетінні антибіозних (у тому числі конкурентних і алелопатичних) 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 чи виду може бути як мінімум, так і максимум екологічного впливу, діапазон між якими визначає величину витривалості (толерантності) організму щодо певного фактору. В. Д. Федоров, Т. Г. Гільманов (1980) інтервал, відмежований мінімальним і максимальним значеннями певного фактору, називають інтервалом толерантності. Ж. Леме (1970) відмітив, що біологічний процес може здійснюватися не при будь-яких змінах певного фактору, а тільки між його крайніми значеннями, мінімумом і максимумом, які являють межі толерантності даного процесу відносно цього фактору. В середині цих меж значення фактору 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. Властивість відповідати зміною життєдіяльності на вплив оточуючого середовища є реактивністю, що зводиться до сукупності реакцій саморегульованої 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 (Быков, 1988).

Екологічний спектр біологічного виду визначає його існування на фоні генотипічних норм реакцій щодо кожного фактору чи ресурсу, онтогенетичного, життєдіяльного стану та екологічної зумовленості, характеризуючи узагальнене, інтегративне реагування та активність у біогеоценозі. Екологічний спектр відображає загальну (а не тільки часткову) 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 при певних внутрішньо- або зовнішньоекологічних умовах, 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 зумовленості, 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. В 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- чи зовнішньоспектричної інтеграції ці точки не завжди є оптимальними чи біляоптимальними, тобто **ситуація надоптимуму за всіма показниками не може бути реальною чи провідною**. Здебільшого це проявляється в комбінаціях різних екологічних позицій

видів на вісях екологічних факторів або ресурсів. Між критичними точками екологічних амплітуд існує невизначене число «середніх» точок толерантності — оптимальних, біляоптимальних, 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) в 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) в зоні оптимуму; 8) в 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 генотипічної реакції біологічного виду. **В кожному моменті 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 інтеграцій потреб, сприймання факторів, споживання ресурсів у екологічних амплітудах, залежно від онтогенетичних, екологічних умов і розгортання генетичної програми, можуть виділятися рухливі, «плаваючі» точки оптимуму щодо окремих проявів життєдіяльності біологічного виду.

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

Особливості реакцій на дію екологічних факторів визначаються: 1) вибірковістю сприйняття; 2) чутливістю (різна сприйнятливність); 3) специфічністю; 4) неспецифічністю, у тому числі

стресом; 5) динамічністю — нестабільністю; 6) різномірністю (min-max); 7) тривалістю; 8) відсутністю реакції; 9) розвитком; 10) результативністю (активізацією, стимуляцією, гальмуванням); 11) системністю; 12) оборотністю та еоборотністю.

Реакції біологічного виду, за природою, є специфічними, але за виявами 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 фактору 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 вісях екологічних факторів і ресурсів, біоритмів і активності в багатовимірному екологічному просторі екологічної ніші.

В межах оптимуму, в нормі існування для того чи іншого виду, можуть бути відхилення на основі специфічних особливостей екоелементів. Крайні варіанти поліморфної толерантності, щодо кожного фактору чи ресурсу можуть траплятися з різною частотою.

В будь-якій факторіальній чи ресурсній екологічній амплітуді вид може займати різні позиції відповідно до екологічних умов, стадії онтогенезу та стану життєдіяльності. **В онтогенезі екологічний спектр біологічного виду змінюється щодо тих або інших факторів і ресурсів, унаслідок розширення чи звуження толерантності та потреб чи відмови від них.**

Екологічна амплітуда є генотипічно виражена потенціальна можливість виду може існувати за певних умов коливань кількісних виразів діючого на вид фактору чи ресурсу. В реальних умовах біогеоценозу вона відображає певні екологічні позиції виду, при цьому не завжди оптимальні. Це, загалом, стосується всього екологічного спектру та засвідчує, що не всі оптимуми видів можуть бути

реалізовані, проте дозволяють їм утримувати певні екологічні позиції в біогеоценозах. Наприклад, на збіднених субстратах сухих борів (Бельгард, 1950) виростають оліготрофні види з різною гігроморфністю: *Festuca beckeri* (Hack.) Trautv. — ксерофіт; *Potentilla arenaria* Borkh. — ксеромезофіт; *Allysum tortuosum* Waldst. et Kit., *Kochia laniflora* (S. G. Gmel) Borb., *Helichrysum arenarium* (L.) Moench., *Thymus pallasianus* H. Braun. — мезоксерофіти; *Carex colchica* J. Gay — мезофіт. При коливанні зволоженості субстратів це рослинне угруповання може гігроморфічно модифікуватися та 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. — олігомезотроф, 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 supine* Wahlenb. — оліготроф, ксеромезофіт, сільвант, пратант, степант; *Hieracium echioides* Lumn. — олігомегатроф, 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, короточасних 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 чи 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, що супроводжує його толерантність на фоні загальної зумовленості, може бути виражена відповідними амплітудами та спектрами активності різних форм і рівнів. Повна інтегральна активність біологічного виду, загалом, характеризує його специфічне середовиществорення, що виражається формами біотичної, біогенної, біокосної, косної активності з різними діапазонами (обсягом охоплених нею елементів і компонентів), напруженням, концентрацією, статикою чи динамікою дії. Середовище-

твірні функції організму, популяції, біогеоценозу зумовлюються внутрішніми, зовнішніми чинниками та мають певні факторно, 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, яка зумовлює зміну основних неспецифічних фізико-хімічних показників умов біогеоценозу, таких як температура, рівень зволоження ґрунту та приземної атмосфери, загальної концентрації солей у ґрунтового розчині. Кожний вид оптимізує свій стан створенням специфічного біогенного поля за рахунок виділення біологічно активних речовин. Косна активність біологічних видів є різними формами впливу на материнську гірську породу, а біокосна — підстеляюча 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 середовищотворенням: дією на організми свого та інших видів; реакціями на їхні впливи, формуванням біомаси, поглинанням і виділенням речовин.

Таблиця 5.5.1

Періодична типологічна система взаємозв'язків стану онтогенезу, життєдіяльності, дії факторів і активності біологічного виду

| V | F | | | | | | | | | O |
|----------|---------------------------------|---------------------------------|---------------------------------|---------------------------------|---------------------------------|---------------------------------|---------------------------------|---------------------------------|---------------------------------|----------|
| | f ₁ | | | f ₂ | | | f ₃ | | | |
| b | ja ₁ bf ₁ | ja ₂ bf ₁ | ja ₃ bf ₁ | ja ₁ bf ₂ | ja ₂ bf ₂ | ja ₃ bf ₂ | ja ₁ bf ₃ | ja ₂ bf ₃ | ja ₃ bf ₃ | j |
| n | ja ₁ nf ₁ | ja ₂ nf ₁ | ja ₃ nf ₁ | ja ₁ nf ₂ | ja ₂ nf ₂ | ja ₃ nf ₂ | ja ₁ nf ₃ | ja ₂ nf ₃ | ja ₃ nf ₃ | |
| m | ja ₁ mf ₁ | ja ₂ mf ₁ | ja ₃ mf ₁ | ja ₁ mf ₂ | ja ₂ mf ₂ | ja ₃ mf ₂ | ja ₁ mf ₃ | ja ₂ mf ₃ | ja ₃ mf ₃ | |
| b | ra ₁ bf ₁ | ra ₂ bf ₁ | ra ₃ bf ₁ | ra ₁ bf ₂ | ra ₂ bf ₂ | ra ₃ bf ₂ | ra ₁ bf ₃ | ra ₂ bf ₃ | ra ₃ bf ₃ | r |
| n | ra ₁ nf ₁ | ra ₂ nf ₁ | ra ₃ nf ₁ | ra ₁ nf ₂ | ra ₂ nf ₂ | ra ₃ nf ₂ | ra ₁ nf ₃ | ra ₂ nf ₃ | ra ₃ nf ₃ | |
| m | ra ₁ mf ₁ | ra ₂ mf ₁ | ra ₃ mf ₁ | ra ₁ mf ₂ | ra ₂ mf ₂ | ra ₃ mf ₂ | ra ₁ mf ₃ | ra ₂ mf ₃ | ra ₃ mf ₃ | |
| b | pa ₁ bf ₁ | pa ₂ bf ₁ | pa ₃ bf ₁ | pa ₁ bf ₂ | pa ₂ bf ₂ | pa ₃ bf ₂ | pa ₁ bf ₃ | pa ₂ bf ₃ | pa ₃ bf ₃ | p |
| n | pa ₁ nf ₁ | pa ₂ nf ₁ | pa ₃ nf ₁ | pa ₁ nf ₂ | pa ₂ nf ₂ | pa ₃ nf ₂ | pa ₁ nf ₃ | pa ₂ nf ₃ | pa ₃ nf ₃ | |
| m | pa ₁ mf ₁ | pa ₂ mf ₁ | pa ₃ mf ₁ | pa ₁ mf ₂ | pa ₂ mf ₂ | pa ₃ mf ₂ | pa ₁ mf ₃ | pa ₂ mf ₃ | pa ₃ mf ₃ | |
| | a₁ | a₂ | a₃ | a₁ | a₂ | a₃ | a₁ | a₂ | a₃ | |
| | A | | | | | | | | | |

Примітки: F – вплив факторів; V – стани життєдіяльності; A – активність виду; O – онтогенетичні періоди.

З позицій формалізації онтогенетичні та екологічні залежності станів і активності видів можна виразити у вигляді періодичної типологічної системи (табл. 5.5.1), в якій онтогенетичні періоди — передрепродуктивний (j), репродуктивний (r) і пострепродуктивний (p) вибрані як періоди, стани життєдіяльності — біоз (b), гіпобіоз (n), гіпербіоз (m) — підперіоди, вплив факторів — мінімального напруження чи сили (f_1), оптимального (f_2), максимального (f_3) — є періодами, активність виду на їхньому фоні — низька (a_1), помірна (a_2), висока (a_3) — є підперіодами. В цій періодичній типологічній системі відображені можливі ситуативні типи онтогенетичних, життєдіяльних станів і активності видів на фоні екологічних факторів. Наприклад, формула ja_1bf_1 описує передрепродуктивний період і низьку активність виду на фоні мінімально діючого фактора в біозі, a_3mf_3p показує високу активність виду в період гіпербіозу на фоні максимального впливу екологічного фактору в пострепродуктивний період. Усе це відповідає теоретичним засадам динаміки екологічних спектрів і станів біологічних видів на фоні екологічних умов.

Таблиця 5.5.2

Періодична типологічна система взаємозв'язків стану онтогенезу, життєдіяльності, дії факторів і активності біологічного виду

| V | F | | | | | | | | | O |
|----------|----------------------|----------------------|----------------------|----------------------|----------------------|----------------------|----------------------|----------------------|----------------------|----------|
| | f_1 | | | f_2 | | | f_3 | | | |
| b | jt_1bf_1 | jt_2bf_1 | jt_3bf_1 | jt_1bf_2 | jt_2bf_2 | jt_3bf_2 | jt_1bf_3 | jt_2bf_3 | jt_3bf_3 | j |
| n | jt_1nf_1 | jt_2nf_1 | jt_3nf_1 | jt_1nf_2 | jt_2nf_2 | jt_3nf_2 | jt_1nf_3 | jt_2nf_3 | jt_3nf_3 | |
| m | jt_1mf_1 | jt_2mf_1 | jt_3mf_1 | jt_1mf_2 | jt_2mf_2 | jt_3mf_2 | jt_1mf_3 | jt_2mf_3 | jt_3mf_3 | |
| b | rt_1bf_1 | rt_2bf_1 | rt_3bf_1 | rt_1bf_2 | rt_2bf_2 | rt_3bf_2 | rt_1bf_3 | rt_2bf_3 | rt_3bf_3 | r |
| n | rt_1nf_1 | rt_2nf_1 | rt_3nf_1 | rt_1nf_2 | rt_2nf_2 | rt_3nf_2 | rt_1nf_3 | rt_2nf_3 | rt_3nf_3 | |
| m | rt_1mf_1 | rt_2mf_1 | rt_3mf_1 | rt_1mf_2 | rt_2mf_2 | rt_3mf_2 | rt_1mf_3 | rt_2mf_3 | rt_3mf_3 | |
| b | pt_1bf_1 | pt_2bf_1 | pt_3bf_1 | pt_1bf_2 | pt_2bf_2 | pt_3bf_2 | pt_1bf_3 | pt_2bf_3 | pt_3bf_3 | p |
| n | pt_1nf_1 | pt_2nf_1 | pt_3nf_1 | pt_1nf_2 | pt_2nf_2 | pt_3nf_2 | pt_1nf_3 | pt_2nf_3 | pt_3nf_3 | |
| m | pt_1mf_1 | pt_2mf_1 | pt_3mf_1 | pt_1mf_2 | pt_2mf_2 | pt_3mf_2 | pt_1mf_3 | pt_2mf_3 | pt_3mf_3 | |
| | t₁ | t₂ | t₃ | t₁ | t₂ | t₃ | t₁ | t₂ | t₃ | |
| | T | | | | | | | | | |

Примітки: F – вплив факторів; V – стани життєдіяльності; T – показники толерантності; O – онтогенетичні періоди.

Коли символи активності (a_1 – a_2 – a_3) замінити показниками толерантності (t_1 — низької, t_2 — помірної, t_3 — високої) то в такій періодичній типологічній системі (табл. 5.5.1) можна показувати рівні стійкості (табл. 5.5.2) біологічного виду в різні онтогенетичні періоди на фоні впливу екологічних факторів і станів життєдіяльності. Тоді формула t_2mf_2p буде показувати середній рівень стійкості біологічного виду в період гіпербіозу на фоні пострепродуктивного періоду та оптимальної дії екологічного фактору.

Можна також показати співвідношення рівнів потреб, споживання на фоні станів життєдіяльності (ЖТД) та умов забезпечення (табл. 5.5.3). **Рівні потреб можуть бути низькими: А — з трьома градаціями виразів** (a_1 — мінімальні; a_2 — помірні; a_3 — високі серед низьких); **В — помірними з подібними виразами** (b_1 – b_2 – b_3); **С — високими з такими ж виразами** (c_1 – c_2 – c_3); Рівні споживання можуть бути низькими (d), помірними (e), високими (f). Рівні забезпечення можуть бути мінімальними (m), максимальними (n) і оптимальними (o). Стани життєдіяльності g — гіпербіоз, і — біоз, h — гіпобіоз.

Тоді комбінації символів дадуть такі формули в цій періодичній типологічній системі, що показують варіації співвідношень потреб та споживання при різних рівнях забезпечення для різних станів життєдіяльності. Так, формула $adgm$ — характеризує стан гіпербіозу (g) при низькому рівні потреб (a), низькому рівні споживання (d) і мінімальному забезпеченні (m); формула c_3fho засвідчує стан гіпобіозу (h) при сильному споживанні ресурсі (f), самих високих потребах (c_3) і оптимальному забезпеченні. Отже, такі періодичні типологічні системи описують реальні, очікувані та можливі ситуації при збігові різних умов.

Суттєво важливими для визначення можливостей існування організмів в біогеоценозах є співвідношення екологічних, екотопічних і загалом, біогеоценотичних амплітуд. Обмежуючими є екотопічні 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 нестійких в угрупованні видів можуть мати різні позиції на вісях градієнтів екологічних факторів і лежати за межами та в межах екотопічних амплітуд.

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

Рівні потреб та споживання на фоні станів життєдіяльності та забезпечення

| ЖТД | Рівні потреб | | | | | | | | | | | | РЗ | | | | |
|----------|-------------------------|------------------------|------------------------|------------------------|------------------------|------------------------|------------------------|------------------------|------------------------|------------------------|------------------------|------------------------|------------------------|------------------------|------------------------|------------------------|----------|
| | А | | | | В | | | | С | | | | РЗ | | | | |
| | a ₁ | a ₂ | a ₃ | b ₁ | b ₂ | b ₃ | b ₃ | c ₁ | c ₂ | c ₃ | | | | | | | |
| g | a ₁ d gm | a ₂ e gm | a ₃ f gm | b ₁ d gm | b ₂ e gm | b ₃ f gm | b ₃ d gm | c ₁ e gm | c ₂ f gm | c ₃ e gm | c ₁ d gm | c ₂ f gm | c ₃ d gm | c ₁ e gm | c ₂ f gm | c ₃ e gm | m |
| i | a ₁ d im | a ₂ e im | a ₃ f im | b ₁ d im | b ₂ e im | b ₃ f im | b ₃ d im | c ₁ e im | c ₂ f im | c ₃ e im | c ₁ d im | c ₂ f im | c ₃ d im | c ₁ e im | c ₂ f im | c ₃ e im | n |
| h | a ₁ d hm | a ₂ e hm | a ₃ f hm | b ₁ d hm | b ₂ e hm | b ₃ f hm | b ₃ d hm | c ₁ e hm | c ₂ f hm | c ₃ e hm | c ₁ d hm | c ₂ f hm | c ₃ d hm | c ₁ e hm | c ₂ f hm | c ₃ e hm | п |
| g | a ₁ d gn | a ₂ e gn | a ₃ f gn | b ₁ d gn | b ₂ e gn | b ₃ f gn | b ₃ d gn | c ₁ e gn | c ₂ f gn | c ₃ e gn | c ₁ d gn | c ₂ f gn | c ₃ d gn | c ₁ e gn | c ₂ f gn | c ₃ e gn | п |
| i | a ₁ d in | a ₂ e in | a ₃ f in | b ₁ d in | b ₂ e in | b ₃ f in | b ₃ d in | c ₁ e in | c ₂ f in | c ₃ e in | c ₁ d in | c ₂ f in | c ₃ d in | c ₁ e in | c ₂ f in | c ₃ e in | п |
| h | a ₁ d hn | a ₂ e hn | a ₃ f hn | b ₁ d hn | b ₂ e hn | b ₃ f hn | b ₃ d hn | c ₁ e hn | c ₂ f hn | c ₃ e hn | c ₁ d hn | c ₂ f hn | c ₃ d hn | c ₁ e hn | c ₂ f hn | c ₃ e hn | п |
| g | a ₁ d go | a ₂ e go | a ₃ f go | b ₁ d go | b ₂ e go | b ₃ f go | b ₃ d go | c ₁ e go | c ₂ f go | c ₃ e go | c ₁ d go | c ₂ f go | c ₃ d go | c ₁ e go | c ₂ f go | c ₃ e go | о |
| i | a ₁ d io | a ₂ e io | a ₃ f io | b ₁ d io | b ₂ e io | b ₃ f io | b ₃ d io | c ₁ e io | c ₂ f io | c ₃ e io | c ₁ d io | c ₂ f io | c ₃ d io | c ₁ e io | c ₂ f io | c ₃ e io | о |
| h | a ₁ d ho | a ₂ e ho | a ₃ f ho | b ₁ d ho | b ₂ e ho | b ₃ f ho | b ₃ d ho | c ₁ e ho | c ₂ f ho | c ₃ e ho | c ₁ d ho | c ₂ f ho | c ₃ d ho | c ₁ e ho | c ₂ f ho | c ₃ e ho | о |
| | d | e | f | d | e | f | d | e | f | e | d | e | f | e | f | e | |
| | Рівні споживання | | | | | | | | | | | | | | | | |

Примітки: стани життєдіяльності (ЖТД): g – гіпербоз, і – боз, h – гіпобоз; рівні забезпечення (РЗ): m – мінімальні, n – максимальні, o – оптимальні; рівні споживання: d – низькі, e – помірні, f – високі.

Отже, можна зазначити:

1) **толерантність і активність біологічних видів є онтогенетично та екологічно зумовленими та залежними від стану життєдіяльності.** Екологічні амплітуди толерантності можна показати прямою лінією, що сполучає критичні точки, в той же час амплітуди активності — ламаною (осцилограмоподібною), в 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 чи звужуватися залежно від специфічного й інтегративного складання цих реакцій;

4) у екологічних спектрах толерантності та активності амплітуди є внутрішньо- та зовнішньоспектрично залежними;

5) середовищевірні функції біологічних видів визначаються інтеграцією біотичної, біогенної, біокосної та косної активності;

6) формалізовано екологічні, онтогенетичні залежності станів, толерантності та активності видів можна виразити типологічними періодичними системами;

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

ЧАСТИНА 6. ТЕОРЕТИЧНІ АСПЕКТИ КУЛЬТУР- ТА АГРОБІОГЕОЦЕНОЛОГІЇ

6.1. Культур- та агробіогеоценози, їхні біотопи та агроедафотопи

Теорія біогеоценотичної організованості живої природи (Сукачев, 1973) достатньо широко опрацьована, в своїх багатьох аспектах, але проблематика культур- та агробіогеоценології потребує подальших розробки та осмислення.

Культур- та агробіогеоценози, як реальні структурні складові біогеоценотичного покриву аграрних і селітебних ландшафтів, відзначаються множинними відмінностями, специфічною організованістю, функціональною значущістю. Вони мають бути оцінені з позицій загального різноманіття екологічних систем різних рангів.

Культурбіогеоценози є сукупностями організмів різних царств живої природи, що складають нероз'ємну єдність у самій собі та зі структурами, факторами неживої природи на певних, відчленованих, відносно однорідних ділянках земної поверхні, де людина формує угруповання рослин культурної та дикої флори, по-різному їх регулює, контролює та використовує.

Всі рослинні угруповання, які: 1) перетворює людина, втручаючись у структуру їхніх фізико-географічних умов, уводить або усуває певні види, змінює склад і будову; 2) формує за видовим і екоморфічним складом, регулює та змінює середовище існування — розвиваються в культурбіогеоценози різних рівнів організованості, об'єму та ландшафтних функцій, відповідаючи тому чи іншому цільовому призначенню (Бяллович, 1939, 1960; Камышев, 1939, 1967, 1971).

Особливим типом цих угруповань є агробіогеоценози, що формуються на землях, де людина інтенсивно вирощує рослинну продукцію та певним чином, контролює становлення там комплексів організмів різних царств живої природи, регулює чисельність фітопатогенів, шкідників і бур'янів. Екотопічно культур- та агробіогеоценози характеризуються не тільки певними просторовими відчленованістю та відносною однорідністю умов, але також сутнісною формуючою та регулюючою діяльністю людини. Це потребує їхнього різнопланового теоретичного опрацювання з позицій екології та загальної біогеоценології.

Структурованість культур- та агробіогеоценозів має велику наближеність до їхніх природних аналогів, проте в аналізі їхньої системної

організованості та елементно-компонентного складу прослідковується не тільки паралелізм, але й специфіка.

Рослинні угруповання культур- та агробіогеоценозів формуються людиною, а зоо-, міко-, мікробокомплекси переважно складаються спонтанно на основі їхніх зв'язків з культурною та дикою флорою.

Культур- та агробіогеоценози є не тільки особливими угрупованнями. Вони контролюються та регулюються людиною згідно з її цілями, потребами, можливостями. Екотопічна визначеність культур- і агробіогеоценозів: 1) є специфічною, на основі активного втручання людини в їхню структуру, функції, в коротко- чи тривалочасову динаміку та розвиток для оптимізації їхніх умов; 2) вона відповідає теоретичній і методологічній членованості біогеоценозів (Сукачев, 1973) на біоценози й екотопи чи біотопи з наступною їхньою різнорівневою деталізацією: біоценозів на сукупності організмів різних царств живої природи з їхнім таксономічним і екоморфічним (де встановлено) складом, а екотопів на кліматопах та едафотопи.

Середовищеві функції біоценозів (які, загалом, багатозначно та багатofакторно виявляються в процесі життя та посмертного розкладання організмів) за своєю сутністю є їхньою біотичною (вплив на живі організми), біокосною (вплив на біокосні тіла біогеоценозу), на косне тіло, як підстилаючи материнську породу та міжбіогеоцено-тичною (вплив на оточуючі біогеоценози) активністю, а також відповідними реакціями.

Для екотопічної визначеності культурбіогеоценозів, які в багатьох випадках складені багаторічними деревними, чагарниковими, трав'яними рослинами та мають різні рівні просторово-часового регулювання людиною, вважаємо доцільним використати термін «культурбіотоп», а для агробіогеоценозів — «агроекотоп», тому що їхні екотопічні умови інтенсивно регулюються, видозмінюються людиною при використанні інтенсивних технологій лісівництва, рослинництва, землеробства.

В культурбіогеоценозах антропо регуляція має різні вирази та рівні напруженості залежно від цілей створення та типу культурфітоценозів, за Ю.П. Бялловичем (1936). Така регуляція може зменшуватися, відповідно до розвитку культурфітоценозів, складених деревними чагарниковими породами, травами декоративного, естетичного, середовищевірного та санітаривного призначення чи бути більш-менш інтенсивною для підтримання їхнього існування, оновлення, що має місце в садово-паркових угрупованнях населених пунктів, у скверах, на газонах і квітниках. **Для цієї категорії культурфітоценозів, з їхніми фрагментарністю, розчленованістю, екотопічною**

невизначеністю, нерівноцінністю чи нез'ясованістю, різними розмірностями, біогеоценотичну сутність і системне розуміння, на наш погляд, слід визначати поняттям «культурбіосистема», а саме: мікрокультурбіосистема протяжністю до 10 м, мезокультурбіосистема — до 50 м, макрокультурбіосистема — 100 м і більше, мегакультурбіосистема — 1000 м і більше.

Культурбіотопи, де вони мають чітку визначеність, абстрагуючись, можна структурувати так, як і природні екотопи: культуркліматоп і культуредафотоп, з наступною деталізацією їхньої складності залежно від факторів і стану середовища: культургеліотоп, культуратмотоп, культуртермотоп, культургігротоп, культуртрофотоп тощо. Штучні лісові масиви, лісосмуги, лісопарки можуть складатися різними культурбіогеоценозами на основі їхнього екотопічного розчленування з лісопокращеними культуредафотопами (Белова, 1999).

Подібним чином можна диференціювати складність агроекотопів. Агроекотоп це комплекс абіотичних, біотичних, біогенних, біокосних структур і факторів, який сформувався та розвивається на конкретній ділянці земної поверхні (оброблюваних земель) під впливом прямої та непрямої діяльності людини, пов'язаної з вирощуванням рослин. Особливу увагу слід приділити агроедафотопам як об'єктам землеробства та рослинництва, що піддаються поверхневому чи глибокому рихленню, різноглибинній оранці, внесенню органічних, мінеральних добрив і пестицидів, ущільненню, мульчуванню, зрошенню, вітровій і водній ерозії. В агроекотопах сутісну роль відіграють морфи рельєфу, зокрема експозиції схилів, а також рівень надходження сонячної радіації, вітровий і вологісний режими.

Трофотоп і гігротоп агроедафотопу інтенсивно регулюються людиною для оптимізації умов вирощування рослин. Ґрунт (агроедафотоп) не тільки біокосне тіло, він є резервуаром вірусів, бактерій, водоростей, грибів, тваринних організмів, живих коренів, кореневих паростків і кореневиц бур'янів, їхнього насіння, у невизначено великих кількостях у латентному стані. Організми різних царств живої природи знаходяться в ґрунті в різних стадіях життєдіяльності чи спокою: анабіоз, мезабіоз, гіпобіоз, біоз, гіпербіоз (Голдовский, 1977) і складають едафон. Живе населення ґрунту є особливою підсистемою агробіогеоценозу і його об'єктивним виразом або стадією як при відсутності культурних рослин у період передпосівного, зяблевого обробітку ґрунту, парового стану полів, так і при вегетації культурних рослин.

Агробіогеоценоз це мобільна структура з різними фазами та стадіями розвитку на фоні впливу людини.

Його субстратною основою є агроедафотоп. Він відзначається тим, що є зосередженням органічної речовини, енергії, елементів живлення; виконує різні функції, забезпечує постійний, тимчасовий або періодичний життєвий простір тваринним організмам (або їхнім онтогенетичним формам) і підземним частинам рослин. Агроедафотоп є динамічною системою, в якій явища та процеси, збіднення чи збагачення його ресурсів, постійно змінюються на фоні абіотичних і біотичних умов, участі в циклах карбону, кисню, нітрогену та інших біофільних і небіофільних елементів при реалізації заходів землеробства та рослинництва. Він виконує сорбуючі, очисні, сигнальні функції, може стимулювати чи гальмувати життєві процеси організмів, регулювати склад і будову агробіогеоценозу, зв'язки організмів, запускати механізми сукцесій. Він, у основному, є середовищем детритних трофічних ланцюгів і сіток, його трофності належить визначальна роль у існуванні, продуктивності, розвитку агробіогеоценозу.

Трофічність агроедафотопу оцінюється як родючість. Вона достатньо однозначно пояснюється різними авторами: 1) здатність ґрунту, як компоненту біосфери, природного тіла: а) одночасно задовольняти потреби рослин у воді та їжі (Вільямс, 1949); б) забезпечувати рослини елементами живлення, водою, а їхні кореневі системи достатньою кількістю повітря, тепла та сприятливим фізико-хімічним середовищем для нормального росту та розвитку (Панников, 1987; Кауричев, 1989); в) створювати необхідні умови життєдіяльності рослин, загалом фактори та умови, що визначають поживний, водний, повітряний, температурний, окисно-відновний та інші режими (Муха, 2004); г) задовольняти рослини в системах живлення, воді, постачати їм достатню кількість повітря та тепла (Панас, 2009); 2) багатофункціональна система, інтегруючий системний поліпараметричний показник ґрунтових процесів і властивостей із закладеним результатом довгострокового періоду ґрунтоутворення, який включає в себе як кількісні, так і якісні характеристики, що відтворюють особливості функціонування конкретного ґрунту, його внутрішню структуру та зовнішні зв'язки (Купчик, 2007).

Серед форм родючості виділяють: 1) природну, властиву незайманим цілиним землям; 2) штучну, зумовлену обробітком, внесенням добрив, меліоративними заходами; 3) економічну або ефективну, що реалізується від ефективного використання ґрунту; 4) потенційну, що характеризує загальні запаси елементів живлення (Вільямс, 1949);

5) природно-економічну (природно-антропогенну), котра визначає категорію штучного, 6) дійсну чи ефективну, економічну); 7) нормативну, що характеризує середній багаторічний рівень урожайності на конкретному ґрунті; 8) агрономічну, залежну від агрокомплексів (Муха, 2004).

Р. М. Панас (2009) виділяє: 1) природну чи потенційну родючість; 2) ефективну, штучну або культурну; 3) економічну, розуміючи її так само як інші автори. **З позицій специфічності агробіогеоценотичної структурованості оброблюваних людиною земель (у тому числі орних), ми вважаємо цілком доцільним виділяти видоспецифічну родючість ґрунту, тобто таку, що відповідає видоспецифічним потребам того чи іншого виду культурної рослини та пов'язана з певним балансом мікро- та макроелементів у ґрунті.**

А. М. Гродзинський (1979) писав, що слід розрізняти, котре поле підходить для вирощування тієї чи іншої сільськогосподарської культури, та відзначається цілим комплексом ознак і властивостей.

На наш погляд, видоспецифічна родючість ґрунту має забезпечуватися як пошуками, так і створенням оптимальних варіантів агрохімічного складу, загалом трофності ґрунтів для конкретних видів культурних рослин, разом з іншими землеробськими та рослинницькими заходами. **В цьому зміст конструктивної, адаптивної агрохімії.**

Для кожного виду культурних рослин мають бути побудовані убуваючі ряди (спектри) хімічних макро-, мезо-, мікро-, ультрамікроелементів і біологічно активних речовин, які відповідають природі цього виду та його потребам у різні періоди вегетації.

Видоспецифічна родючість ґрунтів теоретично має бути адаптивно максимальною для конкретної культури. Вона має забезпечуватися загалом заходами адаптивного землеробства, що спрямовані на управління екологічними процесами в ґрунтах, підґрунтах і в агробіогеоценозах для реалізації їхнього потенціалу, забезпечення потоків енергії в ґрунтах і в агробіогеоценозах у напрямку, відповідному потребам того чи іншого виду культурних рослин. В. К. Бахнов, Г. П. Гамзинов (1988) розглядаючи ґрунт як складну систему, що складається з твердої, рідинної, газової та живої фаз відмічають, що **родючість є емерджентною властивістю**, яку набуває система внаслідок її функціонування та яка не властива ні одному з її компонентів.

Управління екологічною багатofункціональністю ґрунтів, загальною та специфічною родючістю визначають теоретичні засновки екологічного ґрунтознавства. Воно є такою системою знань, яка спрямована на пізнання факторіальних залежностей явищ, процесів природних і залучених у користуванні людиною ґрунтів, у абіотичних, біокосних, біотичних підсистемах, їхніх взаємозв'язках у статиці та динаміці. Природне чи штучне регулювання родючості ґрунту входить у проблематику екологічного ґрунтознавства.

Явища та процеси в ґрунтах багатозумовлені, дискретні, взаємозв'язані, імовірнісні, динамічні. Екологічне ґрунтознавство визначається як: 1) факторіальне, в сфері якого лежать окремі або комплекси факторів, діючі на ґрунт; 2) ценотичне, пов'язане з впливом на ґрунт усього угруповання; 3) агрономічне, пояснюване впливом на ґрунт землеробських, рослинницьких комплексів і технологій; 4) експериментальне, що зосереджене на моделюванні явищ і процесів ґрунту для пізнання їхньої суті. Угруповання, насамперед рослинне, впливає на фізико-хімічні особливості та біоту ґрунту, змінюючи температурний, вологісний, світловий режими внаслідок затінення ґрунту, структурованості його підземними органами, зокрема кореневими системами.

Л. О. Карпачевський (2005) глибоко проаналізував екологічну роль основних властивостей та загалом усього ґрунту. В сферу екологічного ґрунтознавства вписуються прямі та зворотні зв'язки біоти та ґрунту, багатозначні взаємозв'язки організмів ґрунту на фоні факторів середовища агробіогеоценозу.

В агробіогеоценозах неспецифічними факторами, що впливають на ґрунт, є абіотичні — сонячна радіація, опади, гідрологічні умови, специфічними є впливи культивованої рослини та видів, які її супроводжують. Видоспецифічним є вплив рослин дикої та культурної флори. Специфічними є структурованість ґрунту кореневими системами та землерийними видами тварин, специфічним є виніс елементів живлення та специфічне збагачення ґрунту тими речовинами, що виділяють підземні органи рослин і вимиваються з їхніх надземних частин і органічних решток на поверхні, чи привносять мікроорганізми, гриби та тваринні види.

Гранулометричний, хімічний, гумусовий склад, реакція та буферність ґрунту, загалом фізичні, фізико-хімічні властивості, структура, водний, температуральний, повітряний, поживний режими ґрунту, його родючість складно взаємозв'язані та факторіально залежні.

Специфічні та неспецифічні фактори визначають агрофізичні особливості, родючість ґрунтів, глибину орного шару, щільність скла-

дання ґрунту, загальну пористість, вміст водотривких агрегатів, їхній оптимальний розмір, водопроникливість, найменшу вологість тощо.

В. Р. Вільямс (1949) вказував на важливу роль багаторічних трав у формуванні структури ґрунту та забезпеченні його родючості. П. В. Вершинін, М. К. Мельникова (1959) показали складні взаємозалежності та зумовленість агрофізики ґрунтів, особливо на фоні прямих і зворотних зв'язків з рослинністю.

Біота ґрунту (едафон) є складною багатофакторіально залежною сукупністю організмів різних царств живої природи (Баб'єва, Зенова, 1989).

Агроедафон, як комплекс живих організмів, за джерела енергії та живлення має живі організми чи їхні частини, рештки та органічну речовину (гумус, детрит) ґрунту. Він має поліфункціональну значущість, формує детритні трофічні та біохімічні ланцюги та сіті. Біота ґрунту, в усій своїй множинності, забезпечує фіксацію атмосферного нітрогену, рихлення ґрунту, переміщення його та органічних решток, їхнє подрібнення, розкладання з послідовними гуміфікацією, амоніфікацією, нітрифікацією, денітрифікацією, мінералізацією, що зумовлюються властивостями та режимами ґрунтів і впливами на них різних факторів (Рассел, 1955; Красильников, 1958; Блэк, 1973).

Мікробіота ґрунту (Одум, 1975) є основною ланкою трофічного ланцюгу між рослинними рештками та тваринами ґрунту, що механічно розкладають рештки та надають їм форму, доступну для використання мікроорганізмами.

Загальні особливості реакцій біоти на вплив екологічних факторів виявляються в: 1) змінах і збереженні складу та співвідношень компонентів і елементів; 2) перегрупованні їхнього складу; 3) змінах їхніх функцій; 4) переходах у неактивний стан і анабіоз; 5) змінах взаємовідносин, життєдіяльності, розмноження, адаптацій; 6) неоднаковій чутливості до різних впливів; 7) специфічних і неспецифічних реакціях компонентів і елементів.

Виходячи з природи уже відмічених екзо- та ендегенних екологічних факторів ґрунту відмітимо, що в сферу та сутність екологічного ґрунтознавства має вписуватися екологія едафону.

І. П. Баб'єва, Г. М. Зенова (1989) виділяють в біоті ґрунту зелені, жовтозелені, діатомові, синьозелені водорості, функціонуючі підземні органи рослин, найпростіших, червей, молюсків, тихоходок, членистоногих, ссавців, грибів, міксо-, зиго-, аско-, базидіоміцетів, дріжджів, бактерій, вірусів. Вони членують едафон на: нанофауну — одноклітинних найпростіших, мезофауну — членистоногих, червей, енхитреїд;

макрофауну — багатоніжок, личинок комах, мегафауну — представників ссавців — землерийв і крупних земляних червей. Останні сильно механічно діють на ґрунт, викликаючи переміщення значних мас субстрату, змішуючи ґрунт різних горизонтів, порушуючи природне складання ґрунту, збагачуючи його своїми копролітами та переміщуючи дрібні організми та насіння бур'янів. В екологічних групах тварин ґрунту ці автори виділяють як фітофагів, альгофагів, зоофагів, некрофагів, сапрофагів (найбільшу групу), копрофагів, детритофагів. Серед форм фаготрофії, на всіх рівнях організованості біоти ґрунту, поширене хижацтво, у найпростіших — фагоцитоз. Найпростіші в ґрунтах несуть функції мікрохижаків, мікроконсументів із поширенням паразитизму, симбіозу, коменсалізму, конкуренції (Хаусман, 1988).

Множинність обумовленості елементів і компонентів едафону показали К. С. Кір'янова, Е. Л. Краль (1989) на прикладі особливостей стану та реакцій нематод ґрунту щодо впливу його температури, вологості, сезонних факторів, глибини шарів, аерації, кисню, осмотичного тиску, рН середовища. Біотичні фактори визначаються дією вірусів, паразитів і хижих організмів з найпростіших, тихоходок, нематод як хижаків, енхитреїд, сколопендр, хижих кліщів, хижих грибів, личинок жуків стафілінід, багатоніжок. Нематоди, на фоні кліматичних умов і ґрунту, по різному вражають кореневі системи рослин, вони можуть носити в собі та на собі патогенні віруси, бактерії та передавати їх рослинам.

Загалом, зміни в косній, біокосній, біогенній і біотичній підсистемах ґрунту виявляються на фоні факторіальної зумовленості в їхніх різноманітних зв'язках і залежностях.

Екологічне ґрунтознавство спряжене з агрономічним за своєю змістовністю бо в ньому розвиваються факторіально залежні від технологій землеробства та рослинництва екологічні явища та процеси. Ідеї адаптаціогенезу проникають у ці технології (Жученко, 1982), спрямовані на забезпечення потенціальних можливостей родючості ґрунтів і продуктивності рослин. Формалізовано біорізноманіття агроедафотопів може бути описане на основі різнокритеріальних підходів у типологічній періодичній системі, як це було зроблено для типології парцел (Л. В. Шанда, 2006).

Для визначальної узагальнюючої такої системи вибрані (табл. 6.1.1) поєднання: 1) морфоскульптурних особливостей елементів рельєфу (підперіоди) А з градаціями: a_1 — рівнинний, a_2 — лоцвинний, a_3 — південні схили, a_4 — північні схили, a_5 — східні схили, a_6 — західні схили; 2) родючості (періоди) В (b_1 — мала, b_2 — помірна, b_3 — висока);

3) механічного складу (періоди) С (c_1 — легкий, c_2 — середній, c_3 — важкий); 4) зволоження (підперіоди) D (d_1 — мале, d_2 — середнє, d_3 — високе) едафотопів, які охоплюють усі можливі комбінації проявів екотопічних властивостей у реальних чи прогнозованих агробіогеоценозах.

Таблиця 6.1.1

Формалізована періодична типологічна система агроедафотопів

| A | B | | | | | | | | | C |
|-------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|-------|
| | b_1 | | | b_2 | | | b_3 | | | |
| a_1 | $a_1b_1c_1d_1$ | $a_1b_1c_1d_2$ | $a_1b_1c_1d_3$ | $a_1b_2c_1d_1$ | $a_1b_2c_1d_2$ | $a_1b_2c_1d_3$ | $a_1b_3c_1d_1$ | $a_1b_3c_1d_2$ | $a_1b_3c_1d_3$ | c_1 |
| a_2 | $a_2b_1c_1d_1$ | $a_2b_1c_1d_2$ | $a_2b_1c_1d_3$ | $a_2b_2c_1d_1$ | $a_2b_2c_1d_2$ | $a_2b_2c_1d_3$ | $a_2b_3c_1d_1$ | $a_2b_3c_1d_2$ | $a_2b_3c_1d_3$ | |
| a_3 | $a_3b_1c_1d_1$ | $a_3b_1c_1d_2$ | $a_3b_1c_1d_3$ | $a_3b_2c_1d_1$ | $a_3b_2c_1d_2$ | $a_3b_2c_1d_3$ | $a_3b_3c_1d_1$ | $a_3b_3c_1d_2$ | $a_3b_3c_1d_3$ | |
| a_4 | $a_4b_1c_1d_1$ | $a_4b_1c_1d_2$ | $a_4b_1c_1d_3$ | $a_4b_2c_1d_1$ | $a_4b_2c_1d_2$ | $a_4b_2c_1d_3$ | $a_4b_3c_1d_1$ | $a_4b_3c_1d_2$ | $a_4b_3c_1d_3$ | |
| a_5 | $a_5b_1c_1d_1$ | $a_5b_1c_1d_2$ | $a_5b_1c_1d_3$ | $a_5b_2c_1d_1$ | $a_5b_2c_1d_2$ | $a_5b_2c_1d_3$ | $a_5b_3c_1d_1$ | $a_5b_3c_1d_2$ | $a_5b_3c_1d_3$ | |
| a_6 | $a_6b_1c_1d_1$ | $a_6b_1c_1d_2$ | $a_6b_1c_1d_3$ | $a_6b_2c_1d_1$ | $a_6b_2c_1d_2$ | $a_6b_2c_1d_3$ | $a_6b_3c_1d_1$ | $a_6b_3c_1d_2$ | $a_6b_3c_1d_3$ | |
| a_1 | $a_1b_1c_2d_1$ | $a_1b_1c_2d_2$ | $a_1b_1c_2d_3$ | $a_1b_2c_2d_1$ | $a_1b_2c_2d_2$ | $a_1b_2c_2d_3$ | $a_1b_3c_2d_1$ | $a_1b_3c_2d_2$ | $a_1b_3c_2d_3$ | c_2 |
| a_2 | $a_2b_1c_2d_1$ | $a_2b_1c_2d_2$ | $a_2b_1c_2d_3$ | $a_2b_2c_2d_1$ | $a_2b_2c_2d_2$ | $a_2b_2c_2d_3$ | $a_2b_3c_2d_1$ | $a_2b_3c_2d_2$ | $a_2b_3c_2d_3$ | |
| a_3 | $a_3b_1c_2d_1$ | $a_3b_1c_2d_2$ | $a_3b_1c_2d_3$ | $a_3b_2c_2d_1$ | $a_3b_2c_2d_2$ | $a_3b_2c_2d_3$ | $a_3b_3c_2d_1$ | $a_3b_3c_2d_2$ | $a_3b_3c_2d_3$ | |
| a_4 | $a_4b_1c_2d_1$ | $a_4b_1c_2d_2$ | $a_4b_1c_2d_3$ | $a_4b_2c_2d_1$ | $a_4b_2c_2d_2$ | $a_4b_2c_2d_3$ | $a_4b_3c_2d_1$ | $a_4b_3c_2d_2$ | $a_4b_3c_2d_3$ | |
| a_5 | $a_5b_1c_2d_1$ | $a_5b_1c_2d_2$ | $a_5b_1c_2d_3$ | $a_5b_2c_2d_1$ | $a_5b_2c_2d_2$ | $a_5b_2c_2d_3$ | $a_5b_3c_2d_1$ | $a_5b_3c_2d_2$ | $a_5b_3c_2d_3$ | |
| a_6 | $a_6b_1c_2d_1$ | $a_6b_1c_2d_2$ | $a_6b_1c_2d_3$ | $a_6b_2c_2d_1$ | $a_6b_2c_2d_2$ | $a_6b_2c_2d_3$ | $a_6b_3c_2d_1$ | $a_6b_3c_2d_2$ | $a_6b_3c_2d_3$ | |
| a_1 | $a_1b_1c_3d_1$ | $a_1b_1c_3d_2$ | $a_1b_1c_3d_3$ | $a_1b_2c_3d_1$ | $a_1b_2c_3d_2$ | $a_1b_2c_3d_3$ | $a_1b_3c_3d_1$ | $a_1b_3c_3d_2$ | $a_1b_3c_3d_3$ | c_3 |
| a_2 | $a_2b_1c_3d_1$ | $a_2b_1c_3d_2$ | $a_2b_1c_3d_3$ | $a_2b_2c_3d_1$ | $a_2b_2c_3d_2$ | $a_2b_2c_3d_3$ | $a_2b_3c_3d_1$ | $a_2b_3c_3d_2$ | $a_2b_3c_3d_3$ | |
| a_3 | $a_3b_1c_3d_1$ | $a_3b_1c_3d_2$ | $a_3b_1c_3d_3$ | $a_3b_2c_3d_1$ | $a_3b_2c_3d_2$ | $a_3b_2c_3d_3$ | $a_3b_3c_3d_1$ | $a_3b_3c_3d_2$ | $a_3b_3c_3d_3$ | |
| a_4 | $a_4b_1c_3d_1$ | $a_4b_1c_3d_2$ | $a_4b_1c_3d_3$ | $a_4b_2c_3d_1$ | $a_4b_2c_3d_2$ | $a_4b_2c_3d_3$ | $a_4b_3c_3d_1$ | $a_4b_3c_3d_2$ | $a_4b_3c_3d_3$ | |
| a_5 | $a_5b_1c_3d_1$ | $a_5b_1c_3d_2$ | $a_5b_1c_3d_3$ | $a_5b_2c_3d_1$ | $a_5b_2c_3d_2$ | $a_5b_2c_3d_3$ | $a_5b_3c_3d_1$ | $a_5b_3c_3d_2$ | $a_5b_3c_3d_3$ | |
| a_6 | $a_6b_1c_3d_1$ | $a_6b_1c_3d_2$ | $a_6b_1c_3d_3$ | $a_6b_2c_3d_1$ | $a_6b_2c_3d_2$ | $a_6b_2c_3d_3$ | $a_6b_3c_3d_1$ | $a_6b_3c_3d_2$ | $a_6b_3c_3d_3$ | |
| | d_1 | d_2 | d_3 | d_1 | d_2 | d_3 | d_1 | d_2 | d_3 | |
| | D | | | | | | | | | |

Примітки: А – рельєф; В – родючість ґрунтів (субстратів); С – механічний склад; D – зволоження субстратів (ґрунтів).

Так, формула $a_1b_1c_1d_1$ описує агроедафотоп рівнинного рельєфу, малої родючості, легкого механічного складу, незначного рівня зволоження, а формула $a_6b_3c_3d_3$, відповідно, агроедафотоп західних схилів, високої родючості, важкого механічного складу та високого рівня зволоження. Культурбіоти та агроекотопи можуть бути диференційовані так само, як їхні природні аналоги. Біорізноманіття агроедафотопів можна характеризувати на різнокритеріальних основах різними типологічними періодичними системами. Комплекс організмів

агроедафотопу визначає різні стадії існування агробіогеоценозу в період вегетації культурних рослин і без них. Подібним чином, на основі формалізації та довільної символіки можна будувати інші типологічні періодичні системи будови зв'язків, розвитку культур- та агробіогеоценозів, не випускаючи з поля зору їхню складність і системність.

6.2. Системне бачення культур- та агробіогеоценозів

У сучасних системних дослідженнях виділяють два головних напрямки: системний підхід і конкретно-наукові знання про системи. Розробка проблематики системного підходу та загальної теорії систем включає широке коло проблем, серед яких (Садовський, 1984) визначені такі: 1) класифікація основних напрямків системних досліджень; 2) класифікація систем; 3) аналіз поняттєвого апарату системних досліджень; 4) специфічні завдання загальної теорії систем; 5) ієрархічна організованість складних систем; 6) логічно-методологічні описи систем різних типів, поведінки елементів і систем; 7) методологічний і логічний аналіз найважливіших системних відношень. Усе це на основі встановлення системної природи й еколого-географічної суті агро- і культурбіогеоценозів багатопланово охоплює достатньо велику кількість аспектів теоретичних досліджень.

Неальтернативні визначення системи (Холл, 1969; Акофф, 1969; Бергаланфі, 1969; Кравец, 1970; Уотермен, 1972; Юдин, 1970; Сетров, 1970; Блауберг, 1973; Морозов, 1976; Садовський, 1984; Аверьянов, 1986; Тюхтин, 1988), які її характеризують, є такими: 1) відчленована сукупність взаємодіючих елементів і компонентів; 2) відмежована в просторі та часі сутність, де компоненти та частини сполучені взаємодіями; 3) певна множина зв'язаних і взаємодіючих елементів, компонентів, які цілком відповідають сутності будь-якого біогеоценозу.

Елементи агро- та культурбіогеоценозів, організми різних царств живої природи, унітарної, модулярної природи та культурні рослини в своїх взаємовідносинах формують складну, функціональну сіть цих угруповань, як специфічних систем.

Достатньо вагомим у аргументації системного розуміння агро- та культурбіогеоценозів є аналіз основних атрибутів систем за В. М. Садовським (1984). Він, у групі «А», ознак внутрішньої будови системи, виділяв структуру, організованість, підсистеми, елементи, множини, відношення, властивості, взаємодії, канали зв'язку тощо. Структура, пояснювана в загальнонауковій методології як склад, будова та зв'язки, організованість і їхній стан, у кожний певний момент,

повністю відповідає розумінню агро- та культурбіогеоценозу та суті екологічних і біогеоценотичних досліджень.

Структура агро- та культурбіогеоценозу, як закон зв'язку, на фоні регулятивної діяльності людини виражається, за нашими уявленнями, такими закономірностями: 1) кожен тип зв'язку визначає існування елементарних ланок і ланцюгів, які утворюють єдину мережу; 2) структура завжди є багатошаровою, включає супідрядні структури, тому що зв'язки елементів багатотипні та багатоканальні; 3) зв'язки елементів можуть бути прямі та непрямі, тобто багатоступінчасті, зумовлені проміжними елементами чи ланками; 4) ці елементи чи ланки можуть бути активними, такими, що скривлюють, підсилюють або послаблюють дію одного елемента на інший, або нейтральними; 5) кожен тип структури відрізняється вибірковою взаємодією та вибіркоvim реагуванням елементів; 6) загальні зв'язки та зумовленість виявляються в конкретних формах взаємозв'язків і взаємодій; 7) існує множинність форм зв'язків, які визначаються видовою специфічністю та неспецифічними особливостями організмів; 8) є специфічні та неспецифічні зв'язки; 9) існують ізоморфічні й неізоморфічні зв'язки, адекватне та неадекватне реагування.

Організованість агро- та культурбіогеоценозу ми уявляємо також як **явище упорядкованості елементів і частин, а організацію — як процес формування структури**, іншими словами, це структура в русі до упорядкованості. Організованість забезпечується зв'язками різноманітних функцій рослин.

Підсистеми цих угруповань можуть визначатися різнопланово: як організми зоо-, міко-, мікробіот, культивована та бур'янова рослинність, як вегетуюча та латентна, функціонально активна та неактивна в кожний певний момент їхнього існування агробіогеоценозу. Елементи агро- та культурбіогеоценозу як окремі індивіди чи форми диких флори, фауни тощо, в стадіях біозу, гіпо- чи мезабіозу взаємодіють між собою, їхні відношення мають різний характер (антибіоз, симбіоз, нейтралізм). Канали зв'язку організмів різних царств живої природи визначаються обмінами метаболітами, водою, хімічними елементами в їхній множинності, перехресним запиленням, створенням режимів зволоження, світлового, газового, теплового, сприянням, блокуванням або нейтралізацією, виділенням і поглинанням певних сполук, окремих хімічних елементів надземними та підземними органами.

Віднесені до групи «В» такі специфічні системні властивості, як диференційованість, ізолюваність, взаємодії, інтеграція, зворотний

зв'язок, регуляція, саморегуляція, конкуренція, цілком відповідають особливостям агро- та культурбіогеоценозів як відчленованих, ізольованих екотопічно від інших подібних угруповань, з диференційованістю елементів дикої, культурної флори та інших організмів відповідно до генетичної гетерогенності та екологічного поліморфізму, інтеграції взаємозв'язків у єдину систему, наявності конкуренції, саморегулятивних процесів у життєдіяльності організмів на основі ценотичних специфічних умов.

У групі «С», характеристик поведінки системи, В. М. Садовський (1984) виділив середовище, стан системи, функціонування, адаптації, зміни, розвиток, еквіфінальність тощо. Ці риси також притаманні агро- та культурбіогеоценозам, у яких формується **специфічне середовище** (Чернобривенко, Шанда, 1970) на основі специфічної структури та множинності біохімічних взаємодій, зміни станів у процесі фізіолого-біохімічного функціонування рослин, їхнього росту та розвитку, адаптивної регуляції режимів зволоження, світлового, газового, теплового, модифікаційних адаптивних анатомо-морфологічних змін рослин і проходження вегетації різними видами культурної та дикої флори. **Завершення вегетації рослин переводить агрофітоценоз до іншого стану з латентними, гіпобіотичними та мезабіотичними фазами рослин** або поновлення біозу відповідно до регуляторної, визначальної ролі людини. Агро- та культурбіогеоценозам, **як системам, властива форма складності**, що включає різноманітність: зв'язків і відношень між рівнями організованості, між підсистемами всередині рівнів, особливості статичної будови (складність структур функціонування і поведінки).

Упорядкованість у агро- та культурбіогеоценозах **визначається**: 1) способом посіву чи посадки рослин; 2) характером розміщення бур'янових рослин (типи розподілу особин агропопуляцій), які пов'язані з агроекотопом і регулюючим впливом людини; 3) особливостями росту та розвитку усіх агропопуляцій, включаючи культурні рослини.

Всі агро- та культурбіогеоценози є відкритими системами, серед них немає органічно цілісних. Індикаторні та реальні агрофітоценози є складними, а багаторічні агро-, культурбіогеоценози можна віднести до розряду дуже складних систем. Цілісність і сумативність, у різних проявах, одночасно характеризують практично всі ці угруповання на основі нероздільності надземної та підземної частин. Утворення та збереження специфічного загального й біохімічного середовища, обмін елементами мінерального живлення в ґрунтовому середовищі є показниками цілісності. Неконтрольована поява та розвиток бур'янових

рослин, інших організмів прояв локальних змін розвитку та росту рослин, залежних від мозаїчності агроедатопу, зовнішніх впливів, розходження морфологічних особливостей крайових і серединних, оптимально та не оптимально функціонуючих рослин указують на сумативність будови агро- та культурбіогеоценозів як систем.

У діяльності людини, що визначає багато систем агро- та культурбіогеоценозів, особливе місце посідає хімізація як фактор впливу, що суттєво змінює біологічне середовище. Цілком імовірно, що ступінь такого впливу обмежується визначеними допусками, порогами чи рівнями насичення, властивими кожному конкретному такому біогеоценозу. Перевищення таких порогів може викликати незворотні наслідки в хімізмі середовища чи у визначених зонах сільськогосподарського ландшафту та впливати на екологічні потенції агробіогеоценозу. Такі можливості, багато в чому, пов'язані з масами насіння й зачатків рослин, наявністю зоо-, міко- і мікроорганізмів у латентному стані, чим відрізняються конкретні культур- та агробіогеоценози.

Для агро- та культурбіогеоценозів, як систем, характерні динамічна та генезисна (еволюційна) складність, до яких належать різноманітність станів, стадій, фаз, етапів і рівнів розвитку. Якісний стан таких угруповань усіх класів може змінюватись не лише в часі, а й у просторі, який в культур- та агрофітоценозах диференціюється та варіює на фоні всіх екологічних умов у сезонному, річному, віковому масштабах (Євтушенко, Шанда, 2017).

У теорії біогеоценозів, а також у культур- та агробіогеоценології, в зв'язку з актуалізацією системного підходу, доцільним є звернення до проблеми хаосу, що значною мірою характеризує складання (як формування та переформування складу угруповання), динамічність будови та зв'язків.

Одна система може, в певному сенсі, розглядатися як хаос по відношенню до іншої системи. Хаос у реальних, індикаторних агрофітоценозах реалізується різноманітно на основі однорічних і багаторічних видів. По-перше, в числі його можливих проявів ми можемо виділити загальне дифузне, безсистемне розсіювання однорічних рослин (до якого належить складне покриття одним або багатьма видами «зелена щітка») на площах посівів до появи сходів, розріджених сходах і травостану, особливо за відсутності їхнього антропоного регулювання. По-друге, куртинний, зональний розподіл бур'янових рослин властивий як однорічним, так і багаторічним видам із неупорядкованим розташуванням цих «плям» на площі культур- і агрофітоценозу. Такий характер положення в просторі не є випадковим — він залежить від хімічної й біологічної мозаїчності поверхні культур-

та агроекотопів, визначеною не тільки природною, але й антропоно зумовленою формою строкатості ґрунтового покриву.

Системотвірні, хаосотвірні, системоруйнівні, хаосоруйнівні фактори в культур- і агробіогеоценозах інтегруються, переплітаються у взаємодіях антропоного контролю, регуляції та спонтанних, об'єктивних, часто малоконтрольованих природних явищах і процесах зонального характеру (стан ґрунтів, запаси діаспор бур'янів у них, умови вегетаційного періоду, зовнішній натиск дикої флори та фауни чи їхньої активізації в культур- та агроекотопах).

Як цілісність, так і сумативність цих систем має розглядатися в функціональному плані взаємозумовленого існування організмів між собою та з агроекотопічними умовами, котрі включають комплекси антропоної діяльності (механічна обробка ґрунту, внесення добрив, підбір, культивування рослин, сівозміни, заходи захисту рослин від шкідників і хвороб, зрошення, осушення, регулювання мікроклімату тощо). Розширення уявлень у теорії агробіогеоценології логічно приводить до визначення агроекосистеми та деталізації закономірностей агробіогеоценозів.

Агроекосистема — це:

1) сукупність організмів, поєднана зі структурами та факторами неживої природи в більш або менш однорідному, виокремленому, від інших подібних, просторі тих земель, де людина вирощує та використовує культурні (інколи дикорослі) рослини для своїх різноманітних потреб і регулює агроекотопи для тривалого користування в сільськогосподарському виробництві;

2) відокремлена, постійно чи періодично, регульована людиною сукупність живих організмів, яка займає більш або менш однорідний простір на землях, які використовуються людиною для виробництва сільськогосподарської продукції (здебільшого для культивування рослин, випасу, відгодівлі, нагулу, утримання свійських тварин);

3) сукупність організмів, яка складає певну єдність у відносно однорідному просторі сільськогосподарського ландшафту;

4) певна, відокремлена від інших, сукупність організмів, які взаємодіють між собою та складають єдність з умовами середовища в агроландшафті;

5) довільно взяте угруповання на землях сільськогосподарського користування.

Агроекосистемою може бути будь-яка сукупність посівів, яка поєднує декілька полів з однією і тією ж сільськогосподарською культурою або різними та невеликі фрагменти лісосмуг, на фоні

однорідних ґрунтів, підґрунтів, рельєфу, гідрологічних, інших умов. Агроєкосистемами є певні ділянки пасовищ, меліоративні, ґрунтозахисні, водозахисні насадження. В такому розумінні поняття «агроєкосистема» може бути віднесене до типу фітокультурних ландшафтів або культурфітоценозів (Бяллович, 1939), різних типів.

Отже, термін «агроєкосистема» є універсальним для характеристики тих або інших, різних виділів агроландшафту, тобто природного зміненого ландшафту, в якому людина живе та веде сільське господарство.

Спрощено термін «агроєкосистема» на основі визначальної першої складової цього поняття («агро» — поле), може вважатися сукупністю організмів, які формуються на однорідних, виокремлених від інших таких ділянках оброблюваних людиною земель, у яких вирощуються культурні рослини.

Визначення та розуміння понять агроєкосистеми та агробіогеоценозу як особливого типу угруповань організмів, є похідними від сучасного розуміння екосистеми та біогеоценозу в усіх їхніх проявах і варіаціях (Тишлер, 1976; Одум, 1987). Теорія агробіогеоценології, як галузі загальної біогеоценології, недостатньо опрацьована в еколого-еволюційному плані та з позицій системного підходу, елементно-структурного розуміння природних і антропо зумовлених явищ і процесів.

Агробіогеоценози, з глибокої давнини, є такими невід'ємними складовими компонентами ландшафту, просторове розширення яких усе більше змінювало біогеоценотичний покрив. У класичних і сучасних біогеоценологічних дослідженнях цим, особливим угрупованням організмів, які антропо та спонтанно формуються, розвиваються, постійно чи періодично по-різному контролюються, приділялася недостатня увага.

Уявлення про агробіогеоценоз, на нашу думку, значною мірою є не скільки похідним, а скоріше спорідненим або, навіть вихідним у формуванні поняття «біогеоценоз». Термін «агробіоценоз» як сукупність організмів певної ділянки орної землі (Бей-Биенко, 1936) практично був попередником і поняття «біогеоценоз» (Сукачев, 1942). Визначення, пізнання, а також використання біогеоценотичної, екосистемної диференційованості земель, на яких зосереджені зусилля землеробства та рослинництва, є істотними для загальної екології, теорії та практики агрономії.

Агробіогеоценози можна визначати як: 1) угруповання організмів, які формуються в екотопах оброблюваних людиною

земель, відрізняються просторово-часовою стійкістю складу, будови, розміщення, функціонування та динаміки елементів і компонентів; 2) екологічні, а не господарські, як поля землеустрою, структурно-функціональні одиниці тієї частини живого покриву планети, на яких людина виробляє рослинну продукцію та які характеризуються: а) певною виокремленістю від інших таких; б) спільністю абіотичних, біотичних, біогенних і біокосних умов, складу організмів, їхніх взаємовідносин між собою, зі структурами та факторами неживої природи; в) реакціями на антропоєне управління та регулювання; 3) відносно рухомі системи на фоні зміни рослин, які культивуються, заходів і засобів контролю за станом ґрунтів і рослин, з урахуванням зональної спеціалізації землеробства, рослинництва, об'єктивного чи суб'єктивного спрощення, скорочення ротації сівозмін, які істотно нівелюють цю рухомість; 4) багатоелементні, багатокомпонентні системи з різними співвідношеннями стійкості та нестійкості структури (складу, будови, зв'язків), упорядкованості та хаотичності, цілісності, сумативності, дискретності та континуальності, проявів системотвірних і руйнівних факторів, антропоєного та природного регулювання, різнонаправленості, паралелізму функціонування та розвитку.

Агробіогеоценози, як один із типів агроєкосистем, є: 1) системами компонентів (частин підсистем) і елементів (організмів), які взаємодіють; 2) аренами мікроеволюційних явищ; 3) полями цілеспрямованої регулятивної діяльності людини; 4) ділянками прояву гомеостатичних, саморегулятивних явищ і процесів агроландшафту. **Агробіогеоценоз це природна система, котру визначають природні структури та фактори сумісно з культурними рослинами та регулюючою діяльністю людини.** В агробіогеоценозах мають місце різноспрямовані та зумовлені мікроеволюційні процеси, що призводять до підсилення чи підтримання дикої флори та фауни, міко- та мікробіот у певних станах і змін у сортах і гібридах культурних рослин, які класифікуються як їхнє «старіння».

Сутнісною ознакою у визначенні агробіогеоценозу, як і будь-якого біогеоценозу, є певна відносна однорідність екотопічних умов з неможливістю проведення будь-якої чіткої межі всередині його простору. З цих позицій багато незручних для сільськогосподарського користування земель (вигони, прогони, проїзди, пасовища, вигульні площі для тварин) можна характеризувати як агробіогеоценози, агроурочища. Агроєкотопи є комплексами структур факторів і ресурсів, інтегрованих з діяльністю людини, функціями яких є розвиток культурних рослин та інших організмів.

Адаптивні стратегії оптимізації біогеоценотичного покриття, насамперед відзначаються як, поки що, недостатньо теоретично опрацьованими та розробленими заходами нейтралізації, компенсації негативних явищ у сучасних агроландшафтах.

Перетворювальними явищами та процесами в корінних біогеоценозах є пряме чи непряме нищення рослин і тварин, підсилений випас, розорювання, внесення добрив, зрошення, осушення, застосування пестицидів, лісонасадження, інженерні зміни рельєфу, ерозія, цивільне, промислове, дорожнє будівництво, промислове забруднення.

Екологічні дослідження агробіогеоценозів мають здійснюватися багатопланово щодо їхнього складу, будови, взаємодій, розмірів, просторової конфігурації та орієнтації, динаміки, регулювання середовища, накопичення та самовідновлення біомаси, мікроеволюційних явищ. До принципів вивчення агробіогеоценозів слід віднести системність, дискретність, динамізм, стохастичність. **Провідними ідеями екологічного аналізу агробіогеоценозу можна назвати: а) агро-екологічне регулювання та управління ресурсами; б) просторову організованість; в) функціональну диференціацію простору.**

Інформаційна ємність агробіогеоценозів багатобічно окреслюється: 1) біологічною, генетичною інформацією складаючих їх організмів, обміном цією інформацією в процесах розмноження організмів та реалізації міжбіогеоценотичних зв'язків; 2) екологічною інформацією, що визначається внутрішньо- та міжбіогеоценотичними абіотичними та біотичними взаємодіями, активністю, реакціями організмів, антропним контролем, регулюванням, саморегулюванням.

Мозаїчність агробіогеоценозів може характеризуватися локусами з різними: 1) запасами органічної речовини; 2) станами динаміки хімічних елементів; 3) видовою та екоморфічною різноманітністю; 4) флюктуаціями. Як парцели агробіогеоценозів, насамперед, можна виділяти куртини багаторічних бур'янів, інколи осередки чагарників, курганни, тощо. **Визначальною силою агробіогеоценозу є інтеграція еко-топічних умов, внутрішньо- та міжбіогеоценотичних зв'язків і агрокомплексу вирощування культурних рослин.**

Закономірним для агробіогеоценозів (АБГЦ) є те, що: 1) формування АБГЦ визначається агроекологічними ресурсами зони, антропним плануванням і регулюванням, 2) послаблення, повна чи певна відсутність антропного контролю підсилює натиск бур'янової, диких флори, фауни, міко- та мікробіот; 3) АБГЦ характеризуються різними таксономічними та екоморфічними спектрами; 4) екоморфам

АБГЦ властиві різні таксономічні фонди; 5) таксономічні та екологічні спектри можуть служити індикаторами стану агроєкотопів у річній і багаторічній динаміці; 6) АБГЦ властиві гомеостатичні, мікроеволюційні явища та процеси, вияв резервів поліморфізму культурних, дикорослих форм і інших організмів; 7) у АБГЦ реалізується особлива форма природного добору в антропо контрольованому середовищі; 8) антропо та природна регуляція в АБГЦ інтегруються; 9) АБГЦ взаємодіють з іншими угрупованнями; 10) нерівномірність і різноякісність формування біомас культурних рослин, інших організмів, постійне чи періодичне відчуження частини фітомаси, різке вилучення більшої частини біомаси суттєво відзначають АБГЦ; 11) еколого-автоматичними процесами в АБГЦ є: а) спалахи чисельності тих або інших організмів, на основі потенціальних запасів їхніх зачатків при проявах вільних екологічних ніш; б) установлення екологічно доцільних співвідношень видів і життєвих форм; в) формування екологічно доцільної специфічної та загальної просторової будови; 12) АБГЦ властиві спектри видів широкої антропо толерантності; 13) АБГЦ розвиваються в напрямку реалізації максимально можливого видового розмаїття, зумовленого можливостями зони та агроєкотопу; 14) потужність і ємність трофічних рівнів є функцією зональних кліматичних ресурсів агрокомплексів, які зберігаються при зміні угруповань; 15) функціонування АБГЦ зумовлює максимально можливу біомасу в кожному момент його існування, що значною мірою визначається технологічними процесами вирощування культурних рослин. Ці особливості АБГЦ можуть використовуватися як вихідні фрагменти при формуванні цілісних уявлень системного бачення в культур- та агробіогеоценології.

Екологічна сутність угруповань, які формуються в екотопах земель, які обробляє людина, має бути проаналізована з позицій теорії землеробства та рослинництва, подальшого поглиблення та розширення бачення еволюційних, інших загальних і окремих проблем, пов'язаних з діяльністю людини.

Теорії культур- та агробіогеоценології мають бути інтегровані в одну систему біологічного обґрунтування землеробства, рослинництва, лісівництва, зеленого будівництва.

ЧАСТИНА 7. РОЗВИТОК І ДИНАМІКА БІОГЕОЦЕНОЗІВ

7.1. Розвиток біогеоценозів: теоретичний контекст

Теорія біогеоценології включає уявлення про їхню сутність, структуру, функціонування та рух у часі. Їхній розвиток 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, фітоценології та біогеоценології недостатньо опрацьовано в зв'язку з його теоретичною складністю (Ниценко, 1973; Василевич, 1983), проте його прикладне значення, навіть орієнтовно, є особливо суттєвим.

Передумови теорії розвитку біогеоценозів ми вбачаємо не тільки в екологічних, біогеоценологічних засновках, але також у загальнометодологічній інтерпретації, спорідненні з загальнонауковою та міждисциплінарною методологією природничих наук.

Розвиток визначається як: 1) направлена, необоротна, якісна зміна ідеальних або матеріальних об'єктів, у якій 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 цілності та збереження еволюційних можливостей (Миклин, 1988); 6) складний системний процес, який відзначається спрямованістю, необоротністю, якісними перетвореннями, циклічністю (Рыжих, 1988); 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 (Гиг Ван, 1981). Усі ці визначення не є альтернативними та загалом окреслюють поняття прогресу та регресу в біології, застосованість яких щодо екосистем залишається проблематичною (Риклефс, 1976; Майр, 1981; Мей, 1986).

Зауважимо, **теоретично розвиток у вигляді спіралі об'єктивно може відзначатися її неоднорідністю з різними ділянками стиснення та розтягнутості при різних діаметрах витків і відстаней між ними в усіх можливих поєднаннях і комбінаціях.** Такі явища та процеси цілком імовірні.

В теоретичному плані проблема, яку ми розглядаємо, пов'язана з еволюційною парадигмою, котра є однією з визначальних у біології (Вернадский, 1928, 1977; Шмальгаузен, 1969, 1975; Яблоков, 1975; Хохряков, 1975; Печуркин, 1982, 1988; Пригожин, 1986) та характеризує: 1) зміни станів живих систем у напрямку інтенсифікації онтогенезу; 2) зростання різноманітності 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 швидкості метаболічних процесів; 7) прискорення біогенної міграції елементів; 8) зниження рівня ентропії.

Ці синтетичні побудови цілком вписуються в проблематику біогеоценозів і фітоценозів, але безпосередньо, саме стосовно їх, не достатньо з'ясовані, тому що захоплюють переважно організменний та популяційний рівні організованості органічного світу. Названі еколого-еволюційні особливості, насамперед, відносяться до організмів з їхніми функціями, взаємодіями, реакціями, адаптаціями, розвитком, але реалізуються в біогеоценозах на фоні їхньої просторово-часової різномасштабності.

В методології біологічного розвитку суттєво важливими є взаємопроникнення субстратної, енергетичної та інформаційної концепцій. Субстратна концепція є загальноновизнаною, панівною, тривіальною в фітоценології та екології, незважаючи на її складності, а контури двох інших концепцій тільки більш або менш окреслені (Александрова, 1964; Разумовский, 1981) та майже 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 біогеоценозу від упорядкованого до невпорядкованого стану. Проте цей процес у будь-якому ландшафті може бути зворотним за рахунок властивостей самоорганізації, самопідтримання, самовідновлення 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 (1926), до зростання впорядкованості та стабільності угруповань, відносно незалежності, автономності від умов оточуючого середовища. Ендогенні процеси вздовж термодинамічної стріли часу можуть спричиняти (і в

біогеоценозах) як упорядкованість, так і хаос, який ми 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 біогеоценозів, 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 (Хокинг, 1988, 1990). Отже, в прямих і зворотних змінах угруповань можна знаходити однакові закономірності.

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

З позицій загальнонаукової методології проблема розвитку в біогеоценології може бути пояснена на основі положень про переважання нестійкості та нерівноваженості в багатьох реальних системах, нерівномірності розвитку та мінливості підсистем, необоротності розвитку систем і підсистем (Пригожин, 1986). Обґрунтованість і 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 певній мірі, ідей організму, В. М. Сукачев (1972) все ж вживав 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 і функцій організму; 2) він є розгортанням його можливостей; 3) кожному його етапу притаманний свій рівень складності. В біології онтогенезу до

цього часу мало з'ясованими та вивченими залишаються онтогенетична диференційованість і спеціалізація, внаслідок яких з однієї зиготи формуються, наприклад, у рослин, з однієї клітини, тканини пелюстки квіток, кістянок, деревини, кори. Усі ці утворення характеризують онтогенез одного і того ж об'єкту — рослинного організму.

Відповідно до цього можна постулювати різні рівні ускладнення біогеоценозів 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 ценогичний гомолог філогенезу в таксонах органічного світу. Ця своєрідна спроба проведення паралелей є також і в критеріях еволюційного прогресу В. В. Мазінга (1970, 1994), 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 біоенетичний 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, в якій поки що еволюція біогеоценозів 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) середовиществоренням. Ці властивості, у складній нероз'ємності внутрішньо- та позафітоценогичних проявів, визначають явища стійких змін складу та будови фітоценозів, взаємовідносин 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 явища та 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 (явищ і процесів), які управляють угрупованням, і перетворень в його 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 можливостей угруповання, ніж для характеристики незалежності від середовища чи певної автономності в середовищі. Відчленованість і автономність біогеоценозів як систем є однією з їхніх ознак, але вона специфічно проявляється на різних етапах та стадіях їхнього розвитку.

Уявлення про автономний генезис біогеоценозів (автогенез, ценогенез), за В. М. Сукачовим (1928), М. Ф. Комаровим (1935), є необхідною умовою для поглиблення знань про розвиток біогеоценотичного 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 іншими, в переважній більшості випадків. Аналогія з організмом, яка тут напрошується про неподібність зигот, ембріонів та дорослих організмів, є не виправданою, тому що онтогенетичні зміни охоплюють особину, індивід на основі особливостей і елементів складу, що зберігається постійно (клітинна будова, гісто-, органогенез, хромосоми, гени і т. д.). В 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 різних територіях забезпечує досягнення певних більш або менш стійких угруповань.** Отже, слід, якщо бути точними, визначати не розвиток угруповань, а їхнє походження. Поняття «розвиток» доцільніше вживати до характеристики необоротних змін у межах однієї зі стадій формування біогеоценозу, а поняттям динаміки

характеризувати оборотні та необоротні зміни в межах фаз та між фазами кожної стадії.

Динаміка як зміна будь-якого явища чи як рух, дія та розвиток (Ожегов, 1988) у фітоценології розуміється як зміни різної природи, що захоплюють 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 стан рослинного угруповання — ендоекогенез, обумовлений неперервністю розвитку та постійністю сингенезу як механізму чи фактору змін; 3) суттєву роль у розвитку відіграють внутрішньо фітоценотичні взаємодії та суперечності; 4) в розвитку чергуються періоди відносної постійності та саморегуляції з періодами змін; 5) ендогенні причини розвитку поєднуються з екзогенними.

Розвиток будь-якого біогеоценозу слід характеризувати також як потік індивідів у часі. Цей потік у кожний момент, — відрізок часу, характеризується сполученням неповторних індивідів і 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), проте й за рахунок їхніх якісних і кількісних змін (онтогенетична та екологічна мінливість), а також зміни просторового положення. Часові, якісні зсуви в живій підсистемі біогеоценозу, його внутрішньому середовищі та в оточенні є об'єктивними, 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 біогеоценозу, в певному розумінні, також означає повернення до ідей організмізму (Миркин, 1983) на новому методологічному рівні та поняттєвому тлумаченні: не уподібнюючи угруповання організму, вважати його унікальним на основі неповторності складаючих 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 біогеоценозів.** 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 або акваторій, збільшення продуктивності та загальної складності угруповань, а регресивні зміни 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 твірному 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 біогеоценозів відзначимо: 1) просторово-часові межі є функціями взаємодії угруповання та абіотичного 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 зв'язках; 3) запізнення корелятивних змін за рахунок гомеостатичних явищ і процесів; 4) коригуюча роль середовища загалом або лімітуючих факторів у певний момент. **Склад біогеоценозу є функцією різних факторів середовища**, що інтегруються. Зміни в ньому можуть мати різні просторово-часові вияви.

Сучасне теоретичне бачення біогеоценозу, 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 також, що: 1) ділянки біогеоценотичного покриву, як компоненти локальних, регіональних та зональних біот, мають різну організованість; 2) зростання різноманітності може супроводжуватися випаданням деяких, у тому числі піонерних, видів; 3) самовідновлювані фрагменти рослинних угруповань можуть відігравати детермінуючу, організуючу роль та виявляти ініціальну дію в прискоренні розвитку оточуючих ділянок; 4) будь-яким чином зруйновані чи трансформовані ділянки рослинного покриву можуть відновлюватися за рахунок саморозвитку; 5) порушення будь-якої стадії самовідтворення рослинного угруповання повертає його до попередньої, чи, частіше, до вихідної; 6) локальні порушення збільшують мозаїчність, візерунковатість рослинного угруповання; 7) саморозвиток будь-якого порушеного угруповання є таким еколого-автоматичним процесом, який об'єктивно розвивається в напрямку зонально зумовленого 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 алелопатично взаємно нейтралізуючі види; 14) типи розвитку рослинних угруповань є гомологічними та зонально зумовленими; 15) спонтанний розвиток будь-якого угруповання, в типових для зони умовах, іде в напрямку збільшення його стабільності; 16) відновлювальні сукцесії ідуть у напрямку стабілізації біогеоценозів, вони підвищують їхню просторово-часову стійкість.

Майже всі зональні варіації біогеоценотичного покриву степу в тій або іншій мірі трансформовані людиною. Рослинний покрив є основною формою вияву середовищотвірної, самовідтворювальної, саморегулюючої та самопідтримуючої функцій 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 і процесів, які об'єктивно викликають увагу науковців своєю значною об'ємністю, багатогранністю, малоз'ясованістю та принадливістю аналогій з формуванням організмів різних таксонів, особливо в зв'язку з концепцією організмізму. Проблема розвитку в біогеоценології 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 уже виявлених, втрачених, або поки що не знайдених (а, може, їх і не буде) проміжних ланок, у еволюції всіх таксонів органічного світу. Ми далекі від прямих екстраполяцій або аналогій, але є суперечності та умоглядності в уявленнях різних авторів щодо існування та розвитку біогеоценозів та, загалом, їхнього покриву. Визнання незаперечним і об'єктивно існуючим є зональний тип відновлення рослинних угруповань, який 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.

В руслі цієї проблематики актуальним та нерозробленим є вчення про просторові перехідні зони між угрупованнями — екотони. Коли визнати реальність, всюдність та значущість екотонів, то вони, як буферні зони, компенсуючі 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, можна вивчити кожен біогеоценоз окремо як дискретну, просторово виокремлену одиницю, тобто ідея просторово-часового континууму не заперечує дискретну, системну організованість живого покриву планети, проте така дискретність по-різному відзначається своїми межами. До теорії екотону ми прямо можемо віднести ідею В.І.Вернадського (1926, 1975) 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 біогеоценозів, 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 біогеоценозів і біогеоценотичного покриву.

Проблема розвитку біогеоценозів може розглядатися на основі:

- 1) широкого розуміння структурно-елементних відносин і зв'язків;
- 2) загальних уявлень про еволюцію рослинності та ландшафтів;
- 3) різномасштабних оцінок руху біогеоценозів у часі та просторі.

Розвиток є ланцюгом 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, насамперед рослинне, розвивається в напрямку більш або менш стабільного, сталого стану. Розвиток є однією з важливих властивостей біогеоценозів, яка пов'язана зі зміною станів у напрямку певної сталої стадії, характерної для зони.

Розвиток біогеоценозу 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, 1998) ми пояснюємо як спонтанні прояви гомеостазу природних угрупо-

вань на основі їхніх функцій самопідтримання, самовідтворення, саморегулювання.

Для еволюції біогеоценозів характерними є декілька шляхів: 1) поступовий перехід одного в інший; 2) докорінна, різка перебудова; 3) катастрофічне, повне зведення попереднього та формування нового в звільненому від організмів просторі.

В числі закономірностей розвитку біогеоценозів ми виділяємо такі: 1) всі вони розвиваються в напрямку сталого існування; 2) розвиток будь-якого біогеоценозу визначається реалізацією його потенційних можливостей в кожний даний момент.

На наш погляд, слід думати, що концепція розвитку в біогеоценології має виходити не тільки з перебудов або оборотних їхніх змін, але також включати уявлення про перебудови в популяціях, про мікроеволюційні явища та процеси. Необхідно сформулювати синтетичну теорію біогеоценогенезу. 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 біогеоценозів.

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

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

Серед проблем теорії розвитку біогеоценозів ми виділяємо такі: 1) склад 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 у біогеоценозах 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 біогеоценозів дозволяє розглядати проблему їхньої стабільності на фоні визнання концепції просторово-часового континууму. **Стабільність угруповань** визначається в теоретичному, пізнавальному плані (її природа, формування) та в прикладному відношенні (забезпечення, підтримання, регулю-

вання, управління, використання). Вона **інтерпретується** (Шанда, 1996) як: 1) збереження стану угруповання за рахунок забезпечуючих явищ, процесів, факторів; 2) сталість 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 індивідуальність 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 можна тлумачити на загальнонаукових і дисциплінарних методологічних засадах теорії систем, структури, інформації, кібернетики, еволюції, адаптаціогенезу, екологічної ніші. Стосовно біогеоценозів теоретично та упереджено можна визначити різну стійкість їхніх компонентів. Це може бути вихідною передумовою для використання закону обмежуючого фактору Ю. Лібіха, та інших визначень у теорії розвитку 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 фактору, що обмежує його стійкість або навіть існування; 4) **стійкість біогеоценозу є інтегральною**, вона визначається стійкістю його частин і підсистем, мірою компенсації ними нестійких компонентів або нейтралізацією дестабілізуючих явищ і процесів; 5) стійкість біогеоценозів є багатофакторно, широко зумовленою.

Логічно виділяти зовнішні та внутрішні чинники стійкості, провідні та підпорядковані, консервативні та лабільні підсистеми, що визначають сталість угруповань. Як сталість біогеоценозів, 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, 1976), їхню структуру (Травлев, 1978) відмітимо, що неоднорідність, нерівноцінність, різна тривалість їхнього існування та здатність до самовідтворення елементів

у теорії біологічних систем не опрацьовані, проте їхня різноманітність, безперечно, сприймається як постулат. У теорії рослинних угруповань і в біогеоценології ці властивості елементів, частин, підсистем, як об'єктивні реальності, ще недостатньо осмислені, проте виявляються більше, ніж в інших системах.

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

Закономірним є те, що всі біогеоценози 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 біогеоценологію 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 макро- та мікроеволюції.

Пізнання стабільності біогеоценозів є необхідним для: 1) оптимізуючих заходів у будь-якому ландшафті; 2) визначення критично припустимих антропних навантажень; 3) забезпечення та управління 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, біогеоценозу, визначає ланцюги докорінних перебудов (сукцесій), виражених у етапах, які змінюються (серійні угруповання) до того часу, поки не буде досягнута стадія більш або менш стабільного стану.

Ми дотримуємося тих позицій, що концепція організму не суперечить уявленням 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 В. Ф. Федоровим, 1980) з їхніми сітями 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 біогеоценозу.

Вся проблематика розвитку біогеоценозів може розглядатися на основі широкого розуміння структурно-елементних відносин і зв'язків, загальних уявлень про еволюцію організмів, ландшафтів і різномасштабних оцінок руху угруповань у часі та просторі, з використанням формалізованих підходів і побудови періодичної типологічної системи (табл. 7.1.1).

Таблиця 7.1.1

**Періодична типологічна факторіально-швидкісна система
відтворення степової рослинності**

| F | Стадії відтворення рослинного покриву | | | | | | | | | | | | V |
|----------------|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|----------------|
| | s ₁ | | | s ₂ | | | s ₃ | | | s ₄ | | | |
| f ₁ | s ₁ i ₁ f ₁ v ₁ | s ₁ o ₁ f ₁ v ₁ | s ₁ t ₁ f ₁ v ₁ | s ₂ i ₂ f ₁ v ₁ | s ₂ o ₂ f ₁ v ₁ | s ₂ t ₂ f ₁ v ₁ | s ₃ i ₃ f ₁ v ₁ | s ₃ o ₃ f ₁ v ₁ | s ₃ t ₃ f ₁ v ₁ | s ₄ i ₄ f ₁ v ₁ | s ₄ o ₄ f ₁ v ₁ | s ₄ t ₄ f ₁ v ₁ | v ₁ |
| | s ₁ i ₁ f ₁ v ₂ | s ₁ o ₁ f ₁ v ₂ | s ₁ t ₁ f ₁ v ₂ | s ₂ i ₂ f ₁ v ₂ | s ₂ o ₂ f ₁ v ₂ | s ₂ t ₂ f ₁ v ₂ | s ₃ i ₃ f ₁ v ₂ | s ₃ o ₃ f ₁ v ₂ | s ₃ t ₃ f ₁ v ₂ | s ₄ i ₄ f ₁ v ₂ | s ₄ o ₄ f ₁ v ₂ | s ₄ t ₄ f ₁ v ₂ | v ₂ |
| | s ₁ i ₁ f ₁ v ₃ | s ₁ o ₁ f ₁ v ₃ | s ₁ t ₁ f ₁ v ₃ | s ₂ i ₂ f ₁ v ₃ | s ₂ o ₂ f ₁ v ₃ | s ₂ t ₂ f ₁ v ₃ | s ₃ i ₃ f ₁ v ₃ | s ₃ o ₃ f ₁ v ₃ | s ₃ t ₃ f ₁ v ₃ | s ₄ i ₄ f ₁ v ₃ | s ₄ o ₄ f ₁ v ₃ | s ₄ t ₄ f ₁ v ₃ | v ₃ |
| f ₂ | s ₁ i ₁ f ₂ v ₁ | s ₁ o ₁ f ₂ v ₁ | s ₁ t ₁ f ₂ v ₁ | s ₂ i ₂ f ₂ v ₁ | s ₂ o ₂ f ₂ v ₁ | s ₂ t ₂ f ₂ v ₁ | s ₃ i ₃ f ₂ v ₁ | s ₃ o ₃ f ₂ v ₁ | s ₃ t ₃ f ₂ v ₁ | s ₄ i ₄ f ₂ v ₁ | s ₄ o ₄ f ₂ v ₁ | s ₄ t ₄ f ₂ v ₁ | v ₁ |
| | s ₁ i ₁ f ₂ v ₂ | s ₁ o ₁ f ₂ v ₂ | s ₁ t ₁ f ₂ v ₂ | s ₂ i ₂ f ₂ v ₂ | s ₂ o ₂ f ₂ v ₂ | s ₂ t ₂ f ₂ v ₂ | s ₃ i ₃ f ₂ v ₂ | s ₃ o ₃ f ₂ v ₂ | s ₃ t ₃ f ₂ v ₂ | s ₄ i ₄ f ₂ v ₂ | s ₄ o ₄ f ₂ v ₂ | s ₄ t ₄ f ₂ v ₂ | v ₂ |
| | s ₁ i ₁ f ₂ v ₃ | s ₁ o ₁ f ₂ v ₃ | s ₁ t ₁ f ₂ v ₃ | s ₂ i ₂ f ₂ v ₃ | s ₂ o ₂ f ₂ v ₃ | s ₂ t ₂ f ₂ v ₃ | s ₃ i ₃ f ₂ v ₃ | s ₃ o ₃ f ₂ v ₃ | s ₃ t ₃ f ₂ v ₃ | s ₄ i ₄ f ₂ v ₃ | s ₄ o ₄ f ₂ v ₃ | s ₄ t ₄ f ₂ v ₃ | v ₃ |
| f ₃ | s ₁ i ₁ f ₃ v ₁ | s ₁ o ₁ f ₃ v ₁ | s ₁ t ₁ f ₃ v ₁ | s ₂ i ₂ f ₃ v ₁ | s ₂ o ₂ f ₃ v ₁ | s ₂ t ₂ f ₃ v ₁ | s ₃ i ₃ f ₃ v ₁ | s ₃ o ₃ f ₃ v ₁ | s ₃ t ₃ f ₃ v ₁ | s ₄ i ₄ f ₃ v ₁ | s ₄ o ₄ f ₃ v ₁ | s ₄ t ₄ f ₃ v ₁ | v ₁ |
| | s ₁ i ₁ f ₃ v ₂ | s ₁ o ₁ f ₃ v ₂ | s ₁ t ₁ f ₃ v ₂ | s ₂ i ₂ f ₃ v ₂ | s ₂ o ₂ f ₃ v ₂ | s ₂ t ₂ f ₃ v ₂ | s ₃ i ₃ f ₃ v ₂ | s ₃ o ₃ f ₃ v ₂ | s ₃ t ₃ f ₃ v ₂ | s ₄ i ₄ f ₃ v ₂ | s ₄ o ₄ f ₃ v ₂ | s ₄ t ₄ f ₃ v ₂ | v ₂ |
| | s ₁ i ₁ f ₃ v ₃ | s ₁ o ₁ f ₃ v ₃ | s ₁ t ₁ f ₃ v ₃ | s ₂ i ₂ f ₃ v ₃ | s ₂ o ₂ f ₃ v ₃ | s ₂ t ₂ f ₃ v ₃ | s ₃ i ₃ f ₃ v ₃ | s ₃ o ₃ f ₃ v ₃ | s ₃ t ₃ f ₃ v ₃ | s ₄ i ₄ f ₃ v ₃ | s ₄ o ₄ f ₃ v ₃ | s ₄ t ₄ f ₃ v ₃ | v ₃ |
| | i ₁ | o ₁ | t ₁ | i ₂ | o ₂ | t ₂ | i ₃ | o ₃ | t ₃ | i ₄ | o ₄ | t ₄ | |
| | Фази відтворення рослинного покриву | | | | | | | | | | | | |

Примітки: F – факторіальна зумовленість; V – швидкість проходження фаз.

Відтворення степової рослинності проходить в чотири етапи стадії, які визначив Л. В. Черняєв у 1986 році (Трасс, 1977): бур'янову (s₁), кореневищних трав (s₂), нещільно кущових (s₃) і щільно кущових, або клімаксових трав (s₄). Кожна з цих стадій характеризується дискретністю, що виражається в ініціальній (i), оптимальній (o) і термінальній (t) фазах з відповідними позначеннями (i₁, i₂, i₃, i₄; o₁, o₂, o₃, o₄; t₁, t₂, t₃, t₄).

На фоні дії стимулюючих (f₁), гальмуючих (f₂) або суттєво не впливаючих (f₃) факторів ці стадії та фази можуть проходити з різними швидкостями (v₁ – незначна, повільна; v₂ – помірна; v₃ – прискорена). Згідно з цими міркуваннями можна побудувати періодичну типологічну факторіально-швидкісну систему розвитку рослинності, коли як

періоди вибрані стадії та факторіальна зумовленість, а підперіодами є фази стадій та швидкості руху в часові (зміни) тієї чи іншої фази. Так, наприклад, формула $s_1 i_1 f_1 v_1$ описує стан ініціальної фази першої стадії, що розвивається повільно на фоні сприятливих, стимулюючих умов, формула $s_4 i_4 f_3 v_3$ 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 степового рослинного покриву.

Короткочасні чи тривалі, оборотні та необоротні зміни, вікова еволюція організмів можуть виявитися певними циклами. Циклічність визначає певне, колоподібне (в 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: 1) окреслює просторово-часові рухи елементів, компонентів біогеоценозів, речовин, енергії, інформації, організмів; 2) має свої специфічні риси прояву та розвитку; 3) 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 біогеоценозах мають: 1) відтворення організмів; 2) відносні концентрація та міграція речовин, енергії та інформації; 3) градієнти різних факторів середовища. Біогеоценози 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 у біогеоценозах організмів є: 1) об'єктивність; 2) складність; 3) різна зумовленість; 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 несумірність; 6) незбігання вихідних і кінцевих показників; 7) різнопотенціальність ланок, етапів; 8) відновлюваність.

Властивості циклів: 1) організованість; 2) системність; 3) склад, будова, зв'язки; 4) рухомість, розвиток; 5) адаптивність. Цикли

в біогеоценозах 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 замкненості. Зміни в циклах, їхні викривлення можуть бути природно чи антропо зумовленими.

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 біогеоценозах; 4) потенцій елементів і компонентів біогеоценозів; 5) градієнтів екологічних факторів; 6) екологічних амплітуд; 7) екологічних і таксономічних спектрів; 8) модифікацій популяцій; 9) процесів міграції організмів; 10) ієрархічності та спряженості їх у біогеоценозах і в біогеоценотичних взаємодіях.

Циклічність властива розвитку угруповань організмів, їхнім накопичувальним, трансформаційним, руйнівним, відновним явищам і процесам. У біогеоценозах можна виділяти циклічність: 1) системності, хаотичності, сумативності, самовідтворення, самовідновлення, саморозповсюдження організмів; 2) біотичних, біогенних, біокосних і косної підсистем; 3) складу, будови, зв'язків; 4) системотвірних і системоруйнівних факторів.

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

У теорії циклічності біогеоценозів не розробленими є: 1) підвалини методологічного аналізу; 2) формування та розвиток циклів; 3) стимулювання чи блокування їхніх окремих етапів і ланок.

Загалом відмітимо, що дослідження біогеоценозів, за своєю сутністю, зосереджене на просторово-часових змінах рослинних угруповань, які складають їхню основу. Інтегральний характер розвитку біогеоценозів, у який залучені всі компоненти біогеоценозу та екотопу, поки що залишається за межами сучасного повного та розгорнутого вивчення. Теорія біогеоценології безпосередньо пов'язана з теорією фітоценології, оскільки рослинне угруповання є визначальним у його існуванні. В теорії розвитку біогеоценозів і в практичних дослідженнях: 1) не існує достатньо повних всеохоплюючих картин функціонування та змін у часі всіх складових біогеоценозу, включаючи взаємозв'язки екотопу,

рослинного угруповання, тваринного населення, грибів і мікроорганізмів різних рівнів; 2) немає достатньо виявленого паралелізму в загальній динаміці продуцентів і консументів; 3) розвиток біогеоценозів обговорюється та осмислюється на основі руху рослинного угруповання.

Ознаками розвитку біогеоценозу є: 1) дискретність; 2) різна швидкість змін, різна об'ємність, різнорівневий потік станів складу, будови, зв'язків; 3) їхні кроковані зміни; 4) їхні різнорівневі рухомість, неперервність і переривчастість; 5) синхронність і асинхронність 6) послідовність і непослідовність змін; 7) локальні та загальні зміни станів складу, будови, зв'язків; 8) динамічна складність; 9) різнозалежності змін складу, будови зв'язків.

Причини змін: I. Складу: імміграція та еміграція, розмноження, смертність, зміни станів життєдіяльності, життєвості; онтогенетичні зміни організмів; II. Будови: онтогенетичні зміни рослин, відмирання, розростання; III. Зв'язків: зміни складу, будови, співвідношень організмів, перебудова зв'язків, необоротне блокування існуючих, поява нових відносин.

Функції розвитку: 1) формування етапів складу, будови, зв'язків; 2) поширення змін у просторі та часі; 3) утримання біогеоценозу в постійній рухомості; 4) забезпечення адаптаціогенезу.

Властивості розвитку біогеоценозів: 1) ініціальність змін; 2) реактивність; 3) адаптивність; 4) необоротність; 5) оборотність; 6) корелятивність; 7) підтримання спрямованості до стабільного стану; 8) багатофакторна зумовленість змін.

Форми розвитку біогеоценозів: 1) усталений; 2) прискорений; 3) сповільнений; 4) різноетапний; 5) рівномірний; 6) нерівномірний; 7) загальний, 8) локальний; 9) обмежений; 10) переривчастий; 11) прогнозований; 12) непрогнозований 13) системний; 14) хаотичний.

7.1.1. Сингенез як синонім розвитку біогеоценозів: їхня організація

В розвитку біогеоценозу провідним і визначальним є сингенез (Сукачов, 1972; 1973; 1975) як явище, що означає рух його в часові та процес, який характеризує поступальні зміни в напрямку більш або менш стабільного стану. Сингенез є процесом сумісного формування та розвитку біогеоценозу організмами всіх царств живої природи. 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.

В одному з аналізів уявлень В. М. Сукачова про сингенез (Курочкина, Вухрер, 1987) прослідковані всі його прояви. Проте ми розглядаємо сингенез у якості таких дискретних, стадійно-фазового процесів: 1) формуючого, твірного (при заселенні вільних просторів територій чи акваторій); 2) неперервного, невизначено тривалого, що визначає постійну рухомість складу, будови, зв'язків біогеоценозу; 3) перебудовчого, котрий показує злами, зміни в структурі біогеоценозу; 4) відновлюваного, що відображає відтворення загальних і локальних порушень у біогеоценозі. Стадії, як вияви крупної членованості сингенезу, по-різному визначалися багатьма авторами (Александрова, 1964; Разумовский, 1981). В їхніх межах були встановлені фази: ініціальна, оптимальна, термінальна. Як стадії так і фази є просторо-часово чітко невизначеними, але для них властивою є збільшення тривалості по мірі наближення біогеоценозу до більш або менш стабільного стану. Природні переходи між стадіями та фазами в них є розмитими в часі, можливим є злиття, суміщення термінальної фази попередньої стадії та ініціальної наступної. Таке явище можна, на наш погляд, характеризувати як інтеркінез, екстраполуючи це поняття з генетики мейозу (формування гамет). Це є цілком припустимим, подібно використанню в біогеоценології понять ценогенез з ембріології, філоценогенез з теорії еволюції, клімакс, менопаузи з фізіології людини. **Дискретність сингенезу нерівномірно крокована в своїй часовій плинності.** Кожна стадія визначає певний стан біогеоценозу, що змінюється наступним, утворюючи певний ряд або серію. В теорії рослинності для цього вживається поняття серійні угруповання. Загалом, цілком логічно визначати серійні біогеоценози в їхньому наближенні до відносної стабільності. Сингенез є багатозумовленим процесом складання угруповань, визначеним проникненням, взаємодією, зживанням організмів. Він безпосередньо пов'язаний з хаосом на різних рівнях та стадіях формування та розвитку біогеоценозів.

Хаос ми розглядаємо як ознаку та властивість сингенезу, пов'язаних з формуванням, неперервним розвитком, мінливістю складу, будови, взаємодій у серійних угрупованнях, змін явищ та процесів, які їх обумовлюють. 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 відносної 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, у тому числі на відвалах гірських порід, техногенних штучних субстратах. Хаос серійних 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, 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 при наближенні до більш стабільного стану.

Відзначивши, що сингенез є багато спрямованим процесом диференційованості угруповання, його перебудов у напрямку стабілізації (Шанда, 1992), зауважимо, що число можливих «виборів» шляхів розвитку зменшується по мірі його «старіння».

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

Таким чином, хаос, як атрибут сингенезу, визначає закономірні явища та процеси розвитку будь-яких біогеоценозів, екосистем і є необхідною стадією їхніх перетворень і 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: 1) сингенез є об'єктивною, атрибутивною властивістю життя, що відбиває розповсюдження живих організмів на поверхні планети; 2) як процес складання угруповань є загальним і єдиним для всіх організмів і включає їхні проникнення, взаємодії, зживання; 3) сингенез є багато етапним, складним процесом; 4) сингенез відзначається просторово-часовою дискретністю в будь-якій ділянці території чи акваторії; 5) процеси проникнення, вселення, складання, зживання часто упереджено пов'язують з уявленням про

певний екологічний добір, конкуренцію, випускаючи з поля зору об'єктивність сприятливих взаємодій і взаємовпливів; 6) суміщення екологічних ніш не завжди є конкуренцією та 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 екологічно нестійких видів, у яких така нестійкість компенсується ценогічно; 9) різноманітність біогеоценозів, яку здебільшого тлумачать як видову, не є закономірною та результируючою для стадій відносної стабільності (в багатьох угрупованнях), особливо при різних екстремумах; 10) початкові етапи сингенезу відзначаються більшою видовою складністю, ніж завершальні; 11) монотонність просторової будови, складу та всіх інших особливостей екотопу на початкових фазах і стадіях формування угруповань можуть давати багато варіацій будови, складу, еколого-таксономічних спектрів, його всього та частин унаслідок складних, імовірнісних, невизначено різноякісних і різнокількісних, хаотичних процесів проникнення організмів у цей екотоп.

У сукцесійному аналізі мають бути враховані всі можливі комбінації видів. Сингенез супроводжується новоутвореннями комбінацій видів і композицій їхнього розташування, що змінюються в процесі їхнього взаємозумовленого існування. Існують критичні межі проникнення та вселення організмів різних видів, за якими починається розлад складу та будови біогеоценозу. Фрагментарна сукцесійність біогеоценозу характеризує неоднозначність сукцесійного руху його частин. Найбільш вразливі компоненти змінюються в розвиткові біогеоценозу, також як і рівні їхньої вразливості. В теорії біогеоценології не опрацьованими є геометрія складу, будови, взаємовідносин, розвитку, адаптаціогенезу.

Статика чи кінетика сингенезу проявляються в усіх його формах. Статика відображає певні фіксовані моменти чи сповільнення руху та затримку між стадіями, кінетика ж має розглядатися в якості процесу руху біогеоценозу в часові. Всі сингенези підпорядковані зональному типу відтворення та розвитку біогеоценозів у напрямку досягнення більш або менш стабільного стану.

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 різних життєвих форм і видів різної антропо-толерантності. Проникнення рослин, у вільні чи заселені рослинами

простори, зумовлене їхніми походженням, ознаками та властивостями, кількістю діаспор і факторами їхнього занесення, особливостями екологічних умов. Проникнення організмів на вільні площі, в простори чи об'єми територій і акваторій є імовірнісним, хаотичним процесом. Тут хаос, як невизначені, неспрямовані рухи, «блукання» організмів та їхніх зачатків, рух біологічно-активних речовин, визначаються різними складними траєкторіями переміщень, тимчасової чи постійної локалізації, кріплення чи розташування організмів, їхніх органів чи зачатків. 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, багатofакторно зумовленим; 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) чи фізико-хімічними властивостями ґрунтів і субстратів, особливо їхніми твердістю, щільністю, хімізмом, зволоженням, термічними умовами.

Вселення ми вважаємо таким наслідком проникнення діаспор, який проявляється ростом і розвитком рослин у визначених межах або 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 (які збереглися) до кількості пророслих рослин за певний час. Селективну цінність видів ми оцінюємо як енергією вселення та коефіцієнт 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 екологічного добору видів і форм, змінюються каналізованим формуванням угруповань монотонного характеру чи складних мозаїчних або дифузних профітоценозів, залежно від властивостей проникнення, вселення, приживання рослин (ецецису).

Ецецис є невід'ємною складовою сингенезу. Ецецис (від грець. oikisis — колонізація) — процес захоплення організмами (рослинами, тваринами) вільного простору. Досить часто цей термін вживається для позначення імовірнісного складного процесу укорінення, заселення, вторгнення, проникнення, закріплення організмів у вільних чи заселених просторах. Ф. Клементс (Шенников, 1964), вважав ецецис однією з чотирьох фаз формування рослинних угруповань, а саме: 1) міграція зачатків рослин на вільний субстрат; 2) проростання та укорінення проростків, і загалом, закріплення мігрантами за собою нового місцевиростання; 3) агрегація чи утворення груп потомства мігрантів навколо материнських особин; 4) інвазія, чи укорінення рослин з одних груп мігрантів в інші. О. Г. Воронов (1963) визначав ецецис як процес пристосування особин рослин до нових для них умов, який розпочинається після його проникнення на оголену територію. Це починається з проростання рослин, триває протягом усього періоду росту та закінчується, коли рослини на новому місці репродукують. За Є. М. Лавренком (1959) сукцесію визначає ецецис, тобто укорінення тих або інших видів на вільній, від рослин, ділянці простору. В його трактуванні поняття «ецецис» включає весь процес від моменту інспермації того або іншого виду до його закріплення на ділянці. Рух ецецису не припиняється на цій ділянці й пізніше, аж до формування стабільного угруповання.

Б. М. Міркін (2001) тлумачить ецецис як процес приживання та закріплення рослин при формуванні угруповання. Ецецис, як складова процесу досягнення певної організованості серійних угруповань різних екоотопів, пов'язаний з хаосом, який має субстратну основу та розвивається на фоні імовірнісних, об'єктивних та суб'єктивних, контрольованих і неконтрольованих факторів, умов, процесів проникнення, укорінення, заселення рослинами різних новоутворень.

Здатність до ецецису багатозумовлена та сутнісно залежить від особливостей проникнення, вселення, котрі виявляються в різних просторово-часових масштабах суміщенням в біогеоценозах організмів різних життєвих форм.

Ецезис є біорізноманітним і невичерпним. Він визначає рух біогеоценозів за стадіями зонального типу та супроводжується елізіями, невідповідних стадіям і неадаптованих видів.

Сингенез, як один з компонентів складного розвитку біогеоценозів у сучасних, об'єктивних умовах забезпечує: 1) їхнє становлення; 2) більш або менш реальну їхню зональну стійкість; 3) добір толерантних форм організмів.

Усі ці процеси вписуються в своїй сукупності в категорію «організація». Л. О. Петрушенко (1967) відмічав, що організація (підвищення організованості) та 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 — це: 1) особлива форма зв'язку; 2) процес, націлений на висхідну стадію розвитку системи (Аверьянов, 1985); 3) доцільне функціонування чи взаємодії частин системи, що забезпечують її адаптацію (Югай, 1985). Значення організації полягає в передаванні інформації за допомогою сигналів, які забезпечують доцільну взаємодію елементів живої системи, з наслідками реакцій саморегулювання.

В біогеоценозі організми різних царств живої природи пов'язані багатоманітними типами зв'язків. На рівні певних ланок, елементів, осередків і всього рослинного угруповання в процесі розвитку забезпечується стабільність елементів і зв'язків. Стан біогеоценозу може визначатися організацією та дезорганізацією, проте він може бути в організованому та неорганізованому вигляді залежно від сітей зв'язків. Організацію ми розуміємо як процес розвитку та становлення структури.

Організація, в біогеоценозах будь-якого походження, характеризує зміни їхніх станів за рахунок руху в часові їхніх частин, компонентів і онтогенетичних змін організмів як елементів.

Організація — це послідовні зміни внутрішніх, системних параметрів на основі об'єктивних, неконтрольованих або контрольованих людиною процесів росту, розвитку та продуктивності у природних біогеоценозах або в антропо сформованих угрупованнях. Її організменним аналогом є мобілізація як частковий випадок реакції біосистеми, що належить до організму і виражається в змінах чи локальній концентрації елементів, компонентів організму відповідно до характерних природних, якісних взаємодій.

Мобілізацію ми розглядаємо як адаптаційний процес перетворення будь-яких систем у період стресу, що супроводжується підсиленням

певних структур, концентрацією певних функціональних процесів, які забезпечують підвищення стійкості. Мобілізація є проявом організації та, значною мірою, характеризує стресовий стан системи.

Організація є неупорядкованим багатоспрямованим процесом з виявом локальних властивостей, мозаїчності екотопу та, зокрема, едатопу, видової та популяційної специфіки біогеоценозів, у тому числі культур- і агробіогеоценозів. У останніх організація виливається в процес активізації, вступу до вегетації потенційно можливих, небажаних людині бур'янових рослин на основі їх зачатків і насіння, чи інших організмів.

Організація як синонім розвитку біогеоценозу може розглядатися багатопланово, у різних просторово-часових масштабах. Їй властива просторово-часова асинхронність: 1) на фоні мозаїчності, парцелярності та ярусності вона більш відчутна та помітна; 2) при відносно монотонній вертикальній і горизонтальній будові вона виявляється за рахунок екотонно-серединних відмінностей.

Організація визначає розвиток організованості, системності, тобто вона втілює інтеграцію і взаємодії системотвірних факторів, відображаючи розвиток частин, підсистем, компонентів, елементів, які формують сталість систем. Вона є: 1) постійною атрибутивною властивістю всіх динамічних систем; 2) багатоетапним процесом становлення будь-якої системи з певним рівнем паралелізму різноспрямованих і підпорядкованих, загальному напрямку, часткових явищ і процесів; 3) ускладненням, спрощенням, розширенням складу, будови, зв'язків; 4) характеристикою змін загальної стереобудови угруповання організмів, надземної та підземної ярусності, освоєння вертикальних і горизонтальних просторових ніш. Організація зумовлює переформування сітьової 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 біогеоценозу.

Сингенез можна розглядати як непереривний процес організації біогеоценозу, що, в якості явища, характеризує рухомість структури та формування організованості.

Для організації характерними є:

Ознаки: 1) дискретність; 2) нерівнозначність етапів; 3) їхня нерівноправність; 4) різна тривалість; 5) прискорення чи сповільнення на фоні потреб біогеоценозу; 6) сповільнення по мірі наближення до більш або менш стабільного стану.

Властивості: 1) значущість; 2) рухомість; 3) біогеоценотична зумовленість; 4) непереривність; 5) еквіфінальність.

Функції: 1) формування організованості; 2) становлення структури; 3) розвиток біогеоценозу; 4) саморозвиток.

Однією з характерних властивостей організації є самоорганізація, що виявляється в біогеоценозах як реалізація прихованих ресурсів, можливостей за рахунок таких явищ: 1) появи в їхньому складі необхідних, якісно та кількісно різних елементів у певний момент розвитку; 2) усунення їхньої надмірної кількості; 3) збереження адаптивних до середовища форм; 4) багатьох переходів у латентний стан певних елементів, їхньої міграції (винесення) за межі угруповання; 5) змін: а) таксономічних і екоморфічних спектрів; б) поліморфності та чисельності популяції; в) загальної стереобудови угруповання та надземної, підземної ярусності; г) освоєння вертикальних і горизонтальних просторових ніш; д) мозаїчності та композицій; 6) переформування сітьової системи зв'язків за характером впливів.

В загальному підсумку відзначимо, що уявлення про розвиток угруповань, про їхню організованість і організацію **є одним з осяжних і недостатньо диференційованих в біогеоценології.**

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 та ті ж фактори, явища та процеси можуть бути як системотвірними, так і системоруїнними: взаємовпливи організмів, конкуренція, адаптивне реагування, поповнення та збіднення складу, ускладнення та спрощення будови, зміни співвідношень функціональних груп.

На рівні певних ланок, елементів, осередків і всього біогеоценозу, в процесі розвитку, забезпечується стабільність елементів і зв'язків.

Кожен біогеоценоз відзначається своєю організованістю та процесами організації, котрі усталено відображають його просторово-часову нестабільність, яка може виражатися невизначено великою множиною картин.

7.1.2. Сукцесії: теоретичні аспекти

Визначення та типи сукцесії на основі різних критеріїв, за позиціями багатьох авторів, з варіаціями тлумачень їхньої сутності, причин та розвитку викладені В. Д. Александровою (1964), С. М. Разумовським (1981), Б. М. Міркіним (1985, 2001), а концепції сукцесій достатньо висвітлені В. Г. Мордковичем (1987).

Сукцесії — це: 1) докорінні зміни біогеоценозів у напрямку досягнення більш або менш стабільного стану, що відзначаються

різними, проміжними, різнотривалими етапами, стадіями та фазами, котрі уособлюються тими чи іншими угрупованнями, з необоротним або оборотним характером їхніх змін і складають різнооб'ємні серії; 2) кризи, чи злами, прояви просторово-часової неперервності життя угруповання, властиві кожній стадії його саморозвитку; 3) ряди біогеоценозів, які змінюють один одного; 4) потік видів, які якісно та кількісно, в різних комбінаціях і модифікаціях, весь час відрізняються в кожному серійному угрупованні; 5) процеси, які визначають певну, просторово-часову послідовність змін біогеоценозів; 6) явища, що характеризують нові якості і стан угруповання, послідовно, тобто чітко фіксовані якісні та кількісні зміни складу, будови, фізіономічності, взаємин, функціонування організмів, які призводять до формування нового біогеоценозу на місці існуючого. Сукцесія, як явище, визначає перетворення біогеоценозу та, як процес, — послідовну зміну його станів. При встановленні типів сукцесій, щодо формуючого сингенезу, були названі сингенетичні сукцесії. Цілком логічно, на наш погляд, для неперервного сингенезу визначати поступальні сукцесії, для перебудовного — перебудовчі чи перетворюючі; для відновлюваного — регенераційні чи відтворювальні, відновлювані сукцесії.

Сукцесії є ймовірнісними, закономірними спрямованими сукупностями просторово-часових, дискретних явищ і процесів, які призводять до переходу одного біогеоценозу в інший за видовим складом, особливостями будови, фізіономічності, системи взаємин тощо. Вони можуть бути спричинені ендо- та екзогенними факторами, на фоні існуючих в кожному біогеоценозі різного рівня гомеостатичних механізмів (явищ і процесів) підтримання існуючого стану, що зумовлюють певний опір змінам, але не завжди можуть блокувати будь-які інші ініціюючі явища та процеси.

Сукцесії поєднують в собі явища та процеси різних просторово-часової масштабності та спрямованості. Це залежить від співвідношень забороняючих, системозберігаючих і дозволяючих, системоруйнівних, хаосотвірних факторів, які можуть діяти локально, суцільно та ініціально-здатних мозаїчно, сітковидно чи, загалом, захоплювати весь простір угруповання.

Сукцесійність, як здатність періодично (з рівновеликими проміжками часу) докорінно змінюватися, є атрибутивною властивістю всіх угруповань на фоні зональної еволюції біогеоценотичного покриву. Вона є явищем, яке має різні вирази в своїх спрямованості та наслідках щодо стану організмів і їхніх угруповань.

Абаптації (менше) та адаптації (більше) — є спряженими поняттями, що в тій або іншій мірі відображають явища, процеси чи результати

приспосованості, відповідності, мінливості елементів і компонентів органічного світу, різних царств живої природи щодо того чи іншого фактору, групи факторів або всього середовища загалом.

Абаптації і адаптації (Бигон, 1986) — це такі варіації ознак, властивостей, функцій організмів і, на нашу думку, угруповань, які забезпечують їм існування, послаблюючи чи підсилюючи екологічні позиції та середовищеві функції в тому чи іншому просторі. Абаптації та адаптації прямо чи непрямо корелятивно чи некорелятивно захоплюють окремі ознаки, властивості та функції, групи чи всю систему ознак організмів і, можливо, біогеоценозів. Вони можуть відбивати оборотні зміни в популяціях і в угрупованнях організмів, котрі характеризують, здебільшого, адекватне, значно менше, неадекватне реагування в органічному світі. Всюдність і множинність абаптацій і адаптацій, у багатьох випадках, виявляє їхню поліфункціональність на різних рівнях організованості живого та описується багатьма їхніми класифікаціями факторіального, фенотипічного, еволюційного характеру, генетико- та екологоавтоматичними процесами, просторово-часовою різномасштабністю.

Розглядаючи докорінні зміни в біогеоценозах як неспівпадаючу рухомість їхнього складу, будови, взаємозв'язків, тобто їхньої структури, зазначимо, що вони характеризують, у різній мірі, як їхні екзогенні, так і ендогенні явища та процеси.

Серійні угруповання, різних фаз і стадій, мають як спільні, так і характерні риси щодо складу, будови, взаємовпливів організмів і просторово-часового розвитку самих угруповань. Спільним є: 1) ефемеризм — вселення, втиснення, розвиток, розмноження рослин; 2) вияв екологічних спроможностей (валентностей, потенцій) видів; 3) неупорядкованість взаємодій і реакцій; 4) екологічний і ценологічний відбір, як інтегруючі, результируючі наслідки взаємодій рослин з субстратом і між собою; 5) взаємозумовлене формування складу та будови. Специфічними ознаками являються: 1) комбінації видів; 2) співвідношення видів і життєвих форм; 3) фізіономічність; 4) аспективність і особливості просторового розподілу видів; 5) типи мозаїчності угруповань; 6) рясність і трапляння видів; 7) покриття. Слід зазначити, що відбір видів і їхніх форм, на фоні кожного конкретного екотопу, є інтегральним, який поєднує реакції збереження екологічних позицій видів в залежності від комплексів абіотичних, біогенних, біотичних факторів.

Однією з закономірностей сингенезу є продовження часової тривалості фази стадій розвитку біогеоценозу по мірі наближення його до більш або менш стабільного стану, крім того змінюється кількість

видів у кожній фазі та стадії чи їхніх варіацій в межах будь-якого урочища. Кожна фаза та стадія є специфічними в своїй сутності.

Фази та стадії природного заростання будь-яких субстратів мають реальне втілення в серійних угрупованнях і підпорядковані зональному типу відновлення рослинності. Теоретична розробка загальної проблематики сукцесій за своєю сутністю далеко не завершена.

Загальний сукцесійний процес у серійному угрупованні є послідовним рядом елементарних сукцесійних явищ занесення розвитку, розмноження, вікових або екологічних превалювання, деградації, випадання рослинних організмів. **Елементарними сукцесійними процесами є кожні зміни в часові, складу, будови, фізіономічності, взаємовпливів організмів, станів субстратів чи ґрунтів. Елементарним сукцесійним явищем** є кожна, фіксована поява нової ознаки в будові, складі, станах організмів або субстратів, які можуть ініціювати процес змін. Кожний етап сукцесії відбивається тією або іншою картиною видового складу, фізіономічністю, аспективністю рослинних видів, їхніми взаєминами, щільністю, покриттям, фітомасою, її об'ємом і якісним хімічним складом, особливостями просторового розташування видів.

З розвитком, у сукцесійних системах, ецезисний натиск не спадає, проте виживання діаспор, які потрапляють в ті чи інші угруповання сповільнюються по мірі заповнення просторових, трофічних ніш і підсилення середовищевірних функцій організмів. У літофільних сукцесіях такі явища та процеси протікають немонотонно, а різноякісно та з різною швидкістю. Крім того є види рослин різної екологічної спроможності чи здатності, котрі можуть утримувати екологічні позиції в різних серійних літофільних угрупованнях. Літофільні сукцесії описуються за угрупованнями в межах кожного типу.

Специфічні та неспецифічні риси сукцесій виявляються на різних фазах та стадіях просторово-часового руху біогеоценозів від моменту його початку формування до більш-менш стабільного стану. При цьому має місце постійне суміщення фрагментів різних фаз і стадій. Просторово-часовий континіум властивий розвитку угруповань і їхній організованості.

Визначальними особливостями сукцесій при первинному заростанні вільних просторів є: 1) різнохарактерна постійність ецезису; 2) неоднакове утримання екологічних позицій різними видами та екоморфами; 3) зміни видового складу; 4) невідрегульованість взаємин організмів і використання ресурсів середовища; 5) сутнісна різниця складу, будови і взаємин організмів на завершальних етапах більш або менш стабільного стану порівнюючи з вихідним.

У сукцесіях збагачення, стабілізація, збіднення таксономічного та екоморфічного складу (за різними принципами визначення) може мати неоднакові комбінативні вирази. Наприклад, змінюються види, проте не змінюється склад і співвідношення гігроморф-ксерофітів, оліготрофних і геліофітних форм рослин. Біорізноманіття може мати якісно- та кількісно різні вирази на різних етапах сингенезу та в різних сукцесійних системах.

Мікроугруповання видів у сукцесіях є виявами їхніх потенційних можливостей на фоні різних субстратів. Видова різноманітність в сукцесіях, як і в будь-яких докорінних перебудовах угруповання, є різноякісною за своєю природою, тому що видовий склад ініціальних і термінальних етапів сутнісно відрізняються за кількістю видів і екоморф, а їхні чисельність, щільність, покриття, трапляння є якісно різними. Загалом, збільшення чи зменшення біорізноманіття в сукцесіях є відносним.

З позицій теоретичного, формалізованого підходу до сукцесій, започаткованого С. М. Разумовським (1981), слід зазначити, що в подібних або близьких ектопах можна визначати гомологічні ряди сукцесій, у яких комбінації видів мають ецезисно-репродуктивну екологічну сутність, індикаційну інформативність. Для деяких сукцесій первинне заселення, як піонерна стадія, може продовжуватися невизначено тривалий час.

Ецезисний натиск в сукцесіях є однією з руйнівних сил сингенезу, він обумовлює збереження чи зміни рудералізації, адвентизації рослинних серійних угруповань, спочатку (і весь час) на основі анемохорії, потім гідро-, зоо-, ало- та антропохорії. Зміни ецезисного натиску мають місце при змінах (рельєфу). В усіх сукцесіях видова різноманітність стабілізується, деякі екоморфічні спектри ускладнюються на пізніх етапах сингенезу. Закономірним є перехід супутніх, на попередній фазі або стадії, видів у домінантний стан на наступній або субдомінантний на послідуєчих.

Натиск дикої природи, навали невластивих біогеоценозу видів, спричиняють зміни в його складі, насамперед, за рахунок збагачення новими видами, ускладнення будови, формування зв'язків між існуючими та втисненими видами і між ними, зміни в зв'язках аутохтонних для угруповання видів. Здатність зберігати відносно постійний рівень внутрішньої структури біогеоценозу (гомеостаз) проявляється в збереженні загального напрямку всіх процесів (гомеорез) і в підтриманні складу, будови та зв'язків на фоні вторгнення нових видів. Проте, таке вторгнення може бути зумовлене також абіотичними

зовнішніми впливами, що призводять до зміни стану тих або інших видів з відповідною зміною будови, зв'язків і появою можливостей для експансії з боку сусідніх угруповань.

Зміни складу біогеоценозів, при зовнішніх впливах, можуть бути абаптивними, коли число видів скорочується, і адаптивними, коли число видів збільшується. Абаптивна зміна будови, зв'язків, складу означає спрощення, адаптивна — ускладнення при одночасній стабілізації угруповання.

Екзогенний біотичний натиск на біогеоценози може проходити на рівнях вірусно-бактеріальних і грибних інвазій, які викликають деградацію, спад життєдіяльності рослинних і тваринних організмів мезо- і макроорганізованості, що призводить до їхньої поступової зміни іншими видами чи до такої перебудови взаємозв'язків, коли одні види набувають переваги над іншими в своїй життєдіяльності та розмноженні. Кожна екологічна ситуація призводить до абаптивних чи адаптивних докорінних перебудов угруповань. При цьому швидкість цих процесів є адекватною силі (діапазону, концентрації, величини, напруженню) діючого фактору.

Структуру сукцесій ми розглядаємо як їхній склад, будову та зв'язки. Склад сукцесій відзначається їх дискретністю, тобто поступовістю змін, які описують стан угруповань з їхніми перехідними, характерними картинами (стадіями) та проміжними, складаючими їх фрагментами (фазами), котрі характеризуються видовим складом, фізіономічністю, екологічною зумовленістю, взаєминами складаючих видів і середовища (екотопу), що змінюється разом (на їхньому фоні) з ними. Склад сукцесій, у своїй поетапній деталізації, характеризується рівновеликими серіями угруповань різних за часом і тривалістю, адекватно, абаптивно і адаптивно зональним умовам і впливу людини. Наприклад, літофільні сукцесії на скельних відслоненнях степу, на щербених відвалах гірських порід при відкритому видобутку корисних копалин (різних руд, вугілля) характеризують фомування зональної рослинності та мають такий же, але адаптований склад, як і на ґрунтах зонального типу (Хлизіна, 2004). Такі відновлювальні сукцесії ідуть у напрямку стабілізації рослинного покриву та за своєю сутністю вони є адаптивними щодо нього.

В біогеоценозах, які характеризують сукцесії, можуть бути різні комбінації їхніх станів щодо складу (А), будови (В), зв'язків (С). Склад може збіднюватися (A_1), збагачуватися (A_2), залишатися стабільним (A_3), будова може спрощуватися (B_1), ускладнюватися (B_2), бути постійною (B_3). Зв'язки в угрупованні можуть спрощуватися (C_1),

ускладнюватися (C_2), виявлятися незмінними (C_3) за їхнім числом і сутністю. На основі таких міркувань особливості абаптації і адаптації структури серійних біогеоценозів у формалізованому вигляді можна подати формулами, де кожна комбінація стану складу, будови та зв'язків відображає можливості того чи іншого розвитку чи стабільності угруповань (табл. 7.1.2.1).

Таблиця 7.1.2.1

Стани структури серійних біогеоценозів

| | A ₁ | A ₂ | A ₃ | |
|----------------|--|--|--|----------------|
| C ₁ | A ₁ B ₁ C ₁ | A ₂ B ₁ C ₁ | A ₃ B ₁ C ₁ | B ₁ |
| C ₂ | A ₁ B ₁ C ₂ | A ₂ B ₁ C ₂ | A ₃ B ₁ C ₂ | |
| C ₃ | A ₁ B ₁ C ₃ | A ₂ B ₁ C ₃ | A ₃ B ₁ C ₃ | |
| C ₁ | A ₁ B ₂ C ₁ | A ₂ B ₂ C ₁ | A ₃ B ₂ C ₁ | B ₂ |
| C ₂ | A ₁ B ₂ C ₂ | A ₂ B ₂ C ₂ | A ₃ B ₂ C ₂ | |
| C ₃ | A ₁ B ₂ C ₃ | A ₂ B ₂ C ₃ | A ₃ B ₂ C ₃ | |
| C ₁ | A ₁ B ₃ C ₁ | A ₂ B ₃ C ₁ | A ₃ B ₃ C ₁ | B ₃ |
| C ₂ | A ₁ B ₃ C ₂ | A ₂ B ₃ C ₂ | A ₃ B ₃ C ₂ | |
| C ₃ | A ₁ B ₃ C ₃ | A ₂ B ₃ C ₃ | A ₃ B ₃ C ₃ | |

Примітки: А – склад, В – будова, С – зв'язки.

Адаптивний характер сукцесій проявляється в їх зональній спрямованості, відповідності стадій і фаз зональному типу відновлення біогеоценотичного покриву. В числі адаптаційних особливостей сукцесій є їхнє прискорення чи уповільнення залежно від діючих внутрішніх і зовнішніх чинників.

Середовищотвірні функції організмів і біогеоценозів, їхня активність у зміненому середовищі спричиняють тривалість, етапність і спрямованість сукцесій абаптивно і адаптивно до стану екотопу до того часу, поки не буде збалансовано склад, взаємини організмів, їхню здатність єдиною системою більш або менш тривало утримувати екологічні позиції. **Інтегруючими ідеями вивчення сукцесій є біорізноманіття, екоотічне розходження та сходження (схожість) біогеоценозів, дискретність і деталізація фаз та стадій розвитку, чутливість організмів до станів ґрунтів чи субстратів.**

7.1.3. Сукцесійні: системи та аналіз

Системне бачення сукцесій і біогеоценозів, які уособлюють їхній розвиток (ряди угруповань або серії) виходять з розуміння системи

як відчленованої від інших сукупностей елементів і компонентів (Садовский, 1974) сутності. В теорії сукцесій уявлення про їхні системи безпосередньо пов'язується з біогеоценозами, як певними гомеостатами (Разумовский, 1981), котрі характеризують спрямованість їхніх, будь-яких змін, у напрямку досягнення стабільності. Сукцесійна система за С. М. Разумовським включає клімаксові періоди і вторинні угруповання, проте є достатньо невизначеною в часі.

Ю. Одум (1986) зазначав, що сукцесія це не проста послідовність різних систем, а єдина система, котра змінює в часові перехідні види та популяції. Самоорганізуючі, дисипативні системи розвиваються в часові так, щоб оптимізувати свою незалежність (складність біомаси та потоків у трофічних сітках). В такому підході ряд або серія угруповань є підсистемами сукцесійної системи з певними рівнями дисипативності та саморегулювання протягом своїх ініціальної, оптимальної та термінальної фаз, які відображають певну неперервність і послідовність їхнього руху. Сукцесійна система, в розумінні Ю. Одума (1986), має місце у відчленованому від інших екотопі, тобто вона є особливим типом специфічної динамічної екологічної системи, кожна складова якої є екологічним часовим варіантом наближення до більш-менш стабільного стану (клімаксу), як його завершального етапу.

З позицій системного та еволюційного підходу до стану біогеоценотичного покриву, сукупність сукцесій в певному його осередку може розглядатися як сукцесійна система. **Будь-яка сукцесійна система є комплексом серійних угруповань, які визначають різні фази чи стадії формування біогеоценозів у певному вільному від нього чи відчленованому від інших просторі земної поверхні.** Ми вважаємо більш доцільним визначати сукцесійні системи, як сукупності угруповань, які по різному розвиваються в напрямку досягнення стабільного стану, відповідно їхнім взаємодіям, просторового розчленування, чи без нього, та екологічних умов певного виділу біогеоценотичного покриву. **Слід виділяти, на наш погляд, два типи сукцесійних систем: розгорнуті, розчленовані, для яких характерні просторово-часова дискретність і які є рядами угруповань різної сукцесійності в різних екотопах, і згорнуті, суміщені з властивою часовою дискретністю, тобто проявом розгортання серійних угруповань у часі в одному екотопі.** В біогеоценотичному покриві можуть бути сукцесійні поля, де всі біогеоценози мають ту чи іншу міру індивідуальної сукцесійності та сукцесійно-системні виділи, що включають сукцесійні та більш-менш стабільні біогеоценози.

Розчленовані біогеоценози, в одному виділі ландшафту чи біогеоценотичного покриву, що мають різні ступені сукцесійності, конвергентно еволюціонують до більш або менш стабільного стану (клімаксу). Кожен з них є уособленням просторово екоотічно зосередженої (за Ю. Одумом, 1986) системи і разом з тим входить в якості компоненту в сукцесійну систему іншого типу. Це відповідає тому, що П. Д. Ярошенко (1953, 1961) вважав рослинне угруповання як неперервно видозмінюваний витвір унаслідок сезонних, різнорічних, часткових змін, а також сукцесій, загальних змін і еволюції ценозів. Будь-яке угруповання в кожний момент свого існування завжди перебуває на тому чи іншому етапі змін і включає елементи зазначених вище типів. Всі ці зміни є нічим іншим, як різними виявами єдиного загального процесу розвитку біогеоценотичного покриву.

Сукцесійність характеризує сукцесійні системи різних типів, як просторово, екоотічно зосереджених, а також розчленованих. Одні з них фізіономічно відзначаються сукцесійними екологічними варіантами (серійними угрупованнями) в одному екооті, інші — в різних екоотопах виділу біогеоценотичного покриву.

Будь-яка частина біогеоценотичного покриву, зі стабільним та нестабільним угрупованням, може розглядатися в якості сукцесійної системи. Вона може бути представлена спектрами угруповань різних фаз і стадій наближення до клімаксу, сталість якого не є абсолютною (Сукачев, 1975).

В сукцесійних системах, з просторово розчленованими серійними угрупованнями, характерною є різна швидкість проходження одних і тих же етапів, відповідно різниці екоотічних умов і впливів сусідніх біогеоценозів. На основі розходжень екоотічних умов і, насамперед, субстратів, усім угрупованням властива своя специфіка складу, будови, взаємодії і розвитку.

З позицій динамічної екології, біогеоценотичний покрив є багато-варіантною, за своїм розвитком, сукупністю угруповань по-різному наближених до більш або менш стабільного стану (в якому вони можуть існувати невизначено тривалий час) або перебувають у цьому стані, що важливо аналітично деталізувати.

Сукцесійний аналіз є системою міркувань, суджень, визначень, схематичних і модельних побудов, розрахунків, експериментів, яка спрямована на пізнання складу сукцесій, існуючого та прогнозованого стану біогеоценозів загалом (у тому числі рослинних угруповань). У основі нього — екологія рослинності, рослинного, біогеоценотичного покривів, сукцесій, серій-

них угруповань, їхніх ценопопуляцій з визначенням їхніх статички та динаміки. **Сутність сукцесійного аналізу складає встановлення динамічного сукцесійного стану угруповань організмів, у тому числі рослинних, і сукцесійних систем.**

Ряд біогеоценозів, який визначає рух вихідного угруповання з різними перехідними станами до більш або менш стабільного стану в певному екотопі, є специфічними системними об'єктами і вписується в єдину сукцесійну систему. Відповідно такій неоднорідності біогеоценотичного покриву, в проблематиці сукцесійного аналізу, насамперед, слід виділити такий напрям, як встановлення сукцесійності угруповань і, цілком логічно, сукцесійних ємностей і спектрів певного виділу біогеоценотичного покриву, типології та екології сукцесій, індикації екотопів, прогнозування розвитку фаз і стадій сукцесій.

Сукцесійний аналіз спрямований також на визначення тривалості сукцесій, особливостей ініціальної, оптимальної, термінальної фаз кожної стадії. Сукцесійний стан біогеоценозів, сукцесійність рослинності, біогеоценотичного покриву є об'єктом сукцесійного аналізу.

Сукцесійність біогеоценозу визначається фазою чи стадією знаходження його в процесі руху до більш або менш стабільного стану. Несукцесійними є такі, що в такому стані перебувають. Ці два типи угруповань складають сутність будь-якого виділу біогеоценотичного покриву. При цьому, відношення числа сукцесійних біогеоценозів до їхньої загальної суми складають сукцесійну ємність біогеоценотичного покриву.

Сукцесійний стан біогеоценозів а, загалом, їхнього покриву, можна визначати на основі зонально визначених ранньо-, середньо-, пізньо-сукцесійних видів. Його можна виражати сукцесійними спектрами рослинних угруповань відповідно стадіям відновлення зональної рослинності. В степовій зоні це бур'янова та наступні стадії кореневищних, нещільнокущових і щільнокущових (клімаксових) трав. У межах кожної стадії серійні угруповання відзначаються мірою сукцесійності залежно від числа видів, які характеризують ту чи іншу стадію.

Сукцесійність є тимчасовий, проміжний, мінливий за своїми виразами стан біогеоценозу, що характеризує його розвиток у часові для переходу в інший, наближення до стабільності, в якому він може перебувати невизначено тривалий час (тривало стабільний).

Для деталізації картини стану рослинності можна використати диференційовані індекси сукцесійності з визначенням фаз і стадій на основі того ж принципу. Наприклад, індекс піонерності визначається числом угруповань у піонерній стадії, що ділене на загальне число

угруповань, індекс кореневищної стадії дорівнює кількості угруповань, які перебувають у кореневищній стадії, до загального числа угруповань того чи іншого виділу біогеоценотичного покритву.

Сукцесійні системи відзначаються в багатьох випадках різними спектрами станів угруповань, а завершальна, термінальна стадія відтворення, стадія більш-менш стабільного стану не є сукцесійною.

Для кожного виділу біогеоценотичного покритву характерними є свої сукцесійні спектри, що дає можливість порівнювати їхній стан і потенційні можливості відтворення корінних, зональних біогеоценозів.

Сукцесійні системи можуть включати декілька чи всі стадії та їхні фази, тобто бути повночленими чи ні. Теоретично, природна динамічність рослинності дозволяє виділити тривалосукцесійні угруповання, що характеризують екотопи з нестабільністю субстратів або постійними порушеннями та періодично сукцесійні, де періодично змінюється їхній стан.

Як розчленовані, так і суміщені сукцесійні системи є дискретними, динамічними утвореннями з різними рівнями сукцесійності, тривалості існування серійних угруповань. Суміщена сукцесійна система поетапно виражається тим або іншим серійним угрупованням, які по мірі наближення до більш-менш стабільного стану зменшують свою сукцесійність, збільшують тривалість свого існування, адаптивність. Суміщені сукцесійні системи є послідовністю різнотривалих серійних угруповань. Сукцесійні системи мають різні просторово-часові масштаби. Кожне серійне угруповання має індивідуальний розвиток, місце в серії, змінюючи одне одного. Серійне угруповання, відповідно своїх специфічних екотопічних особливостей, може перебувати на різних стадіях сукцесії, що характеризує його. Послідовність біогеоценозів від піонерних до стадії відносної стабільності прослідковується в усіх розгорнутих сукцесійних системах.

7.1.4. Ценопопуляції рослинних серійних угруповань і їхній аналіз

Популяційна екологія рослин (Дідух, 1998; Злобин, 1989, 1996) і рослинних угруповань, в тому числі серійних, як поле теоретичних і практичних досліджень, все більше стверджується в якості сутнісного базису теорії розвитку рослинності.

Рослинні серійні угруповання, з різними рівнями сукцесійності, в певних урочищах біогеоценотичного покритву, можуть складати розгорнуті та деталізовані картини природного відтворення зонального

біогеоценотичного покриву. В цих угрупованнях рослинні ценопопуляції по різному виявляють свою активність і різні екологічні можливості (валентності) в межах будь-якого з екологічних факторів і ресурсів, насамперед життєво важливих (живлення, освітлення, температури, зволоженість середовища тощо), свого генеративного та вегетативного (морфологічного) розвитку. Вони відзначаються їхніми неоднорідними, складаючими екоелементами, на основі генетичної гетерогенності, екологічного поліморфізму (Завадский, 1968), багатьма внутрішньо- та міжпопуляційними явищами й процесами, значною диференційованістю складових відповідно їхнім адаптивним особливостям. У загальній теорії організованості рослинності популяційний підхід є актуальним для з'ясування механізмів (явищ і процесів) функціональних порушень у біогеоценозах діагно- та прогнозування розвитку, розробки системи методів з відтворення їхньої стійкості.

Сукцесійність, як особливість існування та розвитку рослинних угруповань, може бути віднесена до ценопопуляцій. Ця сукцесійність характеризує їхню здатність до руху в серії угруповань. Сукцесійно стійкими чи еврисукцесійними є ценопопуляції, що здатні утримувати свої позиції в ряді серійних угруповань, стenosукцесійні — це ті форми, котрі функціонують у межах певної фази чи стадії становлення природного рослинного покриву. В процесі розвитку угруповань, у часові, має місце випадання ценопопуляцій, унаслідок взаємин з такими ценопопуляціями інших видів, які виявляються більш екологічно спроможними в даному екоотопі чи зникають внаслідок самоусунення. Таке явище в ценопопуляціях може викликатися різними причинами, в тому числі високою щільністю, зниженням репродуктивної здатності рослин при накопиченні в субстратах біологічно активних речовин. Алелопатичні чинники сингенезу особливо проявляються на скельних і інших субстратах, збіднених колоїдами (Шанда, 1998). Разом з тим, висока самотолерантність ценопопуляцій може забезпечувати їм високу сукцесійну здатність (сукцесійність). У проблематиці ценопопуляцій і сукцесійної активності недостатньо з'ясовані уявлення та фактологічні дані про ранньо-, середньо-, пізньосукцесійні види.

Для рослинних серійних угруповань характерними є незбалансованість складу, постійний притік нових видів і випадання існуючих, невпорядкованість складу, будови, зв'язків, постійна їхня рухомість і хаотизм, екоотопічний і біотичний відбір у ценопопуляціях. Кількісні співвідношення ценопопуляцій є їхніми спектрами, що об'ємніші таксономічних. Ценопопуляційні спектри вегетуючих рослин і потенційних, латентних банків діаспор у ґрунті можуть значно відрізнитися.

Поглибленню знань у складанні та розвитку серійних угруповань має слугувати їхній ценопопуляційний аналіз. Він, так як і сукцесійний, є системою міркувань, суджень, спостережень, визначень, експериментів, які спрямовані на деталізацію та уточнення складу, функціональної значущості екоелементів, їхньої ролі в динаміці ценопопуляцій і серійних рослинних угруповань. Як у сукцесійному, так і в ценопопуляційному аналізах сутнісними є експериментальні сукцесії, націлені на з'ясування особливостей угруповань і ценопопуляцій при змінах їхнього екоелементного складу, щільності, розподілу рослин у просторі, зв'язків, впливу абіотичних і штучних факторів регульованих людиною, біологічно активних, біокосних і біогенних речовин, вилучення певних екоелементів, природне вселення, введення (підсів) певних видів або екоелементів, зрошення, внесення добрив, полив рослинними екстрактами, землювання, створення шаруватих техноземів, зміни літоземів тощо.

Ценопопуляційний аналіз має на меті встановлення ценопопуляційних систем, диференційованості екоелементів, екоелементної ємності, спектрів екоелементів, їхньої сукцесійності, значущості ецезисного натиску для ценопопуляцій.

У теорії популяційної екології рослинних серійних угруповань можна встановити концепції: 1) субстратну, стосовно дискретності, поліморфізму складу та будови ценопопуляцій; 2) функціональну, що визначає системи взаємодій, внутрішньо- та міжценопопуляційних, прояви ценотичної ролі екоелементів ценопопуляцій, їхнього саморегулювання, адаптованості; 3) динамічну, в межах якої досліджуються та осмислюються зміни в ценопопуляціях, переформування екоелементів; 4) еволюційну, котра визначається рухом ценопопуляцій за фазами та стадіями розвитку угруповання та їхньою сукцесійністю.

Адаптованість ценопопуляцій, на різних стадіях формуючого та перебудовчого сингенезу, є відносною. Вона визначає тривалість існування на фоні їхньої сукцесійності та сукцесійності серійних угруповань. В цій адаптованості інтегруються особливості їхніх екоелементів, кожен з яких, як індивід або група, має той або інший рівень толерантності до певного з факторів. Провідні екоотічні фактори — трофність, зволоженість, температурна ритміка, рослинна придатність субстратів загалом, визначають стан ценопопуляцій і є сутнісними в їхньому існуванні, формують поліморфізм екоелементів.

У рослинних угрупованнях (у, тому числі, серійних біогеоценозах) ценопопуляції певних видів диференціюються за рівнями їхньої насиченості угруповання та ценотичних функцій. На ценотичному рівні

таксономічну ємність рослинних, в тому числі серійних біогеоценозів (Шанда, 1998), слід уточнено характеризувати як ценопопуляційну, маючи на увазі, що вид може бути представлений інколи двома ценопопуляціями. Ценопопуляційна ємність, за своєю сутністю, є спряженою з поняттям ценоформ, яке характеризує число ценотипів, тобто екоелементів різних ценопопуляцій, для яких характерні певні ценотичні функції. Ценопопуляція не завжди може бути представлена одним ценотипом за Л. Г. Раменським (1952), вона може мати широкі екологічні можливості на основі її внутрішнього поліморфізму та генетичної гетерогенності. Чисельність, щільність, ценотична значущість ценопопуляцій змінюються в межах фаз і стадій розвитку рослинного угруповання.

Різні ценопопуляції рослинних серійних угруповань відзначаються такими ознаками як: 1) просторова та кількісна розмірність (зауважимо, що ценопопуляція може займати тільки певну частину простору угруповання з різними типами розміщення рослин: від дифузних, пунктирних, рівно- чи нерівномірного до різних форм мозаїчності); 2) загальна (на весь простір угруповання) та екологічна (на займаний простір) щільність; 3) генеративна здатність рослин; 4) тривалість розмноження; 5) життєвість.

Зростання чисельності ценопопуляцій, як результуючий вираз генеративної здатності її елементів, розмноження та тривалості існування, в теорії популяційної екології розглядаються в якості ознаки та властивості. Серед останніх, насамперед, виділяються структурованість або диференційованість, розвиток, адаптації, саморегулювання та міграції (рухомість в просторі серійного угруповання та поза ним, як прояв ценохорії).

Кожне рослинне, серійне угруповання це складна нерівнозначна ценопопуляційна система, в якій реалізуються взаємодії складаючих його видів. Воно є компонентом екологічної сукцесійної системи, що формують, у часі, попередні та наступні угруповання. Разом з тим, сукцесійні системи є комплексами серійних угруповань різних фаз і стадій наближення до більш або менш стабільного стану, що розвиваються в певному ландшафті за порушень біогеоценотичного покриву.

Для динаміки ценопопуляцій рослинних серійних угруповань, крім переформування складу та співвідношень екоелементів у процесі розвитку угруповання, до наступної фази та стадії відтворення рослинності, характерними є як постійне поповнення новими ценоелементами, членами подібної, ближньої ценопопуляції зовні, так і

ценопопуляційна експансія (ценопопуляціохорія) як прояв ценохорії угруповання, тобто просторове поширення в ближні екотопи чи просторове звуження на фоні екотопічних умов сусідніх ценопопуляцій і угруповань. Ценопопуляція може підсилюватися однойменною з іншого угруповання шляхом занесення пилку та насіння. Ценопопуляції одного і того ж виду з різних угруповань можуть зміщуватися на основі обміну діаспорами, оновлюючи свій екоелементний склад, змінюючи їхні співвідношення та, відповідно, стан і розвиток. В цьому плані можна розглядати внутрішньоценопопуляційні явища та процеси як алогенез і гологенез.

У суцесійних системах рух угруповань до стабільності сповільнюється в часові, що зумовлює в них переформування складу, будови і зв'язків. Ценопопуляції перехресно запилюваних рослин, котрі належать до одного і того ж виду, в територіально близьких різних угрупованнях складають єдину ценопопуляційну систему на основі обміну пилком і діаспорами, що забезпечує постійну рухомість генетичної гетерогенності та екологічного поліморфізму. Ценопопуляції рослин складають екоелементи різної суцесійності та самотолерантності. В ценопопуляціях більш пізніх етапів розвитку угруповання переважають екоелементи більш стійкі до міжпопуляційних впливів.

Популяційна ємність серійних рослинних угруповань і склад ценопопуляцій визначаються формами екотопічної та біотичної толерантності рослин у межах кожної фази та стадії становлення корінної природної рослинності. Кожне серійне угруповання чи кожна ценопопуляція є певним чином диференційованими на основі цих проявів преадаптованості чи адаптованості. Цей процес є достатньо розчленованим за швидкістю проходження угрупованням його фаз і стадій.

Дискретність рослинних, в тому числі серійних угруповань, з позицій теоретичного бачення та практичних досліджень, є різнорівневою: вона включає ценопопуляції різної ценотичної значущості.

Ценопопуляції, як локальні варіанти будь-якого біологічного виду, забезпечуються своїм існуванням, екологічним і ценотичним розчленуванням у просторі. Зміна ценотичних функцій екоелементів може призводити до деформування ценопопуляцій і їхнього випадання з рослинних серійних угруповань. Рушіями змін угруповань є зсуви в ценопопуляціях, спричинені різними зрушеннями екоелементів. Стани екоелементів змінюються на фоні абіотичних і біотичних факторів, включаючи позитивні та негативні ефекти впливу субстратів, інших і своєї ценопопуляції. Екоелементи можна диференціювати за їхньою життєвістю, конкурентною здатністю, котра є різнотипним

виразом адаптованості рослин до середовища. Сукцесійну активність екоелементів ми розглядаємо як здатність утримувати позиції в різних рослинних серійних угрупованнях однієї сукцесійної системи.

Відбір у ценопопуляціях бур'янової стадії відтворення корінної степової рослинності визначає збереження екоелементів аутоотолерантних до загушення (щільності травостану) та концентрації виділюваних ними речовин у процесі життя та посмертного розкладання. Екоелементам ценопопуляцій рослинних серійних угруповань, як мінливим формам, властивий високий рівень преадаптивності, що забезпечує їхню життєздатність, ценотичну роль і вкладання в природну поліморфність того чи іншого виду.

Для ценопопуляцій рослинних серійних угруповань, які природно розвиваються, характерними є свої як загальні, так і специфічні (щодо морфології органів рослин) фонди морфозів або генокопій. Важливим моментом є створення реєстрів таких змін, на фоні специфічних особливостей екоотопів, загалом, і будь-яких інших субстратів. Прояви нанізму, гігантизму, неотенії, фасціацій, взагалі тератологічних змін на макроскопічному рівні супроводжуються мікроморфологічними, анатомічними, екоотопічно зумовленими виявами. Зосередження зусиль на мезоскопічному рівні (при збільшенні від 3 до 20 разів) дозволяє одержувати також цілком показові результати, що специфічно характеризують ценопопуляції.

7.2. Динаміка біогеоценозу як явище та процес

7.2.1. Стан руху та хід розвитку складу

Об'єктивна незавершеність теоретичних побудов у біогеоценології є природним стимулом розгортання різноспрямованих досліджень, включаючи найбільш опрацьовані розділи та напрями.

Різномасштабна часова рухомість біогеоценозів обумовлена комплексом складних процесів інтеграції внутрішньо- та зовнішньо ценотичних факторів. Вона описується загальнонауковими (еволюція, розвиток, динаміка, зміни, стадії, фази) та спеціальними (флюктуація, сукцесія, сингенез, клімакс, філоценогенез) термінами, можливості аналізу та осмислення яких або введення нових потенційно невичерпані.

Динаміка, як явище, характеризує часову нестабільність, розгортання складу біогеоценозу в часові, а як процес — безпосередньо відображає послідовні, дискретні зміни.

Еволюція, розвиток, динаміка складають споріднений ряд понять, який характеризує рух біогеоценозів у часові, при його різній плинності з проявами добової, сезонної, різнорічної, фазової, стадіальної мінливості та різних типів змін. Всі ці поняття неоднозначно, частково суперечливо, пояснюються різними авторами в своїй загальнонауковій і конкретній значущості (Александрова, 1964; Миркин, 2001, Быков, 1988; Работнов, 1988; Разумовский, 1981), на основі визначальних теоретичних розробок В. М. Сукачова (1972, 1973, 1975).

Еволюція здебільшого розглядається як походження (виникнення) та віковічні зміни біогеоценозів, їхнє тривало біжуче розгортання в часові та визначається як філогенез, біогеоценогенез, біоценогенез або ценогенез (Быков, 1987) тобто віковий процес формування нових, раніше не існуючих біогеоценозів у результаті їхнього природного розвитку, що рухається оборотними (флюктуації) та необоротними їхніми змінами (сукцесіями). М. Ф. Реймерс (1990) визначав еволюцію біогеоценозу як процес неперервної, одночасної та взаємопов'язаної зміни видів і їхніх взаємовідносин. Еволюцію екосистем Ю. Одум (1986) називає екологічною сукцесією. За Дж. Бігоном (1989) сукцесія є часовим аспектом структури угруповань організмів.

Розвиток будь-яких систем (у тому числі біогеоценозів), за М. Ф. Реймерсом (1990), визначає: 1) необоротну, якісну зміну, що супроводжується кількісними відтвореннями, в ході якої змінюються співвідношення між компонентами, підсилюються одні зв'язки, послаблюються інші; 2) закономірні якісні зміни матеріальних, ідеальних об'єктів, які характеризуються як необоротні та спрямовані; 3) поступову фазову зміну процесу зі стрибкоподібним переходом у кінці фази в якісно новий стан.

Ми вважаємо, що розвиток, стововно біогеоценозів, загалом, визначає зміни їхніх станів (як і будь-яких об'єктів) у часові з різноякісними їхніми виразами в різних масштабах, включаючи віковічні зміни (еволюцію).

Динаміка фітоценозів розглядається як періодичні та незначні зміни, за винятком еволюційного процесу їхнього формування чи ценогенезу (Реймерс, 1990). Динаміку біогеоценозу (цей же автор, там же) вважав залежною від впливу зовнішніх і внутрішніх процесів його розвитку. Це: 1) відносно оборотні чи необоротні зміни угруповань; 2) одна з форм періодичних змін — добових, сезонних, погодно-температурних, відтворювальних, пов'язаних зі зміною сезонів року; 3) оборотні зміни біогеоценозів, які викликаються непостійними, зовнішніми факторами з постійним поверненням до вихідного стану.

Динаміка біогеоценозів (і фітоценозів) тлумачиться достатньо широко, перекриваючись з видами їхньої мінливості та еволюцією чи не відчленовуючись від них взагалі. М. Ф. Марков (1968) розглядав динаміку фітоценозів як їхні зміни в часові. Динаміка фітоценозів, в уявленнях Б. М. Міркіна, Г. С. Розенберга (1983), — це необоротні (чи тривало-ціклічні) зміни структури. Значними одиницями елементарних змін є сукцесії, еволюція фітоценозу, катаклізми. Еволюція фітоценозу — це форма динаміки, при якій проходить формування нових фітоценозів. Вона складається з процесів флорогенезу та фітоценогенезу. Катаклізми є зміною структури угруповання в результаті руйнуючих його природних або антропогенних факторів.

Б. О. Биков (1987) динаміку біогеоценозів розглядав як синдинаміку, тобто їхню мінливість у зв'язку з періодичними змінами зовнішнього середовища (ценогенез), формуванням у процесі сукцесій (синценогенез). М. С. Камишев (1986) характеризував динаміку фітоценозів, на фоні факторів середовища та філогенезу рослин, як добову, сезонну, різносезонну та стадіальну. Під динамікою рослинності (Бигон, 1989; Миркин, 2001) розуміють також різні варіанти поступових, спрямованих (векторизованих) змін, які можуть бути викликані внутрішніми, зовнішніми факторами і, як правило, мають необоротних характер.

Динаміка біогеоценозів характеризує їхні стани та хід змін у функціонуванні та довготривалому розвитку. Вона окреслює різні періоди руху угруповання в часові від його формування до більш або менш стабільного стану. Динаміку ми розглядаємо як явище, як властивість і як процес, які є сутнісними в існуванні будь-якого біогеоценозу.

Динаміка, як явище, обмежена певними параметрами переходів одних станів у інші. Вона як властивість, визначає неможливість статичного стану біогеоценозу, його здатність при багатогранній обумовленості різношвидкісно змінювати свою структурно-функціональну організованість. Як процес вона описує різну, послідовну мінливість станів.

Динаміка, в загальнонауковій методології, розглядається як: 1) стан руху; 2) хід розвитку; 3) зміни якогось явища під впливом діючих на нього факторів (Адамчик, 2008). Отже, в загально- та конкретно науковому екологічному поясненні динаміки біогеоценозів є певні розбіжності, що створюють можливості для її більш широкого осмислення. В екології та біогеоценології динаміка, як зміни та мінливість угруповань організмів (в тому числі рослинних), достатньо широко описуються, досліджуються та осмислюються в усіх їхніх

різноманітності, підходах і проявах (Сукачев, 1972, 1973, 1975), проте вона, як стан руху та хід розвитку, потребує подальшої теоретичної розробки, стосовно складу, будови та зв'язків.

На основі загальнонаукової методології та часткової формалізації можна узагальнено описати відмінні риси динаміки біогеоценозів щодо його стану руху та ходу розвитку.

Склад, будова, зв'язки є дискретні, специфічні за своєю природою, рухомі в часові підсистеми біогеоценозу, що можуть бути неформалізовано та формалізовано описані на основі принципу деталізації компонентів біогеоценозу (Травлев, 1973) та відповідної символіки. Стан ми розглядаємо як певний, фіксований момент існування будь-якого явища чи процесу. Стани руху складу, будови, зв'язків елементів і компонентів біогеоценозу, як явища, та хід їхнього розвитку, як процеси, екологічно та ценотично зумовлені, взаємопов'язані, в дискретності та інтегративності, залежностями від суб'єктно-об'єктних, мас-енергетичної та інформаційних ємностей біогеоценозу.

В теорії структури біогеоценозу (склад, будова, зв'язки) ми обмежуємося його біотичною підсистемою, тобто біоценозом, як множинною сукупністю організмів різних царств живої природи та абстрагуємося від його біокосної складової — еко- чи біотопу. Приймаючи до уваги достатню неопрацьованість популяційного аналізу в біоценозах, ми в якості компонентів складу визначаємо популяції різних видів, а організми, що їх складають, виділяємо в якості елементів, відволікаючись від їхньої унітарної чи модулярної природи за Дж. Бігоном (1989).

Кожен біогеоценоз знаходиться на тому чи іншому етапі сукцесійності, тобто докорінних перетворень у наближенні до більш або менш стабільного періоду свого існування. Це визначає рухи станів складу, будови, зв'язків і хід їхнього розвитку на етапах змін, які мають місце у біоценозі. Ці стани та хід розвитку є адаптивними щодо загального біогеоценотичного середовища, тобто всіх явищ і процесів, які проходять у біогеоценозі. Вони є дискретними, нестабільними, теоретично, ймовірно статичними, невпорядкованими, переривчастими, асинхронними щодо елементів і компонентів, спрощувальними, ускладнювальними, можуть мати різну швидкість, ємність залучених у рух і змін елементів, компонентів, супроводжуватися втратами від смертності та еміграцій, поповненням від імміграцій, розмноження, занесення з сусідніх біогеоценозів, зміною співвідношень елементів і компонентів, таксономічних і екоморфічних спектрів, появою адаптивних і неадаптивних модифікацій складу та морфозів, зумовлених ектопічним і біотичним відборами, усуненням ценотично нетолерантних форм.

Склад біоценозу є дискретною, відчленованою, певним чином, організованою в будові, функціях і зв'язках, динамічною, різнорівневою сукупністю взаємоіснуючих організмів різних царств живої природи. Він є різноякісним, різнокількісним і різнооб'ємним у елементах і компонентах, з різною їхньою генеративною здатністю, тривалістю життя, життєздатністю, життєвістю, різними втратами та поповненням. Склад визначається структурно, функціонально, ценотично нерівноцінними організмами різних царств живої природи. Ємність складу характеризується чисельністю його елементів і компонентів.

Формування складу та його переформування пов'язані з процесами подолання: 1) екологічних бар'єрів у вигляді факторів, які визначають екологію і є сутнісно важливими для видів, які проникають у його простір; 2) біотичного опору, що спричиняють види, що вже вселилися чи вселяються в процесі своїх взаємодій. Склад біогеоценозу розвивається хаотично на основі різних форм занесення діаспор і живих організмів. Цей хаотизм визначає розвиток внутрішньовидових і міжвидових взаємовідносин організмів різних царств живої природи.

Стан руху складу зумовлений його елементно-компонентною структурованістю, якісною різноманітністю, специфічністю, його чисельністю, співвідношенням кількостей елементів і компонентів, різних за природою, типами та зовнішніми впливами. Стани руху складу можуть відрізнятися тривалістю, різними якісними та кількісними характеристиками компонентів і елементів. Кожний, певний стан руху складу є часовим виразом існування біогеоценозу на тому чи іншому відрізку часу. Всі елементи різних царств природи в біогеоценозах взаємодіють між собою, тобто вони мають різні типи та форми прямих і опосередкованих зв'язків. На основі складу формується та змінюється будова й зв'язки в біогеоценозі. Йому властиві самозбереження, самопідтримання внаслідок самовідтворення компонентів і елементів при розмноженні.

Специфічні особливості (ознаки та властивості) складу спричиняють розбіжності в поведінці (рухах, розвитку) елементів і компонентів самі по-різному модифікуються в часові. Він, у рухові, відзначається поповненням, збідненням, випаданням, переформуванням співвідношень елементів і компонентів, приростанням чи зменшенням видового та екоморфичного різноманіття, коливальними змінами чисельності та біомаси в межах різних таксонів царств живої природи.

Стан руху складу характеризується: 1) особливостями його ознак і властивостей; 2) співвідношенням видів і екоморф; 3) розмірами

таксономічних і екоморфічних спектрів; 4) екоморфічними ємностями таксонів, таксономічними фондами екоморф; 5) зумовленістю інтегральної реакції складових на внутрішньо- та зовнішньоеценотичні явища та процеси. Різні елементи та компоненти рухаються специфічно, невпорядковано, ланцюжно та різнооб'ємно захоплюючи інших на основі взаємозв'язків і залежностей. Вони якісно, кількісно змінюється на різних етапах саморозвитку біогеоценозу та ініційованих зовнішніми чинниками змін. З позицій загальної методології стани руху складу, як цілого так і дискретної сукупності тіл, можна розмежувати. Якісно, як ціле, біогеоценоз змінює просторову (об'ємну) конфігурацію свого тіла, як відчленованої від інших подібних, структурно-функціональної одиниці диференційованості біогеоценотичного покриву певної ґрунтово-кліматичної зони. Кількісно змінюється загальна ємність елементів і компонентів, яка виражена їхньою чисельністю, мас-енергетичними та інформаційними показниками. Як дискретна сукупність склад якісно реагує: 1) змінами конфігурацій і композицій своїх тіл; 2) кількісними розходженнями в рухові природно близьких, віддалених, специфічних і неспецифічних компонентів і елементів.

Для розвитку складу характерними є системність, паралелізм, оборотність і необоротність змін, протилежні тенденції в ході елементів і компонентів, залежно від фази, стадії становлення та існування біогеоценозу. Хід розвитку складу визначається проміжними станами його руху в часові. Він є складним, дискретним, імовірнісним, хаотичним, багатозумовленим процесом, може бути переривчастим, виражатися перехідними стадіями та фазами різної швидкості, бути сповільненим, прискореним, асинхронним щодо елементів і компонентів, мати різну ємність залучених у рух елементів і компонентів різної природи.

Склад, у процесі свого саморозвитку, спрямований на відносну стабілізацію та збереження еценотично толерантних, функціонально урівноважених видів і форм різних царств живої природи. Тут має місце екоелементна диференційованість ценопопуляцій, їхня розчленованість за рівнями життєдіяльності та життєвості, усунення нетолерантних і розмноження толерантних форм у межах кожної ценопопуляцій. Склад сутнісно змінюється від початку свого формування до відносно стабільного стану. В дискретній ході розвитку складу сукцесії «відбирають» і зберігають види, що відповідають кожному стану (фазі, стадії) біогеоценозу: виявляються сукцесійно рухомі види, а також стено- та еврисукцесійні. Різні елементи та компоненти рухаються відповідно своїй специфічності.

Розвиток складу в часові забезпечує збереження взаємопов'язаних видів і форм у межах царства живої природи та між ними при їхній

екологічній близькості чи при відсутності її. Хід розвитку складу є послідовним перебігом явищ і процесів на основі кількісних і якісних змін у популяціях, внутрішньо та міжпопуляційних взаємодіях, впливу онтогенетичних життєдіяльних станів і біогеоценозу загалом. Це може виявлятися в локальній варіабельності на основі мозаїчності розташування елементів і компонентів різних царств живої природи.

Стан руху та хід розвитку складу спряжені в своїй сутності. Якщо стан руху відображає певні моменти в змінах складу, то хід розвитку характеризує послідовні етапи його перетворень, серед яких можна виділити переформування, прогресуючі (позитивні чи негативні для різних елементів і компонентів) відмінності, відповідно до плинності часу, в різних ознаках і властивостях. Хід розвитку окреслює певну послідовність перемінних станів складу, в якій вимальовуються їхня несхожість і розбіжності. Він включає також необоротні онтогенетичні зміни його елементів і співвідношення вікових груп. В ході розвитку складу має місце його диференціювання, занесення нових форм (ецевіс) і елізії існуючих форм, адаптації, міграції тощо. Перспективним, але проблематичним, є деталізація стану руху та ходу розвитку складу в межах кожного царства живої природи.

Таким чином доцільно узагальнення: 1) склад біогеоценозів у своїй множинності є дискретною сукупністю тіл живої природи, що функціонує як система з певними рівнями впорядкованості та невизначеності; 2) стан руху та хід розвитку складу біогеоценозу зумовлюється інтегральною реакцією його елементів і компонентів на внутрішньо-, зовнішньоценотичні явища та процеси.

7.2.2. Стан руху та хід розвитку будови

Зміни в будові та зв'язках біогеоценозів недостатньо з'ясовувалися. В подальшій теоретизації динаміки біогеоценозів можна звернутися, на перших етапах, до загальних рис плинності будови, зв'язків і, зокрема, до мало обговорюваних пояснень динаміки як стану руху та ходу розвитку. Будова біогеоценозу є його просторовим устроєм, який має розглядатися з позицій стереоекології, відповідно вкладеним у нього тілам організмів різних царств живої природи, та, насамперед, рослин, які складають основну конструкцію та статуру його тіла.

Елементи стереометричного підходу прослідковуються в фітоценології при вивченні вертикального розподілу фітомаси (Работнов, 1983) в надземній і підземній частинах. Горизонтальна будова біогеоценозу зображається вертикальними планіметричними проекціями складаю-

чих його тіл рослинних організмів на одноплощинну поверхню, а вертикальна — бічними проєкціями стратифікованого розташування рослин і їхніх частин за ярусами. Останнє для степової рослинності В. В. Альохін (1986) пропонував показувати методом вертикальних зарисовок.

Просторове тіло біогеоценозу утворене та заповнене тілами організмів різних царств живої природи, насамперед рослинних, і просторовими нішами між ними. Будова біогеоценозу є сукупністю фігур різних тіл живої природи з захопленими ними просторами та міжпросторовими нішами. **Тіло біогеоценозу є аморфною сутністю в кожен період його існування. Це визначається динамічністю складних, топографічних надземних та підземних поверхонь, внутрішньо- і міжорганізмними просторами рослин, як відповідними нішами неймовірно складної будови. Як дискретна сукупність просторових тіл своїх елементів, біогеоценоз калейдоскопічно мінливий у кожному зі станів свого руху в часові, відповідно до онтогенетичної та екологічної мінливості елементів.**

Кістяк, скелетну частину «архітектури» будь-якого біогеоценозу, створюють тіла рослин своїми надземними та підземними частинами. Для будови біогеоценозу характерним також є те, що: 1) вона являє собою інтегровану функцію складу та його взаємодій (з різними якісними та кількісними ефектами); 2) фізіономічно відзначається складом, станом, груповими та індивідуальними особливостями видів різних царств живої природи; 3) їй властиві горизонтальна та вертикальна членованість, які зумовлені абіотичним і біотичним середовищем; 4) її існування та зміни взаємозумовлені; 5) вона має складну об'ємну просторову конфігурацію та окреслюється межами вертикального та горизонтального поширення органів і частин рослин і, загалом, формою захопленого ними простору в період вегетації чи спокою; 6) ясність, щільність, трапляння, біомаса, розміри тіл організмів, насамперед рослин, залежать від умов формування, існування, функціонування та розвитку біогеоценозів. Відповідно до фіксованих станів, що змінюють один одного, ілюструючи хід її розвитку, такі функції будови як внутрішньо- та зовнішньосередовищевірні, захисні, обмінні, пропускні, відновлювальні, поглинальні змінюються, в різній мірі, з новими якісними ефектами, продуцьованими ними.

Композиції горизонтального розташування рослин різних видів складають основу просторової об'ємної, конструкції біогеоценозу. Вона може бути викреслена з локусами відповідного, постійного проживання

як рухомих (гнізда, лігва, нори), так і малорухомих тваринних видів (скупчення нірок, колонії гризунів).

Внутрішній простір біогеоценозу, на основі рослинного угруповання та інших компонентів і елементів біогеоценозу, є складно, хаотично організованим. Будова біогеоценозу формується як хаотичне поєднання тіл організмів різних царств живої природи, відповідно їхнім випадковим розміщенням, комбінуванню та композиціям. Така неупорядкованість у процесі розвитку біогеоценозу переформатується, характеризуючи рухомість хаосу, як невизначеної форми співжиття. Хаотизм є об'єктивним явищем, яке виникає закономірно на основі горизонтальної та вертикальної організованості рослинного угруповання, стійких і мінливих позицій рухомих і малорухомих інших організмів.

Стан руху будови біогеоценозу є динамічним, він, характеризується як процес його дискретності, різної зумовленості, непереривчастості, швидкості в перетвореннях. Він фіксується, одномоментно, взаємним розташуванням тіл організмів різних царств живої природи, тобто їхніми горизонтальними композиціями, поєднанням видів (комбінаціями) та відповідним вертикальним розташуванням частин або цілих тіл над поверхнею та під поверхнею ґрунту (субстрату). Рухомі форми організмів можуть займати в надземній частині позаярусні позиції, проте для малорухомих форм характерною є ярусна чи колоніальна організованість, як для окремих організмів так і для різних видів.

Стан руху будови відзначається: 1) невизначено великою множиною просторових тіл складаючих його елементів; 2) їхніми позиціями, рухомістю, переміщенням і змінами: а) просторового положення, що скривлюють реальну картину будови; б) розмірностей у лінійних і об'ємних одиницях; в) тіла самого біогеоценозу протягом сезонів року у тривало часових масштабах та складних топографічних поверхонь надземної та підземної частин і їхніх січінь; г) змінами тривалості існування; д) неоднаковою кількістю та типами розміщення елементів і компонентів; е) різною здатністю до руху об'ємів складаючих тіл, їхнього самовідтворення та відмирання.

Кожному стану руху будови біогеоценозу властиві певна тривалість, просторова масштабність і картина взаємного розташування тіл організмів різних царств живої природи, що його складають. Рослини можуть зберігати свої просторові положення, але мати варіації змін щодо своїх частин і органів. Враховуючи переміщення рухливих форм і зміни в масі та положенні тіла рослин у онтогенетичній і сезонній мінливості, кожен стан руху будови біогеоценозу можна вважати індивідуалізованим і специфічним. Стереометричне бачення біогеоценозу

дозволяє кожен стан руху будови розглядати як взаєморозташування його складаючих елементів у об'ємі всього тіла біогеоценозу, а саме тіло — як фіксовану ємність у момент оцінки стану.

Біогеоценоз є особливим просторовим тілом, якому притаманні різні рівні динамізму в якісних та кількісних співвідношеннях і залежностях його елементів, компонентів у вільних і заповнених ними просторах.

Кожен із станів руху будови біогеоценозу визначається певною насиченістю його простору тілами організмів різних царств живої природи, насамперед рослинних. Відносно нерухомі та рухливі тіла живих організмів займають певні позиції в просторі біогеоценозу, що характеризує стан руху будови в кожному момент її існування. Просторова будова біогеоценозу з «вписаними» чи «вкладеними» в неї тілами організмів має невизначену кількість просторових ніш різних форм і об'ємів, які не піддаються поки що описам та вимірам.

Стани руху будови є множинно мінливими в своїй багатофакторній і ценотичній обумовленості. В них прослідковуються різні комбінації та композиції просторового положення тіл організмів різних царств живої природи та, особливо, рослинних, деревних і чагарникових видів, у яких відносно статичними залишаються скелетні надземні та підземні частини при зупинці їхнього наростання.

Послідовність станів руху будови ілюструє хід розвитку. Він проявляється в: 1) взаємопроникненні тіл елементів, складаючих її; 2) формуванні специфічної архітекτονіки; 3) зміні візерунковатості, мозаїк, композицій у горизонтальному та вертикальному розчленуванні тіла біогеоценозу; 4) зміні загальної просторової організованості та форми тіла біогеоценозу, як цілого.

Хід розвитку будови також відзначається: 1) спрощенням, ускладненням, змінами комбінацій, композицій видів, наростанням і втратою біомаси; 2) взаємним стримуванням формування біомаси в процесі механічних, конкурентних і хімічних взаємодій рослинних, інших тіл; 3) блокуванням їхнього нестримного розростання та розмноження; 4) поетапними розбіжностями вертикальних січнь і горизонтальних композицій залежно від екологічної та онтогенетичної мінливості рослин; 5) змінами співвідношень існуючих, виникаючих у процесі розмноження, примножуваних від занесення, тіл живих організмів, зникаючих при відмиранні, що формують різні композиції та комбінації в просторі; 6) факторіально та ценотично зумовленою повторюваністю змін біомаси, різношвидкісними та сповільненими переходами від одного стану до іншого, нерівномірністю та асинхронністю розвитку складових. У ході розвитку будови має місце поповнення її складових за рахунок ецезису, розмноження, росту, змін об'єму усіх тіл і відмирання.

Скелетна основа будови тіла рослинних організмів (особливо деревних і чагарникових) у процесі вегетації, сезонних змін, або відносної зупинки життєдіяльності, змінюються в своїх об'ємах. Хід розвитку будови виявляється в змінах тіла самого біогеоценозу та складових його елементарних тіл різної геометричної форми. **Форми тіл організмів різних царств живої природи по різному структуровані, складені та мають певну функціональну, поки що мало з'ясовану, значущість.**

Рух будови, до відносних стабільності чи нестабільності, спрямований на таку певну узгодженість розташування рослинних тіл і їхніх частин, гніздових і норних колоній тварин, які не призводять до конфліктних ситуацій на основі різних форм конкуренції, телегонії, алелопатії тощо.

Відповідно сталого знаходження в біогеоценозах рухомих (гнізда, дупла, лігва, нори) та малорухомих тваринних видів (норні колонії гризунів) результати їхньої фабричної активності можуть бути чітко позначені в будові та змінюватися в процесах міграції, відтворення нових і уникнення старих місць поселень.

7.2.3. Стан руху та хід розвитку зв'язків

Різноманітні зв'язки організмів різних царств живої природи, в самих собі та між ними, формують сільову організованість біогеоценозу. Різні функціональна, ценотична значущість і результируюча ефективність виявлених і невиявлених зв'язків складно збалансовуються та регулюються в часовому перебігу за рахунок підсилення, послаблення, нейтралізації існуючих, виникнення нових, у тому числі, нез'ясованих. У цей час існує практична неможливість виявлення всіх зв'язків організмів різних царств живої природи в біогеоценотичних і міжбіогеоценотичних масштабах.

Діяльність живих організмів є сутнісною в різних формах і проявах динаміки біогеоценозів. Живі організми можуть спричиняти біогенні флюктуації та сукцесії за рахунок їхніх (своїх) взаємовідносин, розмноження, еволюції при багатofакторній зумовленості. Ч. Елтон (1960) описує зміни біогеоценозів на основі нестримного розмноження (екологічний вибух) і поширення (нашествя) різних популяцій живих організмів, які можуть мати мікробо-, міко-, фіто-, зоогенний характер. На фіто- та зоогенні сукцесії внаслідок розмноження рослин, фіто- та зоофагів звертали увагу М. В. Марков (1962), Б. О. Биков (1957), О. П. Шенніков (1964), Т. О. Работнов (1983) та В. М. Сукачов (1978).

Крім того, всі біогенні сукцесії недостатньо теоретично опрацьовані, практично та експериментально вивчені, особливо аделопатичні (Гродзинський, 1973).

Взаємозв'язки в біогеоценозах і їхня сукцесійна значущість недостатньо з'ясовані в усій своїй можливій множинності, проте їхні особливості потребують подальших досліджень і теоретичного осмислення. В загально-науковому розумінні зв'язок (Ожегов, 1988) є відношенням взаємної залежності, єдності, зумовленості. З позиції загальної теорії взаємодій (Чернобривенко, 1956) такі відношення можуть бути однобічними чи взагалі відсутніми внаслідок взаємного чи однобічного нейтралізму.

Системним зв'язкам організмів різних царств живої природи, в них самих і між ними, притаманні: об'єктивна складність і невизначеність у багатьох деталях, які зумовлені мірою доступності їхнього встановлення, відповідно рівня біогеоценологічних досліджень.

Зв'язки організмів характеризують явища та процеси однобічного та взаємного, прямого чи непрямого, впливу та відповідного реагування, вони можуть бути усталеними, усталено динамічними, періодичними, переривчастими. Сіті зв'язків відзначаються наявністю чи відсутністю певних ланок і ланцюгів впливів і реакцій. Сіті взаємозумовленого існування організмів, біохімічні, трофічні та, можливо, інші є об'ємними стереоморфічними, а не планіметричними фігурами, утвореннями невизначеної просторової конфігурації зі складними зовнішніми та внутрішніми топографічними поверхнями.

З позицій теоретичного підходу (теорії) невизначена множинність зв'язків організмів різних царств живої природи в біогеоценозах є об'єктивною реальністю, що прослідковується на різних етапах їхнього формування та організованості. Так, зв'язки багатофакторно, в тому числі в самих собі, зумовлені, можуть описуватися різними формами антибіозу, симбіозу в широкому розумінні, та нейтралізмом.

Система зв'язків у біогеоценозах визначається на основі його складу та будови, як цілісного просторового тіла, що вміщує тіла організмів різних царств живої природи в їхніх складних співвідношеннях і залежностях. У середині кожного царства, та між ними, зв'язки є множинними, непрямими, складно опосередкованими, нез'ясованими та невизначеними в своїх проявах або без них.

В усталених природних біогеоценозах, при відносній стабільності чи в перетвореннях, існують зонально виявлені та вивірені гармонійність, урівноваженість складу організмів різних царств живої природи з їхньою біорізноманітністю, чисельністю та біомасою на основі

множинності зв'язків цих організмів між собою та з біогеоценотичним середовищем загалом. Зв'язки формуються та видозмінюються, випадають, нейтралізуються, підсилюються, помножуються. Встановлені та, можливо, ще невиявлені типи та форми зв'язків організмів у межах одного царства живої природи та між ними, описуються одно-, дво-, багатьма взаємними чи не взаємними позитивними, негативними ефектами та нейтралізмом при складній факторіальній (включаючи їх самих) обумовленості, в складних комбінаціях і динамізмі.

Зв'язки організмів різних царств живої природи, між собою і в межах них, відзначаються малоз'ясованою, по різному ототожнюваною множинністю. Їхня невизначеність є нормою існування біогеоценозу. В межах кожного царства зв'язки організмів є специфічними стосовно певних видів або їхніх груп. Загалом зв'язки є багатоманітними, різної інформаційної та мас-енергетичної ємності, різної напруженості. Функціональну, екологічну значущість мають зв'язки екологічно та таксономічно близьких форм. Проблематично розглядати, наприклад, зв'язки калембол, енхетрийд чи фітонематод ґрунту з іржастими грибами на листках дерев і чагарників або зі співочими птахами. В множинностях зв'язків можна виявляти як суттєві, так і несуттєві. Урівноваженість позитивних, негативних ефектів у взаєминах двох видів може досягатися за рахунок інших видів, які можуть нейтралізувати чи компенсувати негативні реакції та погіршення життєдіяльності взаємодіючих форм.

Узагальненими особливостями зв'язків організмів, у межах певного царства живої природи чи між ними, є багатofакторна зумовленість, багатобічність, багатоступінчастість, багатоканальність, складність, дискретність, видова специфічність, вибірковість і невибірковість дії та реакцій, напруженість, динамізм, паралелізм, переривчастість, зворотність або відсутність реагування, накладання та накопичення впливів, наростання впливів, антагонізм і синергізм впливів, нейтралізм, адаптації, мінливість, розвиток. Такі форми біохімічного взаємовпливу та реакцій рослин як стимуляція, пригнічення, нейтралізм у якісній статичності можуть поєднуватися в 9 комбінаціях (Чернобривенко, 1956), а при точно невизначених кількісних впливах у 12 комбінаціях (Урманцев, 1966). Форми впливів і реакцій, крім стабільних (статичних, постійних), можуть бути динамічними, переходити одна в іншу протягом однієї чи більшого числа фаз. В модельних дослідях з взаємовпливу насіння культурних рослин, які можуть імітувати біохімічні взаємодії рослин ми виявили (Шанда, 1971) такі

форми впливів і реакцій як: 1) підсилення стимуляції; 2) постійна стимуляція; 3) послаблення стимуляції; 4) перехід стимуляції у відсутність впливу; 5) перехід стимуляції в пригнічення; 6) постійне пригнічення; 7) підсилення пригнічення; 8) послаблення пригнічення; 9) перехід пригнічення у відсутність впливу; 10) перехід пригнічення в стимуляцію; 11) постійна відсутність впливу; 12) перехід відсутності впливу в стимуляцію; 13) перехід відсутності впливу в пригнічення. Число комбінацій таких впливів і реакцій у взаємозв'язках двох видів сягає 169. Коли враховувати двофазні переходи форм впливів і реакцій, як, наприклад, перехід стимуляції в пригнічення, яке можливе тільки через фазу відсутності впливу, то число комбінацій у взаємовпливах двох видів значно зростає (табл. 7.2.3.1).

Рух і хід розвитку зв'язків у біогеоценозах ідуть від неупорядкованості до впорядкованості. Вони закріплені в своїх основних типах, формах, динаміці. Стан руху зв'язків безпосередньо фіксується за їхньою результативністю, динамічністю, усталеністю. Він відображає фіксовані, протягом певного часу, їхні типи, форми, число задіяних видів, напруженість, функціональну значущість у певний момент ходу його розвитку. Стан руху зв'язків сповнений постійних, якісних видозмін за рахунок змін складу, чисельності, життєвості, життєдіяльності взаємних видів.

Рух зв'язків і хід їхнього розвитку залежить, насамперед, від змін складу, ходу його розвитку, а також від зрушень у будові. Один і той же організм функціонально, багатобічно пов'язаний з іншими. Середовищеві функції організмів визначаються не тільки формуванням біотичного середовища, як системи зв'язків, але й біогенного, біокосного в процесі життя та посмертного розкладання за рахунок виділення речовин і їхніх перетворень. Однією з універсальних форм активності організмів є як прижиттєве, так і посмертне виділення ними речовини. Цим речовинам притаманна поліфункціональна значущість у біогеоценозах і поза ними. Біохімічні зв'язки організмів у живій природі розглядаються як рух речовин, енергії та інформації (Чернобривенко, Шанда, 1970), при цьому передача інформації може навіть мати матеріальний вираз у вигляді руху нуклеїнових кислот при різних формах трансгенозу (фагова інфекція, трансформація, трансдукція, сексдукція тощо).

Рухомість зв'язків визначається станами руху та ходою розвитку складу біогеоценозу. Він проявляється в скривленні сіток взаємозумовленого існування за рахунок зміни їхньої напруженості, послаблення, підсилення, ускладнення трофічних і біохімічних ланцюгів, появи нових ланцюгів у межах сіткової організованості.

Особливості комбінування взаємовпливів двох видів рослин

| Форми впливу | Комбінації форм впливів | | | | | | | | | | | | |
|--|-------------------------|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
| | a | b | c | d | e | f | g | h | i | j | k | l | m |
| Підсилення стимуляції (a) | aa | | | | | | | | | | | | |
| Постійна стимуляція (b) | ab | bb | | | | | | | | | | | |
| Послаблена стимуляція (c) | ac | bc | cc | | | | | | | | | | |
| Перехід стимуляції у відсутність впливу (d) | ad | bd | cd | dd | | | | | | | | | |
| Перехід стимуляції в пригнічення (e) | ae | be | ce | de | ee | | | | | | | | |
| Підсилення пригнічення (f) | af | bf | cf | df | ef | ff | | | | | | | |
| Постійне пригнічення (g) | ag | bg | cg | dg | eg | fg | gg | | | | | | |
| Послаблене пригнічення (h) | ah | bh | ch | dh | eh | fh | gh | hh | | | | | |
| Перехід пригнічення у відсутність впливу (i) | ai | bi | ci | di | ei | fi | gi | hi | ii | | | | |
| Перехід пригнічення в стимуляцію (j) | aj | bj | cj | dj | ej | fj | gj | hj | ij | jj | | | |
| Відсутність впливу (k) | ak | bk | ck | dk | ek | fk | gk | hk | ik | jk | kk | | |
| Перехід відсутності в пригнічення (l) | al | bl | cl | dl | el | fl | gl | hl | il | jl | kl | ll | |
| Перехід відсутності впливу в стимуляцію (m) | am | bm | cm | dm | em | fm | gm | hm | im | jm | km | lm | mm |

Стан руху зв'язків може розглядатися як одномоментно фіксована картина того чи іншого явища та процесу. Стани, що послідовно змінюють один одного, ілюструють хід розвитку. Стан руху зв'язків є екзо- та ендогенно зумовленим і характеризується їхньою різною напруженістю, наближеннями до критичних меж, за якими починається розлад функцій і активності. Він визначається також їхніми дискретністю, складними переплетіннями, специфічністю, неспецифічністю впливів і реакцій, оборотністю та необоротністю результативності та наслідків.

На фоні багатofакторної зумовленості йде постійне переформатування зв'язків за їхніми параметрами, силою, напруженістю, з появою, розвитком і закріпленням нових і підкріпленням існуючих, з випаданням і втратою значущості інших.

Тривало біжучий процес руху складу визначає появу, відміну чи закріплення зв'язків, які виникли. Хід їхнього розвитку є взаємозалежним та взаємозумовленим. Рух складу, як дискретної сутності, пов'язаний зі змінами біологічного (видового, екологічного) різноманіття, чисельності та біомаси в межах тих або інших видів. Це спричиняє зміни в системі зв'язків, появу нових, зникнення фрагментів ланцюгів, перебудови сітьової системи зв'язків. Зв'язки — це взаємні, одно- чи багатобічні впливи та їхні реакції в співіснуванні видів у просторі та часові. Хід розвитку зв'язків: 1) проявляється у їхніх змінах, сили впливу, напруження, реакцій та множинності на фоні руху складу; 2) характеризується вихідною невпорядкованістю, як при формуючому (від перших етапів становлення біогеоценозу), так і при перебудовчому (від збурення, порушення існуючого біогеоценозу) сингенезі. Така невпорядкованість зв'язків властива всім етапам (фазам, стадіям) і наближена до стабілізації складу біогеоценозу. Хвилі чи потоки змін (збільшення, збіднення) видового складу зумовлюють формування та переформування зв'язків організмів. паралелізм ецезису та елізій спричиняють нестабільність зв'язків. Хаотизм складу біогеоценозу, під час його розвитку, зумовлює відповідну нестійкість зв'язків.

Стан руху та хід розвитку зв'язків у біогеоценозі залежить від станів руху складу, будови та ходу їхнього розвитку. Це виявляється в картинах особливостей, виявлених і невиявлених типів і форм взаємодій.

Отже: 1) зв'язки організмів є сутнісними в усіх формах і проявах динаміки біогеоценозів; 2) аналіз стану руху та ходу розвитку зв'язків може реалізуватися з позицій загальнонаукової методології; 3) перспективним і проблематичним є суміщення описів рухів і ходів розвитку складу, будови та зв'язків біогеоценозу.

ЧАСТИНА 8. ПРОБЛЕМАТИКА ОХОРОНИ ПРИРОДИ

8.1. Загальні, соціальні, освітянські, психологічні аспекти охорони природи

Багатогранність і об'ємність проблематики охорони неживої та живої природи теоретично осмислюється з різних позицій наукового бачення світу. Розв'язання невідкладних природоохоронних проблем ускладнюється недостатністю їхнього екологічного обґрунтування та економічних можливостей при різній соціальній і політичній обумовленості. Охорона природного середовища є: 1) суттєвою частиною комплексного вчення про довкілля к енвайронментології (Реймерс, 1990; Ситник, Вассер, 1996); 2) особливою областю знань, яка поєднує науки про живу та неживу природу, людину та суспільство, техніку та технології. Вона по різному модифікувалася в своїх визначеннях (Лаптев, 1975) як натурсоціологія, соціоекологія, геоєкологія, геотехнологія, природокористування, ноологія, геологія соціосфери, соціологія та созіологія. Остання є комплексним вивченням суспільства та природи для її захисту.

І. П. Лаптев (1975) вважав созіологію основою теорії охорони природи, котра в своєму складі має вчення про взаємозв'язки та взаємозумовленість елементів природи, соціальний обмін речовини та енергії, антропні фактори, об'єктивні негативні зміни в природі, природні ресурси, принципи та реалізацію природоохоронних заходів.

Загальна проблематика охорони природи включає: 1) оцінки стану екологічних систем; 2) розширення та поглиблення екологічних досліджень; 3) екологічне та географічне прогнозування; 4) детальну екологічну експертизу технічних проектів будь яких змін усіх середовищ життя; 5) обґрунтування та реалізацію національних стратегій охорони довкілля відповідно локальним, регіональним і зональним умовам; 6) удосконалення правового забезпечення охорони довкілля; 7) міжнародне співробітництво; 8) перегляд принципів природокористування; 9) вдосконалення загальної та екологічної освіти; 10) підвищення культурного рівня суспільства.

Всесвітня стратегія охорони живої природи (Банников, 1979), котра розроблена та реалізується під егідою ООН, уже майже п'ятдесят років передбачає: відвернення вимирання всіх видів, збереження достатньо життєздатних популяцій кожного виду для забезпечення максимальної внутрішньовидової різноманітності, стабільного відтворення

на максимальному промисловому рівні видів, які мають економічне значення та які слід раціонально використовувати без підриву їхніх відтворювальних можливостей, а також охорону екосистемних процесів, необхідних для досягнення цих цілей. Проблема біологічного різноманіття має розглядатися не тільки в таксономічному (Пианка, 1981; Шеляг-Сосонко, Емельянов, 1997) чи в ценотичному, екосистемному, але й у широких еволюційному та екологічному підходах (Л. Второв, В. Второва, 1983).

У неоднакових, часто несумірних просторово-часових масштабах еволюції органічного світу на різних рівнях його організованості, таксономічної належності та розмірності елементів (від мікро- до мегавеличин) прослідковувалися різні зміни, спалахи та спади біорізноманіття, при яких виникали, розвивалися та зникали крупні таксони, таксономічні групи (Дуда, 1984; Расницын, 1990; Северцов, 1987; Соколов, Барсков, 1988; Мейен, 1988).

Невизначено велике таксономічне різноманіття форм життя, без врахування індивідуальної та екологічної мінливості, котрі виникли в процесі еволюції, було та залишається об'єктивно мінливою сутністю, з коливальним невпорядкованим характером прояву. Його рухомість у часах і в просторах геологічної історії Землі малоз'ясована, проте безперечно є складно зумовленою внутрішніми та зовнішніми факторами.

Сучасні зміни біорізноманіття можливо: 1) не мають тотального характеру, захоплюють частково певні рівні органічного світу, окремі таксони чи таксономічні групи; 2) супроводжуються зростанням екологічної та внутрішньотаксономічної мінливості, ускладненням проявів індивідуальних особливостей форм живого; 3) спалахи та спади біологічного різноманіття є об'єктивними, хвилеподібними, часово-різно-масштабними; 4) вони аб- чи адаптивно, тихо- чи номогенезисно, ди- чи конвергентно забезпечують стійкість життя; 5) фіксоване в сучасний період біорізноманіття відоме тільки на певних рівнях розмірностей; 6) зміни видової різноманітності можуть не корелювати чи корелювати з внутрішньовидовою; 7) має місце нерівномірність змін основних і нейтральних ознак; 8) відчутні зміни біологічного різноманіття є етапом еволюції життя, що об'єктивно націлений на нові зрушення (спалахи чи спади) в осяжних або неосяжних часових масштабах; 9) кожний рівень біологічного різноманіття (молекулярний, клітинний, організаційний, популяційний, видовий) відзначається сутнісними відмінностями таксономічного, генетичного та екологічного характеру; 10) таксономічна та екоморфічна різноманітність у різних царствах живої природи та на різних рівнях розмірностей, при тих чи інших коливаннях або від-

носною стабільності, можуть не корелювати; 11) збіги чи розбіжності змін складу організмів у різних рівнях і формах його дискретності є маловивченим, імовірнісним і осмисленим явищем.

Сутнісною є регуляція популяцій на основі їхніх ключових механізмів — трофічної бази та простору (ареалу). В теоріях екології та охорони довкілля закріплюються погляди на те, що потенціальна економічна значущість притаманна всім видам, крім їхніх рекреаційної, естетичної, емоціональної та етичної цінностей. Зміни складу, будови та взаємин в угрупованнях, нищення біогеоценозів, зведення рослинного покриву та ґрунтів, забруднення всіх середовищ життя, накопичення агентів забруднення в організмах, перенесення організмами агентів забруднення та концентрація їх в організмах мають прояви на всіх рівнях організованості органічного світу Землі (Яблоков, Остроумов, 1983; Яблоков, 1989). Вони стоять у спряженому ряді багатьох глобальних проблем сучасності та вимагають нового мислення, зосередження зусиль на розв'язання невідкладних, часткових і локальних проблем з перспективою широких регіональних, зональних і глобальних природоохоронних заходів у осяжному майбутньому.

Виділення та аналіз проблем і перспектив охорони довкілля є складним і невизначено об'ємним завданням багатьох наук. У теорії, методології та практиці охорони довкілля є багато неопрацьованих напрямів, накреслені деякі орієнтири та сформовані певні настанови, є нез'ясовані проблеми, глухі кути, в основному пов'язані з переоцінкою сучасних і осяжних, технічних можливостей людини. Явні та приховані, широкомасштабні негативні наслідки діяльності людини в довкіллі актуалізують, у суспільних діяльності та психології, невідкладність нейтралізації, компенсації різних порушень у неживій і живій природі, блокування, небажаного людини, їхнього розвитку та запобігання їм на основі науково обґрунтованих, екологічно доцільних і економічно ефективних стратегій.

Стратегії охорони довкілля мають бути націлені на довгострокову діяльність людини, котра має забезпечити збереження неминущих цінностей живої та неживої природи, охорону, раціональне використання та помноження її ресурсів, які можуть бути по-різному використані в сучасний період, осяжному чи віддаленому майбутньому. Компонентами таких стратегій є загальна теорія, принципи та методи природоохоронної діяльності, програми різних просторо-часових заходів її реалізації. Стратегія охорони довкілля як розгорнутий, певною мірою, план досягнення людиною тих чи інших цілей у охороні довкілля, що спрямовується на певні, сучасно визначені орієнтири та цілі, безпосе-

редньо не може бути жорстко детермінованою, коли врахувати рухомість ідеалів людини щодо стану та діяльності в довкіллі, її минулих, сучасних і перспективних потреб і можливостей. У основу стратегій охорони довкілля покладені: 1) визначення сучасного та прогнозованого, на різні періоди, стану всіх середовищ життя та біоти в конкретно визначених просторах, територіях, акваторіях або локусах регіону чи зони; 2) деталізовані оцінки стану довкілля; 3) формування підходів, принципів, цілей, завдань, програм, заходів стабілізації певних ландшафтів або їхніх ділянок; 4) встановлення шляхів використання та стимулювання відтворювальних сил природи та планів захисних, відновних, покращувальних заходів людини, на основі історичного та порівняльного вивчення сучасних зональних або біосферних еталонів природи Землі.

Стратегія штучного відтворення частково, значно порушених або зруйнованих природних ландшафтів, приведення їх у попередній природний стан є найбільш складною для теоретичного обґрунтування, практичних планування та реалізації проблемою, навіть при наявності достатніх вихідних якісних і кількісних описів, характеристик і засобів, у зв'язку з технічною та економічною недоцільністю чи неможливістю відтворити використані невідновні ресурси, ліквідувати крупні природні геоморфологічні зміни чи реалізовані гео-, техно-, гідро- та агротехнічні проекти, включаючи техно- та урбосистеми, котрі суттєво змінили та змінюють неживу та живу природу в глобально значущих масштабах. Незаперечна незворотність науково-технічного прогресу об'єктивно виводить багато цілей охорони довкілля на рівень ілюзорних у сучасний період і в осяжному майбутньому. Реальні, екологічно необхідні завдання охорони довкілля економічно обмежені в багатьох країнах, але в суспільній свідомості все більше стверджується розуміння того, що стратегії охорони довкілля є стратегіями виживання людини, забезпечення її існування на планеті. **З позицій широкого бачення стратегій охорони довкілля їх можна класифікувати за такими критеріями, як: спрямованість (А) — 1) охоронні, зберігаючі; 2) покращувальні, стимулюючі; 3) відновлювальні; 4) конструктивні; 5) перебудовчі, реконструктивні; сутність (В) — 1) адаптивні; 2) неадаптивні; провідні підходи (С) — 1) техноцентризм; 2) екоцентризм; обсяг (D) — 1) локальні; 2) мало-; 3) широкомасштабні; зосередження зусиль (Е) — 1) однокомпонентні; 2) малокомпонентні; 3) багатоконпонентні.**

Реалізація стратегій охорони довкілля, відповідно до комбінацій їхніх класів і підкласів, часових масштабів і меж досягнення тих

або інших результатів, вимагає широкого екологічного мислення, формування альтернативних теорій, побудови та апробації різнотипних моделей. У всіх стратегіях провідною та сучасною метою є збереження генофонду біосфери у вигляді її видової різноманітності з організмами, носіями унікальних генів. Ця мета забезпечується охороною всієї живої природи, особливо рідкісних і зникаючих видів, створенням різнотипних генобанків, біотехнологічним консервуванням статевих клітин, культивуванням клітин і тканин, пошуками можливостей штучного, часткового та повного відтворення генетичної інформації зниклих видів.

Діяльність людини, незважаючи на її індивідуальні, групові, суспільні суб'єктивні прояви та чинники є, протягом багатьох тисячоліть, таким об'єктивним планетарним фактором, який набуває все більшої вагомості завдяки розвитку техніки, технологій і, загалом, науково-технічного прогресу. Середовищевірні дії людини в доквітлі, котрі забезпечують її життєдіяльність, виживання, нестримне просування в просторах Землі, оптимальні умови матеріального та духовного розвитку змінювали та все більше змінюють неживу та живу природу. Людина, як елемент органічного світу, специфічно впливала та впливає на організми всіх царств живої природи, визначаючи особливий прояв спонтанного добору, збереження антропотолерантних форм організмів, які здатні утримувати свої екологічні позиції в порушених або перетворених людиною середовищах життя.

Антропотолерантність організмів є комплексом адаптацій до багатьох прямих і опосередкованих впливів людини, вона є складовою екологічного спектру кожного виду, об'єктивно зумовленою та складно відзначеною різними видоспецифічними екологічними валентностями. Це характеризує види з малою чи вузькою антропотолерантністю (стеноантропоєки, стеноантропобіонти) та з достатньою чи широкою антропотолерантністю (евриантропоєки, евриантропобіонти), та є вихідною передумовою визначення особливого класу екоморф — антропоєкоморф, які відзначаються специфічними ознаками та властивостями, котрі спонтанно, об'єктивно формуються чи створюються людиною, відповідно до її багатоманітних запитів і потреб, при використанні, культивуванні та селекції організмів.

Антропотолерантність організмів може: 1) бути комплексною, широкою та вузькою, вибірковою щодо певних або окремих антропних впливів; 2) осмислюватися на основі загальної теорії адаптацій і реакцій поліморфізму, гетерогенності популяцій (антропоєкоморфози, модифікації, мутації). В широкому еволюційному плані її слід

розглядати як явище та процес розвитку живої природи на фоні діяльності людини з різноманітними, наперед очікуваними, прогнозованими та непередбачуваними ефектами. Для видів, котрі здатні існувати та еволюціонувати під постійним впливом людини, загроза вимирання чи зникнення не є достатньо реальною чи прогнозованою. **Антропотолерантність** — це один з імовірних шляхів антропо зумовленої еволюції органічного світу. Проблема антропотолерантності є центральною у вихідних уявленнях про теорію зміненої природи.

Потужність, широкомасштабність та негативні наслідки змін неживої та живої природи людиною зумовили актуалізацію принципів екологічно свідомої поведінки людини в біосфері, ідей біосферосумісності людини, коеволюції людини та біосфери. Стратегії діяльності людини мають все більше вписуватися в природні саморегулятивні та самовідновні процеси живої природи. Адаптивне та самозберігаюче реагування органічного світу на діяльність людини є неоднозначним та багатоманітним, але тільки той чи інший рівень антропотолерантності забезпечує більшу чи меншу сталість у антропо зміненому середовищі. Напрями руху живої природи до все більшої антропотолерантності та спрямованість стратегій людини на збереження різноманітності живої природи, підтримання її відновних сил можуть бути виразом коеволюції в біосфері, коли функціонування природи та людини вкладаються в одне русло історичного розвитку. Реальність або ілюзорність таких уявлень поки що знаходяться за межами сучасного та осяжного наукового бачення.

Феноменологія оточуючого середовища окреслюється складним мереживом теоретичних і прикладних побудов багатьох наук про світ, суспільство та людину. Такі складові науки про довкілля як психологія середовища (Хейдметс, 1989) та економіка оточуючого середовища, безпосередньо пов'язані з проблемами екологізації масової свідомості, підвищенням загального культурного рівня суспільства, екологічною освітою (Антипенко, 1989; Герасимов, 1981; Киселев, 1990; Печчеї, 1980; Скворцов, 1989; Тулмин, 1984; Урсул, 1989; Фролов, 1983): тенденції-демократизації, гуманізації, гуманітаризації, екологізації різних рівнів загальної та спеціальної освіти взаємопроникають, у всіх їхніх сферах, і, безпосередньо визначають екологізацію суспільної психології.

Теорія екологічної освіти (сукупність принципів, ідей, узагальнень) та її філософія (сутність, загальні закони розвитку, методологія) мають значні паралелі та взаємопроникнення. Розширення полів бачення у

філософії та теорії екологічної освіти є опорою зрушень у організації та оновленні змісту всіх рівнів освіти з новими якісними ефектами гуманізації, екологізації в національній психології та суспільній свідомості. Екологічна освіта, як впорядкована та невпорядкована, загальна та спеціалізована, різнорівнева за ємностями, інформаційною та емоційно-мотиваційною зумовленістю, система поширення та сукупність знань і настанов, характеризує: 1) певні особистісні та масові, суспільні здобутки; 2) особливості професійної діяльності та громадської активності; 3) формування екологічних настанов у масовій свідомості та суспільній психології.

В теорії існування екологічної освіти відзначимо: 1) структурованість; 2) багатоелементність; 3) багатофакторну зумовленість; 4) неоднозначність факторів (головні, другорядні, малозначні, супутні, об'єктивні, суб'єктивні); 5) поліваріантність 6) поліцентризм; 7) альтернативність; 8) специфічність; 9) життєздатність; 10) адаптивність. У теорії розвитку екологічної освіти характерними є: 1) системність; 2) нерівномірний паралелізм; 3) необоротність.

В онтології екологічної освіти виділимо: I. Загальні проблеми: 1) складність, індивідуальну несумірність всіх якостей і властивостей людини, як біосоціальної істоти; 2) різноманітність проявів людських інтелектуальної та емоціональної діяльності; 3) глибоку специфіку, біологічну індивідуальність людини; II. Окремі психолого-педагогічні проблеми: 1) індивідуальне сприйняття навчальних і виховних впливів на різних фонах; 2) суперечності психічної діяльності людини.

Гносеологічними проблемами цього кола розробок ми вважаємо: 1) обмеженість знань про людину, про її потенціальні можливості; 2) незавершеність освітніх, навчальних і виховних систем; 3) недосконалість підходів, способів, засобів екологічних навчання та виховання; 4) недосягнення, на даному етапі розвитку наук про людину, надійних методів виявлення її визначальних індивідуальних особливостей, професійної придатності.

На основі осмислення розвитку екологічної освіти є можливим виділити її різні напрями, рівні, організаційні форми, системи та концепції. Визначальними концепціями екологічної освіти є такі: 1) ортодоксальна, справжня, суворо екологічна, котра окреслює певний об'єм екологічних знань для кожного рівня освіти а принципи, закони, методи, напрями розвитку екології, теоретичні та прикладні її аспекти; 2) природоохоронна, в межах якої: а) акцентуються екологічні основи охорони оточуючого середовища рослинного та тваринного світу, біосфери

загалом; б) дається достатньо широка інформація про наслідки діяльності людини та висвітлюються напрями, шляхи, способи оптимізації середовища; 3) психологічна, котра: а) окреслює психологічні, емоційні, етичні моральні аспекти взаємодії людини та природи; б) спрямована на спростування феноменів жорстокості, меркантилізму, бездумної поведінки людини в природі та в суспільстві; в) захоплює загальні проблеми гуманізму, з пропагандою ідей добра, гуманістичних настанов мислення, світосприйняття та діяльності в світі; г) безпосередньо націлена на формування творчих і гуманістичних настанов діяльності в природі; 4) інтегративна чи системна концепція є особливо сутнісною для сучасної екологічної освіти, поєднуючи в собі всі напрями та підходи ортодоксальної, природоохоронної, психологічної концепцій.

Всі ці концепції екологічної освіти практично втілюються в життя на різних рівнях загальної та спеціальної освіти на основі інформаційної та евристичної систем, але остання вимагає глибокого осмислення, витрат часу, значних зусиль, методологічного обґрунтування та розробки спеціальних методик.

Фундаментальні цілі екологічної освіти — екологічні мислення, свідомість, культура, етика, мораль, як особистісні та масові надбання, настанови діяльності, утворюють такий ряд категорій, які неальтернативно характеризують складність і особливості становлення біосферосумісності людини, її екологічно доцільної поведінки в природі, ефективного природокористування (Величковский, 1982; Вернадский, 1926, 1975, 1977; Вилюнас 1990; Витаньї, 1984; Депенчук, 1986; Фролов, 1983; Яблоков, 1989; Крисаченко, 1998).

Властива кожній епосі, система орієнтацій, світоглядних та ціннісних настанов, у наш час визначається екологізацією. Незважаючи на те, що екологічна культура поки що залишається поза полями зору істориків і теоретиків культури, а екологічна свідомість за межами бачення філософської антропології, зростає розуміння її як соціального та духовного елементу психології особистості. Вона охоплює аналіз особистості — почуття, самооцінку, самозбереження, самопізнання, самореалізацію.

Екологічна свідомість багатоваріантно визначається нами як: 1) форма суспільної свідомості; 2) індивідуальна позиція, що характеризує відношення людини до цінностей природи; 3) особлива форма сприйняття, осмислення явищ довкілля, котра визначає такі настанови діяльності людини, що не порушують або суттєво не змінюють природних об'єктів, явищ та процесів навколишнього середовища; 4) культурно-етичний пагін ноосферології, контури якого намічені

В. І. Вернадським або шлях до ноосфери; 5) міра досягнення та усвідомлення людиною свого місця в природі та настанов діяльності в ній; 6) форма рефлексії, що пов'язана з антропними перетвореннями довкілля; 7) особливе бачення світу, що визначає поведінку людини на основі наукового чи інтуїтивного розуміння всіх процесів і явищ на земній кулі; 8) таке сприйняття навколишнього середовища, коли людина в своїй діяльності керується відомими екологічними законами та принципами; 9) форма відповідального спрямування інтелектуального, психологічного стану та діяльності людини; 10) вияв необмежених можливостей людського пізнання; 11) шлях до симбіозу людини з біосферою чи вияв біосферосумісності людини; 12) розуміння дозволеного впливу на природу; 13) фактор виживання та пристосування людини чи спосіб забезпечити собі стійку екологічну нішу; 14) розвинена особливість екологічного спектру людини; 15) вираз екологічних потенцій людини; 16) усвідомлення людиною значення життя на сучасному етапі розвитку біосфери та суспільства; 17) розуміння людиною своєї залежності від природи.

Соціальними полями прояву екологічних свідомості та культури є буденна поведінка та психологія середовища, фундаментальна сутність яких у специфічній психології взаємодії людини та довкілля. Психологія середовища (Хейдметс, 1989) є гілкою психологічної науки, широкою галуззю знань, яка, в числі інших, включає екологічні й географічні гілки (розділи), де психологія досліджується методами спеціальних наук. Контури теорії й методології психології середовища недостатньо окреслені, проте вона є складовим комплексом дослідницьких напрямів, у яких визначаються важливі компоненти психології людини, на тлі різноманітних середовищ, явищ і процесів у них, включаючи буденну поведінку. Остання є такою частиною системи психології середовища, в якій відбиваються й реалізуються всі настанови екологічної культури. Складові повсякденної поведінки — побут, праця, відпочинок, розваги утворюють індивідуальні ланцюги соціального життя, об'єднання, взаємодія й переплетіння яких формує єдину мережу, котра покривається, інтегрується психологією середовища. Екологічний, індивідуальний контроль, осмислення кожного кроку особистості й суспільства є тією індивідуальною внутрішньою екологічною настановою, що через буденну психологію дає нові якості психології середовища.

Екологізація всіх форм суспільної свідомості, особливо науки та культури (Антипенко, 1989; Депенчук, 1986; Киселев, 1990), за нашого часу, стає тим імперативом, який визначає ставлення суспільства й окремої особи до природи. Екологічна культура все більше зміцнюється

в системі зростаючих ціннісних феноменів людської діяльності, як сукупність знань, переконань, особистісних настанов діяльності в природі на засадах екологічних принципів, Вона є динамічною системою, що розвивається, розширення меж і зміцнення якої в усіх сферах духовного життя безпосередньо визначає прогрес як окремої країни, так і людства загалом. Осмислення екології, в контексті культурологічного аналізу розвитку людства, відображає всі складності взаємодії людини й природи, культури й природи, актуалізує зв'язки екології й культури, як умови майбутнього людського існування на планеті. Біосферосумісність, тобто екологічна адаптація людини в біосфері, пов'язується з загальною екологічною культурою, екологічними свідомістю й мисленням. Глибоке проникнення екологічної культури в духовний і матеріальний світ людини, а головне вияв її на рівнях психології середовища та звичайної, буденної психології є тією важливою сучасною проблемою, значущість якої ще не цілком усвідомлена людством. Психологію середовища ми вважаємо більш широкою ділянкою психологічної науки, ніж соціальну психологію. Остання, на наш погляд, в плані порушеної проблематики, суттєва, але менш визначальна в психології середовища, ніж екологічна психологія. Соціальна психологія включає вивчення закономірностей спілкування та взаємодії людей, міжособистісних стосунків, психологію особистості, психологічні характеристики соціальних груп. Це тривіальне розуміння дає достатньо підстав вважати звичайну, буденну психологію та психологію середовища соціальними полями, де формується та реалізується, як пролог людського майбутнього, екологічні свідомість і культура. Необхідно мати чітко визначені принципи та критерії вивчення екологічної культури, свідомості в буденній психології.

Практика досліджень психології середовища має: 1) бути побудована на диференційованому підході до різних демографічних, соціальних груп; 2) враховувати інтелектуальний, освітній рівень і духовний розвиток кожної групи людей. Вихідними основами широкої спрямованості досліджень буденної психології ми вважаємо: 1) загальнонаукову та міждисциплінарну методологію; 2) уявлення про безпосереднє переплетіння позицій різних психологічних досліджень екологічної, географічної, інтелектуальної психології, поля бачення яких від психології середовища ще недостатньо чітко відчленовані. Зауважимо, що таке відмежування, в ряді випадків, досить умовне. Вважаємо, що практичні дослідження психології середовища, тобто вивчення взаємозв'язків людини та довкілля пов'язані в значній мірі з виявленням та спростуванням феноменів бездумності, марнотратства, жорстокості,

догматичного антропо- та техноцентризму, що не вкладаються в сучасну, біосферну концепцію екології людини.

Вияви екологічних та антиекологічних модифікацій буденної поведінки є невід'ємною ланкою психології середовища. Цілепокладання таких практичних досліджень цього напрямку є необхідною умовою формування екологічної свідомості, екологічної культури. Проникнення екологічної свідомості на рівень ціннісної орієнтації та морального імперативу можливе через психологію середовища й звичайну буденну психологію. Вони є визначальними в існуванні людського суспільства, незважаючи на ще багато нерозв'язаних проблем їхнього становлення.

Серед проблем психології середовища, екологічних навчання та виховання, на різних рівнях загальної та спеціальної освіти, окремо виділимо феномен жорстокості. Весь комплекс характеристик, тлумачень і визначень цього поняття, не дивлячись на його велику складність і багатозначність, можна вважати сутнісною основою антропоцентризму в діяльності людини в природі, за яким короточасні потреби та інтереси людини спричиняють руйнування природних ландшафтів, забруднення всіх середовищ життя, зведення ґрунтів і біоти. Жорстокість є: 1) особливою формою негативної діяльності людини в суспільстві та довкіллі, котра відзначається свідомим або неусвідомленим нехтуванням принципами добра, етики, моралі, доброчинства, доброзичливості, альтруїзму; 2) тимчасовим чи довготривалим станом психіки людини, котрий визначає настанови крайньої нетерпимості, безжалісності, безсердечності, суворості в ставленні до соціального чи природного оточення; 3) прояви егоїзму та егоцентризму, нехтування чи несприймання, нерозуміння чужих особистісних проблем. Жорстокість можливо характеризує особливий розлад психіки, котрий обумовлений спадковими факторами чи обставинами індивідуального розвитку та соціального становлення людини. Як комплексне та складне поняття вона може проявлятися в соціальній і природній обстановці в таких формах: 1) абсолютній, суцільній щодо всіх об'єктів і суб'єктів; 2) обмеженій, відносно певних кіл об'єктів і суб'єктів; 3) специфічній, вибіркової відносно певних об'єктів і суб'єктів. Прояви жорстокості, злостивості та ненависті людини, за різних обставин, можуть обумовлюватися порушеннями або блокуванням особистісних домагань, станів комфортності та оптимальності.

Бездумна поведінка в природі, руйнування осередків неживої природи, нищення окремих або і багатьох видів, які супроводжували нестримне просування людини в просторах планети, включаючи великі географічні відкриття, подорожі, завоювання, підкорення народів і

земель, міграції народів, примітивні форми землеробства, мисливства, рибальства, безпосередньо чи в тій або іншій мірі визначалися феноменом жорстокості.

Зростання технічного забезпечення діяльності людини на планеті призвело до усвідомлення її ролі як нового геологічного фактору, культурної біогеохімічної енергії в біосфері (Вернадський, 1977) та до переоцінки цінностей, поглядів щодо примарності техногенезу, ілюзорності могутності людини, ідей коеволюції людини та природи, нових зрушень у соціальній психології.

Жорстокість, як аномалія особистісної психіки та соціальної психології, підтримувалась настановами сумновідомих філософії підкорення природи, панування над нею, нищення тварин, розорювання земель, вирубань лісів, руйнування ландшафтів. Культивування та пропаганда невизначено великої сили та потужності людини обернулося негативними наслідками в живій, неживій природі та в соціальному житті. Загрози вичерпання ресурсів планети, не дивлячись на їхню певну сумнівність, є також прямими наслідками феномену жорстокості.

Усвідомлення неживої та живої природи, як неминуючих людських і національних цінностей, вимагає зусиль науки, освіти, засобів масової інформації, спрямованості на оптимістичне бачення світу, діяльності в ньому, усунення негативних проявів індивідуальної та масової поведінки, формування екологічних культури, етики, моралі в широкому загалі.

8.2. Надзвичайні екологічні ситуації як об'єкти теорії техногенної біогеоценології

Аналіз надзвичайних екологічних ситуацій (НЕС) з позицій теорій існування, адаптацій, розвитку дозволив виділити їхні характерні особливості, показати можливості класифікацій на основі комбінацій порушень середовищ життя та біоти.

В обґрунтуванні вчення про НЕС, як гілки сучасної біогеоценології, в спробі започаткування теорію НЕС та окреслення її контурів, ми покладаємося на фундаментальну екологію, загальну біогеоценологію та на такі наукові розробки, що можуть бути використані як настанови чи схеми тих або інших теоретичних міркувань вихідних позицій опису та планування практичних досліджень і оптимізуючої діяльності людини (Степин, 1976; Василевич, 1983; Миркин, Розенберг, 1983; Баженов, 1984; Раджабов, 1982; Кураев, Лазарев, 1988; Реймерс, 1990).

Теорії природного розвитку та антропої нейтралізації, компенсації чи подолання НЕС у значній мірі переплітаються, проте їх необхідно

розчленувати. Спонтанні явища та процеси самовідновлення природи, як вияв гомеостатичних механізмів біогеоценотичного покриву, захоплюють контрольовані, регульовані, меліоровані людиною ділянки ландшафтів.

НЕС все більше актуалізуються в якості тих бід, які зазнає людство в сучасний період у зв'язку з негативними наслідками його діяльності. Вони мають стати об'єктами всебічного вивчення, полями пошуків і здійснення заходів оптимізації умов середовища для людини.

НЕС є такими феноменами сучасності, сутність і значення яких недостатньо усвідомлені та осмислені. За невизначеною до кінця значущістю, їх образно можна порівняти з айсбергами, глибоко зануреними у майбутнє. Не вдаючись в історію поняття НЕС, пов'язаного з негативними уявленнями про стан ландшафтів, відмітимо, що воно може тлумачитися по-різному, на основі своєї об'єктивної складності, великої ємкості та багатозначності. Слідуючи загальноприйнятому розумінню, визначимо такими варіантами сутність НЕС: 1) виключно несприятливі умови для людини, пов'язані з руйнуванням та забрудненням основних середовищ життя на різних за протяжністю та об'ємом ділянках сучасних ландшафтів; 2) об'єктивну, складну сукупність умов, для яких характерні просторово-часова різномасштабність, прогнозовані та непередбачені походження та розвиток; 3) несприятливий для людини стан середовища, що виходить за межі модифікацій чи необоротної мінливості зональних норм існування ландшафтів і основних типів екосистем; 4) стан середовища, що небезпечний для життя та спадковості людини; 5) несприятливі, катастрофічні зміни екологічних умов, які негативно діють на життєдіяльність людини, умови проживання, праці, відпочинку. Необхідним є також логічне застереження: надзвичайний збіг обставин (ситуація) може бути не тільки негативним, але й не очікувано позитивним.

У теорії існування НЕС виділимо такі положення: 1) несприятливі для людини екологічні ситуації не завжди є НЕС; 2) НЕС не є абсолютними для всіх форм живого, тобто екстремальні умови НЕС є відносними; 3) в комплексах факторів, які спричиняють НЕС, є головні, супутні, малозначні; 4) НЕС може бути одно-, дво- чи багатофакторно зумовленими; 5) НЕС формуються внаслідок багатопричинних змін ландшафту; 6) в НЕС проявляються індивідуальні групові, популяційні видові та біогеоценотичні потенції; 7) НЕС є фоном вияву поліморфізму популяцій, фактором інтенсивної елімінації нестійких, непристосованих форм; 8) у НЕС має місце накладання, синергізм, нейтралізація, інтеграція негативних і позитивних факторів; 9) НЕС є специфічними

системами з невизначеними параметрами факторів, проявами хаосу, сумативності, цілісності з розмитими та чіткими межами; 10) в НЕС є нез'ясовані явища та процеси реакцій організмів і біогеоценозів; 11) структура НЕС (склад, будова, взаємодії мають розглядатися з позицій теорій систем і адаптаціогенезу; 12) еколого-таксономічні спектри серійних рослинних угруповань відбивають просторову нерівнозначність НЕС; 13) інтегруюча дія факторів НЕС може мати заміщуюче значення; 14) сила дії факторів НЕС залежить від інтенсивності, насичення, концентрації.

Теорія існування НЕС включає також їхній аналіз, класифікацію. В загальній теорії аналізу НЕС основоположними є їхня структурність, багатоелементність, варіабельність, які визначаються порушеннями основних факторів та структур середовища життя, що складають екотоп чи фізико-географічну основу ландшафту.

В залежності від визначальної ролі різних факторів, явищ і процесів, критеріями типології НЕС мають бути: 1) походження: природне, природно-антропо, антропо-природне, антропо; 2) обсяг порушень: локальні, регіональні, зональні, державні, міждержавні; 3) природа факторів: абіотичні, біотичні, біогенні, біокосні, косні, антропні, техногенні; 4) число факторів: однофакторні, двофакторні, багатофакторні; 5) структура: суцільна, несуцільна; 6) прогнозування: непередбачені, передбачені; 7) тривалість: нетривалі, тривалі; 8) стан: нестабільні, стабільні; 9) розвиток: зростання, зменшення; 10) швидкість: мала, середня, висока; 11) характер: оборотні, необоротні; 12) контроль: неконтрольовані (спонтанні), контрольовані; 13) рівень контролю: мало контрольовані, середньо контрольовані, високо контрольовані; 14) відновлення: спонтанно-відновлювані, природно-антропо-відновлювані, антропо-природно-відновлювані, антропо-відновлювані.

Такі базові критерії та показники загальної типології визначають можливість існування більш одного мільйона типів НЕС і можуть бути віднесені до будь-якої складової частини біогеоценозу: атмосфери (А); гідрологічних умов, вод (В); ґрунтів, підґрунтів, загалом едатопу (Е) та компонентів біоти — рослинності (Р); тваринного світу (Т); грибів, мікокомплексів (Г); мікроорганізмів (М). Ці частини та компоненти за своїм станом при різних екологічних ситуаціях (ЕС) та НЕС можуть бути охарактеризовані (якісно градуйовані) за рівнями змін, порушень чи їхньою відсутністю таким чином: 0 — відсутність змін, 1 — слабкі, незначні зміни, 2 — помірні, 3 — сильні зміни, 4 — катастрофічні порушення, руйнування. Такий підхід відкриває можливості ординації ЕС та НЕС за станом, визначення їхніх різних класів, побудови періодичних таблиць ЕС та НЕС.

ЕС можна описувати такими формулами: природну (еталонну) — $A_0B_0E_0P_0T_0G_0M_0$ і крайню (катастрофічну) НЕС — $A_4B_4E_4P_4T_4G_4M_4$. Між ними лежать різні класи ЕС та НЕС. Теоретично загальна кількість класів залежить від комбінацій станів частин та компонентів біогеоценозів (А, В, Е, Р, Т, Г, М) без порушень (стан 0) та з порушеннями (стани 1, 2, 3, 4). Будь-який стан ЕС, коли одна з підсистем ландшафту має показники передкатастрофічних (3) і катастрофічних (4) змін, слід відносити до НЕС, тому що за таких умов можуть викликатися ланцюжні реакції розвитку НЕС.

Є різні підходи до оцінки та аналізу НЕС: 1) стан НЕС може визначатися тільки градієнтами 3 і 4 компонентів А, В, Е, які складають більшість різних ситуацій, але об'єктивно (є приклади) можуть існувати також глибокі зміни компонентів біоти (Р, Т, Г, М), котрі невідворотно приводять до НЕС, а кількість НЕС, з їхнім урахуванням, також зростає; 2) НЕС зумовлюють техногенні, антропні фактори.

В широкому розумінні НЕС має бути віднесена до будь-якої популяції, виду, біогеоценозу, екосистеми, ландшафту.

НЕС може бути пов'язана з відсутністю, руйнуванням чи такими порушеннями компонентів і елементів біоти, що можуть відігравати специфічну індикаторну, діагностуючу чи прогнозуючу роль. Зміни компонентів і елементів біоти можуть характеризуватися як збіднення, збагачення, перебудова, деградація чи руйнування.

Порушені нами фрагменти проблеми типології та ординації НЕС свідчать про їхню значну складність і специфічність. Їхнє розуміння є суттєво важливим на шляху до оцінки інформаційної ємкості, побудови кібернетичних та математичних моделей екологічних екстремумів, блок-схем сітьової структури НЕС.

У теорії реакцій НЕС ми виділяємо такі аспекти: 1) стійкість і зміни різних організмів на фоні НЕС не є абсолютними, вони можуть бути модифікаційними та спадковими, можуть мати місце преадаптації; 2) стійкість організмів і біогеоценозів є інтегративною; 3) в НЕС можуть включатися ланцюжні процеси як наростання, так і нейтралізації негативних змін у біоті.

Вихідні положення теорії розвитку НЕС описуються таким чином: 1) спонтанний розвиток будь-якої НЕС іде в напрямку її природної нейтралізації на основі домінуючої ролі біоти, в першу чергу рослинності; 2) цей розвиток є закономірним процесом, який може прогнозуватися; 3) відновлення природних біогеоценозів і природної ЕС має зональні закономірності; 4) порушення неконтрольованого розвитку НЕС можуть викликати зворотні sukcesії; 5) прогнозованим

результатом природної нейтралізації НЕС є зональний тип природних угруповань; 6) час відновлення природної рослинності залежить від глибини порушень, періоду природної нейтралізації агентів, які спричиняють НЕС і може визначатися десятками, сотнями, можливо, тисячами років; 7) всі НЕС виявляють тенденції довільного зменшення екстремумів.

Засновки теорії компенсації, нейтралізації НЕС ми визначаємо так: 1) антропогенна нейтралізація НЕС має бути адаптивною до зонального типу ландшафту; 2) антропогенне відновлення чи нейтралізація НЕС визначаються комплексами інженерно-технологічних і біологічних засобів і заходів; 3) компенсація, нейтралізація НЕС має бути багатофакторною; 4) форми санації та меліорації мають бути екологічно доцільними та економічно ефективними вписуватися в зональний тип відновлення природних біогеоценозів.

В кінцевому підсумку: 1) актуальним є створення засновків вчення про НЕС і загальної теорії НЕС; 2) необхідно накреслити елементи таких розділів, як описова екологія, аналітична екологія, кількісна екологія, динамічна екологія НЕС та інші, виділити техногенні, радіогенні та інші НЕС; 3) важливо зосередити зусилля на тих НЕС, які розвиваються чи прогнозуються; 4) треба будувати заходи нейтралізації та компенсації НЕС на комплексній основі — відповідно до наукових розробок і можливостей практики; 5) бажано створити екологічні центри вивчення локальних та регіональних НЕС.

8.3. Техногенна біогеоценологія та періодичні типологічні системи техногенних екотопів

Техногенна біогеоценологія (Травлев, 1989) є системою знань, яка розгортається у сучасний період, стосовно сутності формування, існування, функціонування та різних просторово-часових масштабів розвитку біогеоценозів у техногенному середовищі

Техногенезом О.Є. Ферсман (Баладин, 1982) назвав геохімічну діяльність людини, проте сфера цього поняття розширена (Глазковская, 1988; Лукашев, 1987; Перельман, 1989) та його зміст визначається сукупністю геохімічних, геологічних, геофізичних процесів, які зумовлюються діяльністю людини.

Техногенна біогеоценологія є органічно спряженою з техногенною екологією, що захоплює всю проблематику аут- і синекології організмів різних царств живої природи (насамперед, рослин), їхні реакції, адаптації, в перспективі їхню еволюцію, розвиток біогеоценозів на

фоні техногенезу, теорію та практику оптимізації стану організмів, нейтралізації та компенсації порушень у біогеоценозах.

В техногенній біогеоценології цілком логічним є використання підходів і поняттєвого апарату загальної екології (Сукачев, 1964; Бельгард, 1950) принципу деталізації компонентів біогеоценозу А. П. Травлеєва (1973) з відповідними модифікаціями. В першому наближенні доцільним є визначення техногенного біогеоценозу як двокомпонентної системи, котру складають техногенні екотоп і біоценоз. Техногенні екотопи формуються на фоні техногенної діяльності людини, інженерно-технічних і технологічних процесів різних виробництв, особливо чорної металургії, хімічної промисловості, паливно-енергетичного, нафтопереробних, цементних та військово-промислового комплексів, целюлозних або льонокомбінатів, промислового, дорожнього, цивільного будівництва, розробки корисних копалин, фабрик по збагаченню різних бідних руд, теплових (на різноманітній сировині) електростанцій, АЕС, тваринницьких комплексів, які своїми відходами забруднюють усі середовища життя.

Значне місце займають штучне рельєфоутворення та переміщення мас гірських порід (механогенез) при різних інженерно-геологічних заходах: 1) вибухові, наливні роботи, ущільнення ґрунтів, створення відвалів, обладнання фундаментів; 2) захисні заходи від абразії, денатурації, дефляції, ерозії, карстоутворення, суффузії. Геохімічно техногенез визначається видобутком хімічних елементів з природного середовища, перегрупуванням хімічних елементів, зміною хімічного складу сполук, створенням нових хімічних елементів і сполук, розсіюванням залучених у техногенез елементів у навколишньому середовищі, при цьому хімічні елементи та їхні сполуки, як викиди промислових підприємств, можуть реагувати між собою, ускладнювати загальну картину свого хімічного впливу.

Техногенні порушення всіх середовищ життя характеризуються широкими спектрами різноманітних змін, які мають різні наслідки в природних і штучно сформованих біогеоценозах. Накладання, інтеграція різних техногенних порушень природного середовища, штучне порушення геоморфології ускладнюють динамічну картину техногенних екотопів і необоротних змін у всіх їхніх компонентах.

Пило-димо-газове, аерозольне та інші забруднення в техногенних екотопах класифікуються як механічні, фізичні, хімічні, за своєю дією вони можуть бути: фонові, імпульсні (залпові), постійні, періодичні, катастрофічні, параметричні (що змінюють нормативні показники атмосфери та ґрунту), інгредієнтні (що вносять у екотоп нові хімічні сполуки, агенти техногенного забруднення).

Техногенні екотопи утворюються: 1) при зведенні ґрунтів; 2) підтопленні гарячими, стічними, шахтними водами, відходами технологічних процесів, насичення ними ґрунтів і вод; 3) створенні різного типу відвалів; 4) винесенні на земну поверхню гірських порід тощо, а також упродовж авто-, залізничних магістралей і ЛЕП.

Техногенні фактори загалом, і зокрема хімічні, атмосферні, мають різні концентрації, рівень інтенсивності, діапазон дії, форми, характер і напрями. Вони є динамічними, відзначаються ступенями шкідливих і гранично припустимих норм концентрації та поширенням у просторі, далеко від джерел викидів, утворюючи техногенні потоки та ореоли розсіювання, що осідають, накопичуються на поверхні рослин, ґрунтів (субстратів взагалі) та змінюють хід екологічних процесів. Техноаеротоп, як приземна атмосфера техноекотопу, є найбільш рухомим з його компонентів, залежний від сили та напрямку вітрів. Атмосферні забруднювачі — пил, дим, газы, аерозолі можуть створювати вологісні та фотохімічні смоги, реагувати між собою, по різному діяти на біоту та ґрунти. Вони можуть не тільки осідати, але й вмиватися опадами в рослини та ґрунти («кислотні» дощі). Відповідним чином скривлюються стани геліо-, термо-гігротопів у техногенних біогеоценозах. Продовжуючи екстраполяцію біогеоценологічних понять відзначимо, що техногенно порушені ґрунти (чи субстрати) є техноедафотопами, для яких характерними є великі різноманіття: це можуть бути зональні техногенно забруднені, по різному деградовані ґрунти (z), субстрати гірських порід, складованих у відвали: пухкі (g_1), скельні (l), або піщані (p) та урбоґрунти (u). Типологія техногенних екотопів є однією з теоретичних передумов оптимізуючих заходів, але вона не може бути універсальною, проте, будуватися на полікритеріальній основі.

Типологія техногенних біогеоценозів може бути створена на неформалізованих засадах з використанням типологічних ідей О. Л. Бельгарда (Травлев, 1999) і в формалізованому підході, як будувалася типологічна періодична система парцел аренних соснових лісів Присамар'я Дніпровського (Л. В. Шандя, 2006). Ми побудували один з варіантів типологічної періодичної системи техногенних екотопів з літофільними субстратами (L) для встановлення можливих їхніх типів за характером субстратів (що позначені вище), трофністю субстратів K (низькою — k_1 , середньою — k_2 , високою — k_3) і рівнями їхнього забруднення M (слабким — m_1 , помірним — m_2 , значним — m_3) на фоні таких рельєфних відмінностей, як пласка форма (a), горбиста (b), лощовинна (c), схили (d — Пд, e — ПдС, f — ПдЗ, g — Пн, h — ПнС, i — ПнЗ) (табл. 8.3.1).

Періодичні типологічні системи техногенних екотопів для інших субстратів і ґрунтів можна формувати подібним чином, крім цього можна створювати їх окремо для забрудненої атмосфери, чи комплексно для техногенного аеротопу та едафотопу з різними рівнями забруднення. Це також відкриває принциповий шлях для деталізації як усіх компонентів так і агентів забруднення в техногенних біогеоценозах.

Таблиця 8.3.1

Періодична типологічна система техногенних екотопів з літофільними субстратами (L)

| Рельєф | Трофість субстратів, К | | | | | | | | |
|----------|----------------------------------|---------------------------------|---------------------------------|---------------------------------|---------------------------------|---------------------------------|---------------------------------|---------------------------------|---------------------------------|
| | k ₁ | | | k ₂ | | | k ₃ | | |
| a | ak ₁ lm ₁ | ak ₁ lm ₂ | ak ₁ lm ₃ | ak ₂ lm ₁ | ak ₂ lm ₂ | ak ₂ lm ₃ | ak ₃ lm ₁ | ak ₃ lm ₂ | ak ₃ lm ₃ |
| b | bk ₁ lm ₁ | bk ₁ lm ₂ | bk ₁ lm ₃ | bk ₂ lm ₁ | bk ₂ lm ₂ | bk ₂ lm ₃ | bk ₃ lm ₁ | bk ₃ lm ₂ | bk ₃ lm ₃ |
| c | ck ₁ lm ₁ | ck ₁ lm ₂ | ck ₁ lm ₃ | ck ₂ lm ₁ | ck ₂ lm ₂ | ck ₂ lm ₃ | ck ₃ lm ₁ | ck ₃ lm ₂ | ck ₃ lm ₃ |
| d | dk ₁ lm ₁ | dk ₁ lm ₂ | dk ₁ lm ₃ | dk ₂ lm ₁ | dk ₂ lm ₂ | dk ₂ lm ₃ | dk ₃ lm ₁ | dk ₃ lm ₂ | dk ₃ lm ₃ |
| e | ek ₁ lm ₁ | ek ₁ lm ₂ | ek ₁ lm ₃ | ek ₂ lm ₁ | ek ₂ lm ₂ | ek ₂ lm ₃ | ek ₃ lm ₁ | ek ₃ lm ₂ | ek ₃ lm ₃ |
| f | fk ₁ lm ₁ | fk ₁ lm ₂ | fk ₁ lm ₃ | fk ₂ lm ₁ | fk ₂ lm ₂ | fk ₂ lm ₃ | fk ₃ lm ₁ | fk ₃ lm ₂ | fk ₃ lm ₃ |
| g | gk ₁ lm ₁ | gk ₁ lm ₂ | gk ₁ lm ₃ | gk ₂ lm ₁ | gk ₂ lm ₂ | gk ₂ lm ₃ | gk ₃ lm ₁ | gk ₃ lm ₂ | gk ₃ lm ₃ |
| h | hk ₁ lm ₁ | hk ₁ lm ₂ | hk ₁ lm ₃ | hk ₂ lm ₁ | hk ₂ lm ₂ | hk ₂ lm ₃ | hk ₃ lm ₁ | hk ₃ lm ₂ | hk ₃ lm ₃ |
| i | ik ₁ lm ₁ | ik ₁ lm ₂ | ik ₁ lm ₃ | ik ₂ lm ₁ | ik ₂ lm ₂ | ik ₂ lm ₃ | ik ₃ lm ₁ | ik ₃ lm ₂ | ik ₃ lm ₃ |
| | m₁ | m₂ | m₃ | m₁ | m₂ | m₃ | m₁ | m₂ | m₃ |
| | Забруднення субстратів, М | | | | | | | | |

Стан біоти в цих біогеоценозах, в основному, обмежений дослідженнями рослинності (Тарчевський, 1974; Травлеєв, 1989). Складний комплекс забруднюючих речовин і похідних їхнього реагування з леткими речовинами та транспіраційною вологою в техноаеротопах діє на аеропланктон, обмінні процеси між ним і техноедафотопом, фіксацію атмосферного нітрогену тощо.

Техногенні біогеоценози є специфічними системами організмів різних царств живої природи, серед яких утримуються здебільшого технотолерантні форми (здатні зберігати життєдіяльність в умовах різного техногенного навантаження). Це означає, що ці біогеоценози є полями відбору технотолерантних видів, окремих ценопопуляцій і екоелементів у різних клинальних залежностях при негативних

техногенних умовах. Формування техногенних біогеоценозів відзначається вихідною випадковістю комплектування складу та горизонтальних композицій будови техногенних фітоценозів, початковим подоланням техноекотопічних, а потім біотичних бар'єрів (опір) при заселенні. Екологічно в техногенних біогеоценозах біологічні види, в своїй стійкості, можуть утворювати певні ряди технотолерантності: від широкої (евритехноеки) до вузької, обмеженої певною мірою техногенного впливу (стенотехноеки) з різними переходами ніж ними. В техногенних біогеоценозах агенти хімічного, променевого, польового (електромагнітного, радіоактивного) напруження можуть діяти як модифікатори життєдіяльності (змінюючи габітус, окремі частини, органи рослин; викликаючи фізіолого-біохімічні зміни, денатурацію сполук у рослин) та мутагени. Морфози та фенокопії, як неспадкові зміни рослин, які імітують мутації по різному виявляються у морфогенезі, життєвих циклах, спричиняючи сукулентність, неотенію, карликовість, ксерофілізацію.

В техногенних екотопах у межах кожного рослинного виду, чи групи видів, можна виявити гомологічні ряди морфозів, тобто ця закономірність підпорядковується закону М. І. Вавилова. Разом з тим, неопрацьована проблема еволюційної ролі біогеоценозів набуває нових аспектів при встановленій мутагенній дії техногенних факторів (хімічних речовин, опромінь, полів), у тому числі таких, яких немає у природі, але є продуктами інтеграції техногенних. В ценопопуляціях техногенних фітоценозів мають місце зміни частот генів, генотипів, поява нових алелей (натиск мутацій).

Складні екологічні та мікроеволюційні явища в техногенних біогеоценозах поки що тільки починають розкриватися в їхній науковій картині з існуванням техногенного поліморфізму та техногенної генетичної різноманітності.

ПІСЛЯМОВА

Теоретизація була та залишається провідною тенденцією в розбудові біогеоценології як науки. Вона була спонукальним чинником наших пошуків і розробок з використанням принципів різного рівня осяжності та функціональності.

Осмислення та власне бачення сутності біогеоценозу дозволило нам сформулювати концепції біогеоценології, окреслити її різнорівневі загальні та спеціальні методологічні проблеми від онто- та гносеологічних до міждисциплінарних, визначити її напрями, диференційованість, осяжні та перспективні теоретичні проблеми, загальні функції біогеоценозу, особливості його організованості, структури та розвитку.

Принципи системності, дискретності, динамізму, адаптаціогенезу, невизначеності, доповняльності, деталізації, екстраполяції, аналогії, формалізації, аналізу та синтезу покривають усі поля наших пошукових розробок, неальтернативних визначень, типологічних побудов, формулювання суджень про сутність біогеоценологічних явищ і процесів. Цілком очевидна неповнота та незакінченість теоретичних побудов і фактологічних узагальнень у біогеоценології достатньо окреслюються принципом невизначеності. Це також стверджується в системності біогеоценозу з проявами хаосу, як системи з непізнаними та невизначеними закономірностями.

Слідуючи принципу доповняльності ми широко використали неальтернативні доповнюючі пояснення та визначення, більш повно описували всі прояви сутності біогеоценозів і їхніх складових, особливості функціонування адаптацій, динаміки. В теоріях організованості та структури висвітлили їхні особливості та форми з певною мірою паралелізму для поглиблення уявлень кожної з них зокрема.

Дискретність і формалізація з довільною, умовною символікою, при екстраполяції принципу структури періодичної системи елементів з хімії, дозволили побудувати типологічні періодичні системи в теоріях складу, будови, парцелярності, взаємовідносин організмів, функціонування, розвитку біогеоценозів, їхніх екоотопів, екологічних ніш на фоні різних етапів онтогенезу та станів життєдіяльності організмів.

Гравітаційний аспект біогеоценозу дозволив висловити положення про особливості плинності часу та онтогенезів, залежний від маси біогеоценозу, що зумовлено багатьма причинами.

Стереометричний підхід до самого біогеоценозу та складаючих організмів, як його елементів, визначив їхнє бачення, як особливих природних тіл складної просторової будови зі складними топографіч-

ними поверхнями та дозволив ввести особливий клас екоморф — стереоекоморфи.

В стереометрії екологічної ніші, як багатовимірному простору ми обґрунтували модель однопорожнинного гіперболоїду обертання, в якому відліки на вісях екологічних факторів і ресурсів ведуться не від нульової точки, а від довільно взятих.

В загальній теорії розвитку відмічений об'єктивно існуючий в природі, проте прихований зміст руху по спіралі, тому що спіраль у своїх витках може мати різні їхні параметри та мати розріджені та зближені ділянки. В спеціальній теорії розвитку були виділені сукцесійні системи двох типів, сукцесійний і ценопопуляційний аналізи серійних угруповань, форми синегензу, його особливості та закономірності.

Окреслення охорони природи ми відобразили її загальною всесвітньою стратегією, конкретним формами стратегій, феноменологією доквілля з психологічними та освітянськими аспектами, розкривши зміст теорії методології екологічної освіти та її напрямки. Питання прогресуючого техногенезу, як нестримного техногенного впливу на всі середовища життя були висвітлені в теорії техногенної біогеоценології з прикладами типологічних періодичних систем техногенних екотопів, особливостей надзвичайних екологічних ситуацій, їхньою структурою та оптимізаційних шляхів.

Весь комплекс охоплених нами розділів і відділів біогеоценології, є певною мірою, наближеним та далеко незавершеним у її загальній організованості, функціонуванні та безупинному русі до нових узагальнень, побудов, експериментальних розробок і впровадження в практику оптимізації біогеоценотичного покриву.

БІБЛІОГРАФІЯ

1. Аверьянов А. Н. Системное познание мира / А. Н. Аверьянов. – Москва: Политиздат, 1986. – 263 с.
2. Адамчик В. В. Новый словарь иностранных слов / В. В. Адамчик. – Минск: Современная литература, 2008. – 1088 с.
3. Акофф Р. Л. Системы, организация и междисциплинарные связи / Р. Л. Акофф // Исследования по общей теории систем. – Москва, 1969. – С. 143–159.
4. Александрова В. Д. Изучение смен растительного покрова / В. Д. Александрова // Полевая геоботаника. – Москва; Ленинград, 1964. – Т. 3. – С. 300–447.
5. Алехин В. В. Основные понятия и основные единицы в фитоценологии / В. В. Алехин // Советская ботаника. – 1935. – №5. – С. 21–34.
6. Алехин В. В. Теоретические проблемы фитоценологии и степоведения / В. В. Алехин. – Москва: МГУ, 1986. – 215 с.
7. Антипенко А. И. Экологическое сознание: предпосылки формирования и основное содержание / А. И. Антипенко // Человек: Философские аспекты сознания и деятельности. – Москва, 1989. – С. 152–162.
8. Арманд Д. Л. Наука о ландшафте: (Основы теории и логико-математические методы) / Д. Л. Арманд. – Москва: Мысль, 1975. – 288 с.
9. Афанасьев В. Г. Системность и общество / В. Г. Афанасьев. – Москва: Политиздат, 1980. – 369 с.
10. Бабьева И. П. Биология почв / И. П. Бабьева, Г. М. Зенова. – Москва: МГУ, 1989. – 336 с.
11. Баженов Л. В. Теория и опыт в научном познании / Л. В. Баженов // Теоретическое и эмпирическое в современном научном познании. – Москва, 1984. – С. 6–17.
12. Баландин Р. К. Область деятельности человека: техносфера / Р. К. Баландин. – Минск: Высш. школа, 1982. – 208 с.
13. Банников А. Г. Всемирная стратегия охраны природы и охрана животного мира / А. Г. Банников // Природа. – 1979. – № 5. – С. 24–28.
14. Барсков И. С. Современная палеонтология / И. С. Барсков. – Москва, 1988. – Т. 2. – С. 245–253.
15. Бахнов В. К. Методологические и методические аспекты почвоведения / В. К. Бахнов, Г. П. Гамзинов, В. Б. Ильин. – Новосибирск: Наука, 1988. – 168 с.

16. Бей-Биенко Г. Я. О районировании сельскохозяйственных культур по комплексам вредителей (на примере биоценоза пшеничного поля) / Г. Я. Бей-Биенко // Записки Ленинградского СХИ: новое изд.– Ленинград, 1939. – Вып. 3.– С. 123–134.
17. Бей-Биенко Г. Я. Общая энтомология. Учебник для университетов и сельхозвузов / Г. Я. Бей-Биенко. – Москва: Высшая школа, 1980. – 416 с.
18. Белова Н. А. Естественные леса и степные почвы / Н. А. Белова, А. П. Травлеев. – Днепропетровск: ДНУ, 1999. – 344 с.
19. Бельгард А. Л. Лесная растительность юго-востока Украины / А. Л. Бельгард. – Киев: КГУ, 1950.– 264 с.
20. Бельгард А. Л. К теории структуры искусственного лесного сообщества в степи / А. Л. Бельгард // Искусственные леса степной зоны Украины. – Харьков, 1960. – С. 17–32.
21. Бельгард А. Л. Степное лесоведение / А. Л. Бельгард – Москва: Лесная промышленность, 1971. – 336 с.
22. Бельгард А. Л. О пространственно-функциональной организации лесных биогеоценозов в степи / А. Л. Бельгард // Структурно-функциональные особенности естественных и искусственных биогеоценозов. – Днепропетровск, 1978. – С. 4–6.
23. Бельгард А. Л. Главнейшие итоги и очередные задачи в области исследований лесных биогеоценозов в степи / А. Л. Бельгард, А. П. Травлеев // Биогеоценология, антропогенные изменения растительного покрова и их прогнозирование. – Киев, 1978. – С. 4–5.
24. Берг Л. С. Труды по теории эволюции / Л. С. Берг. – Ленинград: Наука, 1977. – 387 с.
25. Бергман П. Загадка гравитации / П. Бергман. – Москва: Наука, 1969. – 216 с.
26. Бергаланфи Л. Общая теория систем – критический обзор / Л. Бергаланфи // Исследования по общей теории систем: Сборник переводов / Общ.ред. и вст. ст. В. Н. Садовского и Э. Г. Юдина. – Москва, 1969. – С. 23–82.
27. Бигон М. Экология / М. Бигон, Дж. Харпер, К. Таузенд; [пер. с англ. А. М. Гилярова]. – Москва: Мир, 1989. – Т. 1. – 667 с. Т. 2. – 477 с.
28. Билай В. И. Основы общей микологии / В. И. Билай. – Киев: Вища школа, 1980. – 360 с.
29. Блауберг И. В. Становление и сущность системного подхода / И. В. Блауберг.– Москва: Наука, 1973. – 270 с.

30. Блэк К. А. Растение и почва / К. А. Блэк. – Москва: Космос, 1973. – 503 с.
31. Борн М. Моя жизнь и взгляды / М. Борн; [пер. с англ. М. Арского и В. Белокопя]. – Москва: Прогресс, 1973. – 176 с.
32. Брайен М. Общественные насекомые: Экология и поведение / М. Брайен; [пер. с англ. Т. Сидоровой]. – Москва: Мир, 1986. – 400 с.
33. Бурда Р. И. Критические уровни антропогенной трансформации флор / Р. И. Бурда // Растения и промышленная среда. – Днепропетровск, 1990. – С. 7.
34. Быков Б. А. Геоботаника / Б. А. Быков. – Алма-Ата: АН КазССР, 1957. – 382 с.
35. Быков Б. А. Фитоценоз как саморегулирующаяся система / Б. А. Быков. – Алма-Ата: Вест. АН Каз.ССР 1987. – С. 29–37.
36. Быков Б. А. Экологический словарь / Б. А. Быков. – Алма-Ата: Наука, 1988. – 246 с.
37. Бяллович Ю. П. К теории фитокультурных ландшафтов / Ю. П. Бяллович // Изв. Гос. географического общества. – 1939. – № 4–5. – С. 559–587.
38. Бяллович Ю. П. Биогеоценологические основания теории систем лесов / Ю. П. Бяллович // Проблемы биогеоценологии. – Москва, 1973. – С. 47–53.
39. Бяллович Ю. П. Биогеоценологические горизонты / Ю. П. Бяллович // Труды Московск. общества испытателей природы. Отд. биол. 3, Секц. бот., 1960. – Т. 3. – С. 43–60.
40. Бяллович Ю. П. Введение в культурфитоценологию / Ю. П. Бяллович // Сов. ботаника. – 1936. – № 2. – С. 21–36.
41. Вавилов Н. И. Избранные сочинения / Н. И. Вавилов. – Москва: Колос, 1966. – 551 с.
42. Василевич В. И. Очерки теоретической фитоценологии / В. И. Василевич. – Ленинград: Наука, 1983. – 234 с.
43. Васильев М. В. Сила, что движет мирами / М. В. Васильев, Ю. К. Климентович, К. С. Станюкович. – Москва: Атомиздат, 1978. – 168 с.
44. Величковский Б. М. Современная когнитивная психология / Б. М. Величковский. – Москва: МГУ, 1982. – 336 с.
45. Вернадский В. И. Биосфера / В. И. Вернадский – Ленинград: Лениздат, 1926. – 146 с.
46. Вернадский В. И. Размышление натуралиста: пространство и время в неживой и живой природе / В. И. Вернадский. – Москва: Наука, 1975. – Кн. 1. – 175 с.

47. Вернадский В. И. Размышление натуралиста: научная мысль как планетарное явление / В. И. Вернадский. – Москва: Наука, 1977. – Кн. 2. – 191 с.
48. Верховская В. И. Радиоэкологические исследования в природных биогеоценозах / В. И. Верховская, П. П. Вавилов, В. И. Маслов. – Москва, 1972. – С. 243–247.
49. Вершинин П. В. Основы агрофизики / П. В. Вершинин, М. К. Мельникова, В. Н. Мичурин. – Москва: Госиздат ф.-м. лит., 1959, – 903 с.
50. Вилюнас В. К. Психологические механизмы мотивации человека / В. К. Вилюнас. – Москва: МГУ, 1990. – 288 с.
51. Вильямс В. Р. Собрание сочинений / В. Р. Вильямс. – Москва: Гос. изд-во с.х. лит-ры, 1949. – Т. 3. Земледелие. – 372 с.
52. Винер Н. Кибернетика или управление и связь в животном и машине/ Н. Винер; [пер. с англ. Г. Н. Поварова]. – Москва: Советское радио, 1968. – 326 с.
53. Витаньи И. Общество, культура, социология / И. Витаньи; [пер. с венг.]. – Москва: Прогресс, 1984. – 233 с.
54. Воронов А. Г. Геоботаника / А. Г. Воронов. – Москва: Высшая школа, 1963. – 374 с.
55. Ворошилова Н. В. Аналіз організованості біогеоценозів / Н. В. Ворошилова, Е. О. Євтушенко, Я. В. Маленко, Л. В. Шанда / Питання біоіндикації та екології. – Запоріжжя. – 2016. – Вип. 21, № 1–2. – С. 3–12.
56. Второв П. П. Эталоны природы / П. П. Второв, В. Н. Второва. – Москва: Мысль, 1983. – 205 с.
57. Гайстер А. И. Сельскохозяйственный словарь-справочник / А. И. Гайстер. – Москва, Ленинград: Сельхозгиз, 1934. – 321 с.
58. Гарднер М. Теория относительности для миллионов / М. Гарднер; [пер. с англ. В. И. Манько, К. В. Караджева]. – Москва: Атомиздат, 1965. – 190 с.
59. Гаузе Г. Ф. Некоторые проблемы химической биоценологии / Г. Ф. Гаузе // Успехи современной биологии. – 1944. – 17, Вып. 2. – С. 12–18.
60. Гейзенберг В. Философские проблемы атомной физики / В. Гейзенберг; [пер. с англ. Н. Ф. Овчинникова]. – Москва: Издательство ЛКИ – 2008, 192 с.
61. Герасимов К. П. Методологические проблемы экологизации современной науки / К. П. Герасимов // Философия, естествознание, современность. – Москва, 1981. – С. 151–167.

62. Гершензон С. М. Основы современной генетики / С. М. Гершензон. – Киев: Наукова думка, 1979. – 619 с.
63. Гиг Ван Дж. Прикладная общая теория систем / Дж. Ван Гиг; [пер. с англ.]. – Москва: Мир, 1981. – Кн. 1. – 336 с.
64. Глазовская М. А. Геохимия природных и технических ландшафтов / М. А. Глазовская. – Москва: Высшая школа, 1988. – 328 с.
65. Голдовский А. М. Основы учения о состояниях организмов / А. М. Голдовский. – Ленинград: Наука, 1977. – 116 с.
66. Голубець М. А. Саморегуляційні механізми в живих системах біосфери / М. А. Голубець // Екологія та ноосферологія. – 1995. – Т. 1, № 1–2. – С. 22–28.
67. Голубець М. А. Екосистемологія / М. А. Голубець. – Львів: Поллі, 2000. – 316 с.
68. Грант В. Эволюция организмов / Верн Грант; [пер. с англ. Н. О. Фоминой]. – Москва: Мир, 1980. – 407 с.
69. Грейг-Смит П. Количественная экология растений / П. Грейг-Смит; [пер. с англ.]. – Москва: Мир, 1967. – 359 с.
70. Грибова С. А. Картирование растительности в съёмочных масштабах / С. А. Грибова, Т. И. Исаченко // Полевая геоботаника. – 1972. – Т. IV. – С. 137–236.
71. Гриффин Д. Эхо в жизни людей и животных / Д. Гриффин; [пер. с англ.]. – Москва: Госиздат физ.-мат.лит., 1961. – 107 с.
72. Гродзинский А. М. Естественная радиоактивность растений и почв / А. М. Гродзинский. – Киев: Наукова думка, 1965. – 216 с.
73. Гродзинський А. М. Основи хімічної взаємодії рослин / А. М. Гродзинский. – Київ: Наукова думка, 1973. – 205 с.
74. Гродзинский А. М. К вопросу о задачах и предмете агробиоценологии / А. М. Гродзинский // Проблемы агробиоценологии. Всесоюзн. совещ. кураторов проблем. Тез. докл. – Москва, 1979. – С. 13.
75. Грушинский Н. П. В мире сил тяготения / Н. П. Грушинский, А. Н. Грушинский – Москва: Недра, 1985. – 151 с.
76. Грюммер Г. Взаимовлияние высших растений – аллелопатия / Г. Грюммер; [пер. с нем.]. – Москва: Изд-во Иностран. лит-ры, 1957. – 262 с.
77. Грюммер Г. Роль токсических веществ во взаимоотношениях между высшими растениями / Г. Грюммер // Механизмы биологической конкуренции. – Москва: Мир, 1964. – С. 277–289.
78. Дажо Р. Основы экологии / Р. Дажо; [пер. с фран. В. И. Назарова; ред. В. В. Алпатов]. – Москва: Прогресс, 1975. – 415 с.

79. Дарвин Ч. Изменение животных и растений в домашнем состоянии / Ч. Дарвин. – Москва – Ленинград: Сельхозгиз, 1941. – 619 с.
80. Девис П. Пространство и время в современной физике / П. Девис; [пер. с англ.]. – Москва: Мир, 1979. – 288 с.
81. Депенчук Н. П. Экология, теория эволюции и стиль мышления в биологии / Н. П. Депенчук, В. С. Крисаченко // Методологические аспекты эволюционного учения. – Киев, 1986. – С. 137–152.
82. Джеймс П. Все возможные миры / П. Джеймс, Дж. Мартин; [пер. с англ. Л. Н. Кудряшева]. – Москва: Мир, 1988. – 672 с.
83. Джефферс Дж. Введение в системный анализ: применение в экологии / Дж. Джефферс; [пер. с англ. Д. О. Лагофета]. – Москва: Мир, 1981. – 252 с.
84. Джилберт Л. Организация пищевой сети и охрана неотропического разнообразия / Л. Джилберт // Биология охраны природы. – Москва, 1983. – С. 430–440.
85. Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша / П. Джиллер; [пер. с англ.]. – Москва: Мир, 1988. – 184 с.
86. Дідух Я. П. Фітоіндикація екологічних факторів / Я. П. Дідух. – Київ: Наукова думка, 1994. – 280 с.
87. Дідух Я. П. Популяційна екологія / Я. П. Дідух. – Київ: Фітосоціоцентр, 1998. – 192 с.
88. Дідух Я. П. Флористична структура синтаксонів сегетальної рослинності рівнинної частини України / Я. П. Дідух, В. А. Соломаха // Укр. ботан. журнал – 1991. – Т. 48, № 1. – С. 12–18.
89. Добровольский В. В. География микроэлементов. Глобальное рассеивание / В. В. Добровольский. – Москва: Наука, 1983. – 238 с.
90. Добровольський І. А. Характер і напрямки сингенезу в техногенних екотопах Кривбасу / І. А. Добровольський, В. І. Шанда, Н. В. Гаєва // Укр. бот. ж. – 1979. – Т. 4. – № 6. – С. 524–527.
91. Добровольский И. А. Типология, пути развития и регуляция биогеоценозов Криворожья / И. А. Добровольский, В. И. Шанда // Экология. – 1980. – № 3. – С. 83–86.
92. Догель В. А. Общая паразитология / В. А. Догель. – Ленинград: ЛГУ, 1962. – 463 с.
93. Дуда В. И. Археобактерии – новое царство живых организмов / В. И. Дуда // Природа – 1984. – № 2. – С. 13–25.
94. Дылис Н. В. Структура лесного биогеоценоза / Н. В. Дылис. – Москва: Наука, 1969. – 54 с.

95. Дылис Н. В. Основы биогеоценологии / Н. В. Дылис. – Москва: МГУ, 1978. – 152 с.
96. Емельянов И. Г. О понятии «емкость среды» / И. Г. Емельянов // Биогеоценологические исследования на Украине. – Львов, 1984. – С. 8–11.
97. Емельянов И. Г. Разнообразие и устойчивость биосистем / И. Г. Емельянов // Успехи современной биологии. – 1994. – Т. 14, Вып. 3. – С. 304–318.
98. Емельянов И. Г. Разнообразие и его роль в функциональной устойчивости и эволюции / И. Г. Емельянов. – Киев: Международный Соломонов университет, 1999. – 168 с.
99. Євтушенко Е. О. Порівняльний таксономічний і екологічний аналіз банку насіння та вегетуючої сегетальної рослинності / Е. О. Євтушенко // Проблеми екології та охорони природи техногенного регіону: Міжвідомчий збірник наукових праць. – Донецьк, 2003. – Вип. 3. – С. 39–44.
100. Євтушенко Е. О. Культур- та агрофітоценоз: генеза поняття, ознаки, структура, функції / Е. О. Євтушенко, В. І. Шанда // Структура та розвиток культурфітоценозів Криворіжжя: монографія / за ред. Е. О. Євтушенка, В. М. Савоська. – Кривий Ріг, 2017. – С. 21–35.
101. Жилияев Г. П. Жизнеспособность популяций растений / Г. П. Жилияев – Львов: Институт экологии Карпат, 2008. – 304 с.
102. Жуковский П. М. Культурные растения и их сородичи / П. М. Жуковский. – Ленинград: Колос, 1971. – 751 с.
103. Жученко А. А. Адаптивная стратегия в интенсивном растениеводстве / А. А. Жученко // Природа. – 1982. – № 12. – С. 100–104.
104. Завадский К. М. Вид и видообразование / К. М. Завадский. – Ленинград: Наука, 1968. – 382 с.
105. Заренков Н. А. Теоретическая биология (введение) / Н. А. Заренков. – Москва: МГУ, 1988. – 216 с.
106. Зверковский В. М. Біогеоценологічне обґрунтування лісової рекультивації земель, порушених вугільною промисловістю в степовій зоні України / В. М. Зверковский // Автореферат дисертації доктора біологічних наук 03.00.16 Дніпропетровськ: ДДУ, 1999. – 36 с.
107. Зиман С. Н. Жизненные формы и биология степных растений Донбасса / С. Н. Зиман. – Киев: Наукова думка, 1976. – 204 с.

108. Злобин Ю. А. Принципы и методы изучения ценологических популяций / Ю. А. Злобин. – Казань: КГУ, 1989. – 146 с.
109. Злобин Ю. А. Структура фитопопуляций / Ю. А. Злобин // Успехи современной биологии. – 1996. – Т. 116, № 2. – С. 133–146.
110. Зонн С. В. Почва как компонент лесного биогеоценоза / С. В. Зонн // Основы лесной биогеоценологии. – Москва, 1964. – С. 327–357.
111. Иванов В. П. Растительные выделения и их значение в жизни фитоценозов / В. П. Иванов. – Москва: Наука, 1973. – 295 с.
112. Ивашов А. В. Биогеоценологические системы и их атрибуты / А. В. Ивашов // Журн. общ. биологии. – 1991. – Т. 52, № 1. – С. 115–129.
113. Ильинский А. П. Растительность земного шара / А. П. Ильинский. – Москва; Ленинград: АН СССР, 1937. – 458 с.
114. Ипатов В. С. О понятии фитоценоза и элементарной ячейке общественной жизни растений / В. С. Ипатов // Вестн. ДГУ. – Сер. биол. – 1966. – Вып. 8. – С. 56–62.
115. Камышев Н. С. Пашенные сочетания как фитоценозы / Н. С. Камышев // Труды Воронежского ГУ. – 1939. – Т. XI, бот. отд. – № 2. – С. 36–73.
116. Камышев Н. С. Принципы систематизации агробиогеоценозов / Н. С. Камышев // Межвуз. совещание по вопр. агрофитоценологии. Тез. докл. – Казань, 1967. – С. 7–11.
117. Камышев Н. С. Некоторые основные проблемы агрофитоценологии / Н. С. Камышев // Бюлл. МОИП, отд. биол. – 1971. – Т. 56. – № 2. – С. 5–15.
118. Камышев Н. С. Введение в фитоценологию / Н. С. Камышев. – Воронеж: Изд-во ВГУ, 1986. – 204 с.
119. Карпачевский Л. О. Экологическое почвоведение / Л. О. Карпачевский. – Москва: Геос, 2005. – 336 с.
120. Карпачевский Л. О. Зеркало ландшафта / Л. О. Карпачевский – Москва: Мысль, 1983. – 156 с.
121. Каспер У. Тяготение – загадочное и привычное / Уве Каспер; [пер. с нем.]. – Москва: Мир, 1987. – 142 с.
122. Катон. О сельском хозяйстве / Катон, Варрон, Колумелла, Плиний. – Москва: Сельхозгиз, 1957. – 350 с.
123. Кауричев И. С. Плодородие почв / И. С. Кауричев, Н. П. Панов, Н. Н. Розов // Почвоведение / И. С. Кауричев. – Москва, 1989. – С. 255–264.
124. Кауфман У. Космические рубежи теории относительности / У. Кауфман; [пер. с англ.]. – Москва: Мир, 1981. – 352 с.

125. Кашкаров Д. Н. Основы экологии животных / Д. Н. Кашкаров. – Ленинград: Гос.изд-во мед. лит-ры, 1938. – 599 с.
126. Кейлоу П. Принципы эволюции / П. Кейлоу; [пер. с англ.]. – Москва: Мир, 1986. – 128 с.
127. Киршенблат Я. Д. Телергоны – химические средства взаимодействия животных / Я. Д. Киршенблат. – Москва: Наука, 1974.– 126 с.
128. Кирьянова Е. С. Паразитические нематоды и методы борьбы с ними / Е. С. Кирьянова, Э. Л. Краль – Ленинград: Наука, 1989. – 443 с.
129. Киселев Н. Н. Мировоззрение и экология / Н. Н. Киселев. – Киев: Наук. думка, 1990. – 216 с.
130. Ковальский В. В. Геохимическая экология / В. В. Ковальский – Москва: Наука, 1974. – 299 с.
131. Ковда В. А. Основы учения о почвах / В. А. Ковда. – Москва: Наука, 1973. – Кн. 1. – 447 с.
132. Колмогоров Б. М. Предисловие к книге У. Ф. Эшби “Введение в кибернетику” / Б. М. Колмогоров // Очерки истории информатики в России / ред.-сост. Д. А. Поспелов, Я. И. Фет. – Москва, 1959. – С. 1–3.
133. Комаров Н. Ф. Идея развития и теории подвижного равновесия в современной геоботанике / Н. Ф. Комаров // Сов. ботаника. – 1940, – № 5–6. – С. 288–301.
134. Коржуев П. А. Эволюция, гравитация, невесомость / П. А. Коржуев. – Москва: Наука, 1971. – 106 с.
135. Корчагин А. А. Строение растительных сообществ / А. А. Корчагин // Полевая геоботаника. – 1976. – С. 7–132.
136. Кравец А. С. Вероятность и системы / А. С. Кравец. – Воронеж: ВГУ, 1970. – 191 с.
137. Красильников Н. А. Микроорганизмы почвы и высшие растения / Н. А. Красильников. – Москва: АН СССР, 1958. – 463 с.
138. Крейчи В. Мир глазами современной физики / В. Крейчи; [пер. с чешск.]. – Москва: Мир, 1984. – 311 с.
139. Крисаченко В. С. Людина і біосфера: основи екологічної антропології / В. С. Крисаченко – Київ: Заповіт, 1998. – 688 с.
140. Кузнецов С. С. Геология (динамическая) / С. С. Кузнецов. – Москва: Учпедгиз, 1959. – 272 с.
141. Кук Дж. Г. Регулирование плодородия почвы / Дж. Г. Кук; [пер. с англ.]. – Москва: Колос, 1970. – 520 с.

142. Куликов С. М. Введение в начертательную геометрию многомерных пространств / С. М. Куликов. – Москва: Машиностроение, 1970. – 84 с.
143. Купчик В. І. Грунти України / В. І. Купчик, В. В. Іваніна, Г. І. Нестеров та інші. – Київ: Кондор, 2007. – 414 с.
144. Кураев В. И. Точность, истинность и рост научного знания / В. И. Кураев. – Москва: Наука, 1988. – 240 с.
145. Куркин К. А. Системные исследования динамики лугов / К. А. Куркин. – Москва: Наука, 1976. – 284 с.
146. Курочкина Л. Я. Вухрер В. В. Развитие идей Н. В. Сукачева о сингенезе / Л. Я. Курочкина, В. В. Вухрер // Вопросы динамики биогеоценозов: Докл. на IV ежегод. чтении памяти академика В. Н. Сукачева, Москва, – 1987. – С. 5–27.
147. Лавренко Е. М. Основные закономерности растительных сообществ и пути их изучения / Е. М. Лавренко // Полевая геоботаника. – 1958. – Т. 1. – С. 13–75.
148. Ламарк Ж. Б. Избранные произведения / Ж. Б. Ламарк; [пер. А. В. Юдиной]. – Москва, 1955. – Т. 1. – С. 10–39.
149. Лаптев И. П. Теоретические основы охраны природы / И. П. Лаптев. – Томск: ТГУ, 1975. – 275 с.
150. Левитин К. Е. Геометрическая раскодя / К. Е. Левитин. – Москва: Знание, 1984. – 176 с.
151. Леме Ж. Основы биогеографии / Ж. Леме; [пер. с франц.]. – Москва: Прогресс, 1976. – 309 с.
152. Лернер А. Я. Начала кибернетики / А. Я. Лернер. – Москва: Наука, 1967. – 400 с.
153. Лукашев В. К. Геологические аспекты охраны окружающей среды / В. К. Лукашев. – Минск: Наука и техника, 1987. – 336 с.
154. Мазинг В. В. О концепции жизненной формы в экологии высших растений / В. В. Мазинг // Уч. записки Тартуск. Университета. – 1958. – Вып. 64. – С. 140–153.
155. Мазинг В. В. К вопросу об эволюции биогеоценологических систем / В. В. Мазинг // Труды МОИП. – 1970. – Т. 38. – С. 96–107.
156. Мазинг В. В. Что такое структура биогеоценоза / В. В. Мазинг // Проблемы биогеоценологии. – Москва: Наука, 1973.–С. 148–157.
157. Майер Э. Популяции, виды и эволюция/ Э. Майр; [пер. с англ.]. – Москва: Мир, 1974. – 460 с.
158. Мак-Дуголл В. Б. Экология растений: пособие для высших педагогических заведений / В. Б. Мак-Дуголл; [пер. с англ. Н. Г. Алехиной]. – Москва: Огиз, 1935. – 238 с.

159. Маленко Я. В. Особливості таксономічного та екологічного складу рослинних угруповань відвалів південно-західної зони Кривбасу: дис. на здобуття наук. ступеня канд. биол. наук: спец. 03.00.16 / Я. В. Маленко. – Дніпропетровськ, 2001. – 341 с.
160. Марков М. В. Общая геоботаника / М. В. Марков. – Москва: Высшая школа, 1962. – 450 с.
161. Матвеев Н. М. Общие закономерности аллелопатического фактора экологической среды Н. М. Матвеев // Вопросы лесной биогеоценологии, экологии и охраны природы в степной зоне. – Куйбышев, 1985. – С. 12–24.
162. Мей Р. М. Эволюция экологических систем / Р. М. Мей // Эволюция. – Москва, 1981. – С. 173–194.
163. Мейен С. В. Проблемы филогенетической классификации организмов / С. В. Мейен // Современная палеонтология. – Москва, 1988. – Т. 1. – С. 497–511.
164. Миклин А. М. Категория развития в диалектике / А. М. Миклин, В. А. Подольский. – Москва: Госполитиздат, 1980. – 166 с.
165. Міркін Б. М. Про деякі аспекти сучасної агрофітоценології / Б. М. Миркин // Укр. бот. журнал. – 1980. – Т. 37. – № 5. – С. 1–8.
166. Миркин Б. М. Толковый словарь современной фитоценологии / Б. М. Миркин, Г. С. Розенберг. – Москва: Наука, 1983. – 133 с.
167. Миркин Б. М. Теоретические основы современной фитоценологии / Б. М. Миркин. – Москва: Наука, 1985. – 137 с.
168. Миркин Б. М. Современная наука о растительности / Б. М. Миркин, Л. Г. Наумова, А. И. Соломец. – Москва: ЛОГОС, 2001. – 264 с.
169. Мирчинк Г. Ф. Геология четвертинных отложений / Г. Ф. Мирчинк. – Москва: Сельхозгиз, 1934. – 311 с.
170. Модестов А. П. Правда о корнях / А. П. Модестов. – Москва: Сельхозгиз, 1934. – 80 с.
171. Мордкович В. Г. Степные экосистемы / В. Г. Мордкович. – Новосибирск: Наука, 1982. – 206 с.
172. Морозов В. Д. Диалектика: системы и развитие / В. Д. Морозов, В. В. Морозов. – Минск: Высш. шк., 1976. – 224 с.
173. Морозов Г. Ф. Учение о лесе / Г. Ф. Морозов. – Москва: Гослесбумиздат, 1949. – 348 с.
174. Муха В. Д. Агроченоведение / В. Д. Муха, Н. И. Картамишев, Д. В. Муха – Москва: Колос, 2004. – 528 с.
175. Мыщик Л. П. Закон экологической реактивности / Л. П. Мыщик // Экологія та ноосферологія. – 1998. – Т. 4, № 1–2. – С. 58–66.

176. Мэрион Дж. Общая физика с биологическими примерами / Дж. Мэрион; [пер. с англ.]. – Москва: Высшая школа, 1986. – 624 с.
177. Патури Ф. Растения гениальные инженеры / Ф. Патури; [пер. с нем. Ю. И. Куколева]. – Москва: Прогресс, 1982. – 271 с.
178. Наумов Н. П. Экология животных / Н. П. Наумов. – Москва: Высш. школа, 1963. – 618 с.
179. Ниценко А. А. Понятие о развитии в применении к растительному покрову / А. А. Ниценко // Исследования структуры и строения растительного покрова. – 1973. – № 22. – С. 244–261.
180. Новиков И. Д. Куда течёт река времени? / И. Д. Новиков. – Москва: Молодая гвардия, 1990. – 321 с.
181. Номоконов Л. И. Общая биогеоценология / Л. И. Номоконов. – Ростов: РГУ. – 1989. – 456 с.
182. Овчинников Н. Ф. Категории структуры в науках о природе / Н. Ф. Овчинников // Структура и формы материи. – Москва, 1967. – С. 11–48.
183. Одум Ю. Основы экологии / Ю. Одум; [пер. с англ.]. – Москва: Мир, 1975. – 740 с.
184. Одум Ю. Свойства агроэкосистем / Ю. Одум // Сельскохозяйственные экосистемы. – Москва, 1987. – С. 12–18.
185. Одум Ю. Экология / Ю. Одум; [пер. с англ.]. – Москва: Мир. – 1986. – Т. 1. – 328 с., Т. 2. – 376 с.
186. Ожегов С. И. Словарь русского языка / С. И. Ожегов. – Москва: Русский язык, 1988. – 750 с.
187. Остроумов С. А. Введение в биохимическую экологию / С. А. Остроумов. – Москва: МГУ, 1986. – 176 с.
188. Панас Р. М. Грунтознавство / Р. М. Панас. – Львів: Новий світ, 2009. – 372 с.
189. Панников В. Д. Почва, климат, удобрение и урожай / В. Д. Панников, В. Г. Минева. – Москва: Агропромиздат, 1987. – 512 с.
190. Парнюк М. А. Категории “связь” и “обособленность” в диалектическом материализме / М. А. Парнюк // Связь и обособленность. – Киев, 1988. – С. 11–42.
191. Патури Ф. Растения – гениальные инженеры природы / Ф. Патури; [пер. с нем. Ю. И. Куколева]. – Москва: Прогресс, 1982. – 272 с.
192. Перельман А. И. Биокосные системы Земли / А. И. Перельман. – Москва: Наука, 1977. – 159 с.
193. Перельман А. И. Геохимия / А. И. Перельман. – Москва: Высш. школа, 1989. – 528 с.

194. Петрушенко Л. А. Принцип обратной связи. Некоторые философские и методологические проблемы управления / Л. А. Петрушенко. – Москва: Мысль, 1967. – 275 с.
195. Печуркин Н. С. Энергия и жизнь / Н. С. Печуркин. – Новосибирск: Наука, 1988. – 189 с.
196. Печчеи А. Человеческие качества / А. Печчеи; [пер. с англ. О. В. Захаровой]. – Москва: Прогресс, 1980. – 302 с.
197. Пианка Э. Эволюционная экология / Э. Пианка; [пер. с англ.]. – Москва: Мир, 1981. – 400 с.
198. Почвоведение / Под ред. И. С. Кауричева. – Москва: Агропромиздат, 1999. – 712 с.
199. Пресман А. С. Электромагнитные поля и живая природа / А. С. Пресман. – Москва: Наука, 1968. – 288 с.
200. Пригожин И. Порядок из хаоса: Новый диалог человека с природой / И. Пригожин, И. Стингерс; [пер. с англ.]. – Москва: Прогресс, 1986. – 432 с.
201. Работнов Т. А. Флюктуационная изменчивость фитоценозов / Т. А. Работнов // Материалы по динамике растительного покрова. – Владимир, 1968. – С. 5–8.
202. Работнов Т. А. О бигеоценозах // Бюлл. МОИП отд. биол., 1976. – Т. 81. – Вып. 2. – С. 21–30.
203. Работнов Т. А. Фитоценология / Т. А. Работнов – Москва: МГУ, 1983. – 296 с.
204. Раджабов У. А. Научная теория как объект методологических исследований / У. А. Раджабов // Теоретическое и эмпирическое в современной теории познания. – Москва, 1982. – С. 145–160.
205. Радкевич В. А. Экология / В. А. Радкевич. – Минск: Выш. школа, 1977. – 302 с.
206. Раздорский В. Ф. Архитектоника растений / В. Ф. Раздорский. – Москва: Сов.наука, 1955. – 451 с.
207. Разумовский С. М. Закономерности динамики биоценозов / С. М. Разумовский. – Москва: Наука, 1981. – 231 с.
208. Райс Э. Аллелопатия / Э. Райс; [пер. с англ. под ред. А. М. Гродзинского]. – Москва: Мир, 1978. – 392 с.
209. Раменский Л. Г. О некоторых принципиальных положениях современной геоботаники / Л. Г. Раменский // Бот. журн. – 1952. – № 37, Вып. 2. – С. 181–201.
210. Раменский Л. Г. Проблемы и методы изучения растительного покрова: Избранные работы / Л. Г. Раменский. – Ленинград: Наука, 1971. – 334 с.

211. Расницын А. П. История палеэнтомологии и история насекомых / А. П. Расницын // Природа. – 1990. – № 6. – С. 66–79.
212. Рассел Э. Почвенные условия и рост растений / Э. Рассел; [пер. с англ. И. М. Спичкина]. – Москва: Изд-во иностр. лит., 1955. – 624 с.
213. Растрьгин А. А. Проблема адаптации в технике, биологии и социологии / А. А. Растрьгин // Адаптивные системы. – Рига, 1972. – С. 5–12.
214. Рахтеенко И. Н. Взаимовлияния корневых систем древесных растений в растительных сообществах / И. Н. Рахтеенко // Физиолого-биохимические основы взаимного влияния растений в фитоценозе. – Москва, 1966. – С. 187–197.
215. Реймерс Н. Ф. Природоиспользование. Словарь-справочник / Н. Ф. Реймерс. – Москва: Мысль, 1990. – 637 с.
216. Ригер Р. Генетический и цитогенетический словарь / Р. Ригер, А. Михаэлис – Москва: Колос, 1967. – 607 с.
217. Риклефс Р. Основы общей экологии / Р. Риклефс; [пер. с англ.]. – Москва: Мир, 1979. – 424 с.
218. Роджерс Э. Физика для любознательных / Э. Роджерс; [пер. с англ.]. – Москва: Мир, 1972. – Т. 2. – 652 с.
219. Рыжих В. И. Методологические проблемы естественных и технических наук / В. И. Рыжих // Методология в сфере теории и практики. – Новосибирск, 1988. – С. 87–112.
220. Садовский В. Н. Основания общей теории систем / В. Н. Садовский. – Москва: Наука, 1974. – 278 с.
221. Свидерский В. И. О диалектике элементов и структуры в объективном мире и в познании / В. И. Свидерский. – Москва: Соцэкономиздат, 1962. – 276 с.
222. Северцов А. С. Основы теории эволюции / А. С. Северцов. – Москва: МГУ, 1987. – 320 с.
223. Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений / И. Г. Серебряков. – Москва: Высш. школа, 1969. – 378 с.
224. Сетров М. И. Принцип системности и его основные понятия / М. И. Сетров // Проблемы методологии системного исследования. – Москва, 1970. – С. 49–63.
225. Синская Е. Н. Проблема популяций у высших растений / Е. Н. Синская. – Ленинград: Сельхозиздат, 1963. – 124 с.
226. Ситник К. М. Актуальні проблеми збереження біологічної різноманітності та її вивчення / К. М. Ситник, С. П. Вассер // Укр. бот. жур. – 1992. – 49, № 6. – С. 5–13.

227. Скворцов Л. В. Культура самосознания, человек в поисках истины своего бытия / Л. В. Скворцов. – М.: Политиздат, 1989. – 319 с.
228. Соколов Б. С. Палеонтология и эволюция биосферы / Б. С. Соколов, И. С. Барсков // Современная палеонтология. – Москва, 1988. – Т. 2. – С. 245–253.
229. Солбриг О. Популяционная биология и эволюция / О. Солбриг, Д. Солбриг; [пер. с англ.] – Москва: Мир, 1982. – 488 с.
230. Сочава В. Б. Учение о геосистемах / В. Б. Сочава. – Новосибирск: Наука, 1975. – 39 с.
231. Сочава В. Б. Введение в учение о геосистемах / В. Б. Сочава. – Новосибирск: Наука, 1978. – 319 с.
232. Степин В. С. Становление научной теории / В. С. Степин. – Минск: БГУ, 1976. – 320 с.
233. Сукачев В. Н. Что такое фитоценоз / В. Н. Сукачев // Советская ботаника. – 1934. – № 5. – С. 4–18.
234. Сукачев В. Н. Идея развития в фитоценологии / В. Н. Сукачев // Советская ботаника. – 1942. – № 1–3. – С. 5–17.
235. Сукачев В. Н. Некоторые общие теоретические вопросы фитоценологии / В. Н. Сукачев // Вопросы ботаники. – 1954. – Вып. 1. – С. 291–309.
236. Сукачев В. Н. Основы лесной биогеоценологии / В. Н. Сукачев. – Москва: Наука, 1964. – 564 с.
237. Сукачев В. Н. Основные современные проблемы биогеоценологии / В. Н. Сукачев // Журнал общей биологии. – 1965. – Т. 26, № 3. – С. 249–260.
238. Сукачев В. Н. Избранные труды в трёх томах / В. Н. Сукачев – Ленинград: Наука. – Т. 1: Основы лесной типологии и биоценологии. – 1972. – 419 с.; Т. 2: Проблемы болотоведения, палеоботаники и палеогеографии. – 1973. – 352 с.; Т. 3.: Проблемы фитоценологии – 1975. – 543 с.
239. Сытник К. М. Современные представления об инвайроментализме / К. М. Сытник, С. П. Вассер // Экологія та ноосферологія. – 1996. – Т. 2, № 3–4. – С. 28–41.
240. Тарасов В. В. Флора Дніпропетровської та Запорізької областей. Судинні рослини / В. В. Тарасов – Днепропетровск: ДНУ, 2005. – 276 с.
241. Тарчевский В. В. Закономерности формирования фитоценозов на промышленных отвалах: автореф. дис. на здобуття наук. ступеня д-ра биол. наук / В. В. Тарчевский; Томский гос. ун-т им. В. В. Куйбышева. – Томск, 1966. – 36 с.

242. Тимофеев-Ресовский Н. В. Краткий очерк теории эволюции / Н. В. Тимофеев-Ресовский, Н. Н. Воронцов, А. В. Яблоков. – Москва: Наука, 1969. – 408 с.
243. Тимофеев-Ресовский Н. В. Очерк учения о популяции / Н. В. Тимофеев-Ресовский, А. В. Яблоков, К. В. Глотов. – Москва: Наука, 1973. – 274 с.
244. Тишлер В. Сельскохозяйственная экология / В. Тишлер; [пер. с нем. Б. Р. Стригановой и В. А. Турчаниновой]. – Москва: Колос, 1971. – 455 с.
245. Тода М. Логика систем: введение в формальную теорию структуры / М. Тода, Э. Х. Шуфорд // Исследования по общей теории систем. Сборник переводов с польского и английского – Москва, 1969. – С. 320–383.
246. Травлеев А. П. Опыт детализации структурных компонентов лесного биогеоценоза в степи / А. П. Травлеев // Вопросы степного лесоведения. – Днепропетровск, 1973. – Вып. 4. – С. 6–18.
247. Травлеев А. П. О пространственной-функциональной структуре лесных эдафотопов / А. П. Травлеев // Структурно-функциональные особенности естественных и искусственных биогеоценозов. – Днепропетровск, 1978. – С. 140–141.
248. Травлеев А. П. Научные основы техногенной биогеоценологии / А. П. Травлеев // Биогеоценологические исследования лесов техногенных ландшафтов степной Украины. – Днепропетровск, 1989. – С. 4–9.
249. Травлеев А. П. международный биосферный стационар – мониторинг биологического разнообразия и опустынивания биоценозов степной зоны Украины / А. П. Травлеев // Вопросы степного лесоведения и лесной рекультивации земель. – Днепропетровск, 1997. – С. 4–10.
250. Трасс Х. Х. Геоботаника. История и современные тенденции развития / Х. Х. Трасс. – Ленинград: Наука, 1976. – 252 с.
251. Тулмин С. М. Человеческое понимание / С. М. Тулмин. – Москва: Прогресс, 1984. – 348 с.
252. Тюхтин В. С. Диалектика сложности и организованности / В. С. Тюхтин // Диалектика познания сложных систем. – Москва, 1988. – С. 7–58.
253. Уголев А. И. Естественные технологии биологических систем / А. И. Уголев. – Ленинград: Наука, 1987. – 317 с.
254. Уиллер Дж. Предвидение Эйнштейна / Дж. Уиллер; [пер. с нем. В. Г. Лапчинского]. – Москва: Мир, 1970. – 112 с.

255. Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы / Р. Уиттекер; [пер. с англ.]. – Москва: Прогресс, 1980. – 328 с.
256. Уотермен Т. Х. Теория систем и биология: точка зрения биолога / Т. Х. Уоттермен, Д. Ф. Бредли, М. Месарович. – Москва: Мир, 1971. – 128 с.
257. Уранов А. А. Фитогенное поле / А. А. Уранов // Проблемы современной ботаники. – Москва–Ленинград, 1965. – Т. 1. – С. 251–254.
258. Урманцев Ю. А. Взаимовлияния в природе и аллелопатия / Ю. А. Урманцев // Физиолого-биохимические основы взаимного влияния растений в фитоценозе. – Москва, 1966.– С. 331–337.
259. Урсул А. Д. Информатизация общества и экологическая перестройка / А. Д. Урсул // Диалектика фундаментального и прикладного. – Москва, 1989. – С. 206–216.
260. Фёдоров В. Д. Экология / В. Д. Фёдоров, Т. Г. Гильманов – Москва: МГУ, 1980. – 464 с.
261. Фоули Р. Еще один неповторимый вид / Р. Фоули; [пер. с англ.]. – Москва: Мир, 1990. – 368 с.
262. Фрей Т. Э.-А. Об эволюции сообществ / Т. Э.-А. Фрей // Эволюционная теория и проблема человек – природа. Материалы симпозиума Тарту, 1978. – С. 32–36.
263. Фролов И. Т. О человеке и гуманизме: работы разных лет / И. Т. Фролов. – Москва: Политиздат, 1983. – 559 с.
264. Хайлов К. М. Проблема системной организованности в теоретической биологии / К. М. Хайлов // Журнал общей биологии. – 1963. – Т. 24, № 5. – С. 324–343.
265. Хайлов К. М. Системы и систематизация в биологии / К. М. Хайлов // Проблемы методологии системного исследования. – Москва, 1970. – С. 127–145.
266. Харборн Дж. Введение в экологическую биохимию / Дж. Харборн; [пер. с англ.]. – Москва: Мир, 1985. – 312 с.
267. Хаусман К. Протозоология / К. Хаусман; [пер. с нем.]. – Москва: Мир, 1988. – 336 с.
268. Хейдметс М. Психология среды, становление и поиск / М. Хейдметс // Тенденции развития психологической науки. – Москва, 1989. – С. 242–254.
269. Хлизіна Н. В. Літофільні угруповання Криворізького залізорудного басейну: екологія, типологія, динаміка: дис. на здобуття наук. ступеня канд. біол. наук: 03.00.16 / Н. В. Хлизіна: Державна митна служба України; Академія митної служби України. – Дніпропетровськ, 2004. – 321 с.

270. Хокинг С. От большого взрыва до черных дыр. Краткая история времени / С. Хокинг; [пер. с англ. Н. Смородиной]. – Москва: Мир. – 1990. – 168 с.
271. Холдейн Дж. Б. С. О целесообразности размера / Дж. Б. С. Холдейн; [пер. с англ.]. – Москва: Наука, 1976. – 215 с.
272. Холл А. Д. Определение понятия системы / А. Д. Холл // Исследования по общей теории систем. – Москва, 1969. – С. 252–282.
273. Хохряков А. П. Закономерности эволюции растений / А. П. Хохряков. – Новосибирск: Наука, 1975. – 200 с.
274. Цофнас А. Ю. Теория систем и теория познания / А. Ю. Цофнас. – Одесса: АстроПринт, 1999. – 308 с.
275. Чернишенко С. В. Динаміка лісових біогеоценозів степової зони України: автореф. дис. на здобуття наук. ступеня доктора биол. наук / С. В. Чернишенко; ДНУ – Дніпропетровськ, 2006. – 36 с.
276. Чернобривенко С. И. Биологическая роль растительных выделений и межвидовые взаимоотношения в смешанных посевах / С. И. Чернобривенко. – Москва: Наука, 1956. – 294 с.
277. Чернобривенко С. И. О биохимической среде биоценоза / С. И. Чернобривенко, В. И. Шанда // Физиолого-биохимические основы взаимного влияния растений в фитоценозе. – Москва, 1966. – С. 26–29.
278. Чернобривенко С. И. Некоторые аспекты агроценологических отношений / С. И. Чернобривенко, В. И. Шанда // Физиолого-биохимические основы взаимодействий растений в фитоценозах. – Киев, 1970. – Вып. 1. – С. 31–36.
279. Чернобривенко С. И. К вопросам химической биоценологии / С. И. Чернобривенко, В. И. Шанда // Биол. наука – 1970. – № 6. – С. 77–80.
280. Чернов Ю. И. Эволюционный процесс и историческое развитие сообщества / Ю. И. Чернов // Фауногенез и филоценогенез. – Москва, 1984. – С. 5–23.
281. Шанда В. И. Значение конфигурации площади питания во взаимном влиянии растений / В. И. Шанда // Тез. докл. совещания по изучению взаимоотношений растений в фитоценозах. – Минск, 1969. – С. 266–267.
282. Шанда В. И. О формах взаимного влияния семян культурных растений в фитоценозах / В. И. Шанда // Физиолого-биохимические основы взаимодействия растений в фитоценозах. – Киев, 1971. – Вып. 2. – С. 101–106.

283. Шанда В. І. Проблеми вивчення агроценотичного середовища / В. І. Шанда // X з'їзд Укр. бот. товариства. – Ужгород, 1972. – С. 191–192.
284. Шанда В. І. Растительные выделения как вероятные факторы спонтанного мутагенеза / В. І. Шанда // Материали III съезда генетиков и селекционеров Украины. Общая генетика. – Киев, 1976. – С. 140.
285. Шанда В. І. О направлениях разработки основ агробиогенетики / В. І. Шанда // Проблемы агробиогенетики. Тез. докл. – Москва, 1979. – С. 78–81.
286. Шанда В. І. Генетические аспекты воздействия фитонцидов / В. І. Шанда // Фитонциды. – Киев, 1981. – С. 92–95.
287. Шанда В. І. Некоторые экологические аспекты учения о фитоценозах / В. І. Шанда // Фитонциды. Бактериальные болезни растений. – Киев, 1985. – С. 47–49.
288. Шанда В. І. Хаос: реальність і об'єкт теорії рослинних угруповань / В. І. Шанда // Вопросы степного лесоведения и лесной рекультивации земель. – Днепропетровск, 1996. – С. 89–96.
289. Шанда В. І. Екологічна ніша як об'єкт фундаментальної екології / В. І. Шанда // Екологія та ноосферологія. – 2002. – Т. 2, № 3–4. – С. 8–14.
290. Шанда В. І. Стереоекологія: обриси та проблематика / В. І. Шанда // Екологія та ноосферологія. – 2003. – Т. 11, № 1–2. – С. 20–25.
291. Шанда В. І. Елементи факторіально-ресурсної суті екологічних ніш біологічних видів та їхні типологічні періодичні системи / В. І. Шанда // Екологія та ноосферологія. – 2007. – Т. 18, № 1–2. – С. 16–27.
292. Шанда В. І. Теоретичні проблеми екології та біогеоценології / В. І. Шанда. – Кривий Ріг: Вид. Р. А. Козлов, 2013. – 247 с.
293. Шанда В. І. К теории антропоотолерантности растений / В. І. Шанда, И. А. Добровольский // Экологические и физиолого-биохимические аспекты антропоотолерантности растений. – Москва–Таллинн, 1986. – С. 25–27.
294. Шанда В. І. Передумови теорії сингенезу: Хаос як атрибут сингенезу / В. І. Шанда, Я. В. Маленко – Київ, 1995. – 9 с. – Деп. Укр. ДНТБ 01.12.1995.
295. В. І. Шанда. До теорії складу біогеоценозу / В. І. Шанда, Я. В. Маленко, Н. В. Ворошилова, Л. В. Шанда // Питання біоіндикації та екології. – 2014. – Вип. 19, № 1. – С. 3–13.

296. В. І. Шанда. Гравітаційний аспект біогеоценозу / В. І. Шанда, Я. В. Маленко, Н. В. Ворошилова, Є. В. Поздній / Питання біоіндикації та екології – 2014. – Вип. 19, № 2. – С. 3–14.
297. Шанда В. І. Принцип доповняльності в теорії структури біогеоценозу / В. І. Шанда, Н. В. Ворошилова, Е. О. Євтушенко, Я. В. Маленко // Питання біоіндикації та екології. – 2015. – № 1. – С. 3–19.
298. Шанда В. І. Агрофітоценологія: аспекти теорії, методології та суміжних наук / В. І. Шанда, Е. О. Євтушенко, Н. В. Ворошилова, Я. В. Маленко. – Кривий Ріг: Вид. Чернявський Д. О.: 2016. – 216 с.
299. Шанда Л. В. Трофотоп як об'єкт теорії степового лісознавства та загальної екології / Л. В. Шанда // Грунтознавство. – 2006. – Т. 7. – № 1–2. – С. 43–48.
300. Шанда Л. В. Аспекти теорії і степового лісознавства: біогеоценотичні парцели та їх періодична екотопічна система / Л. В. Шанда // Грунтознавство. – 2006. – Т. 7, № 3–4. – С. 84–91.
301. Шанда Л. В. Аспекти теорії стану та парцелярності лісових біогеоценозів (на прикладі аренних соснових лісів) / Л. В. Шанда // Екологія та ноосферологія. – 2006. – Т. 17, № 1–2. – С. 99–105.
302. Шанда Л. В. Парцелярна будова лісових екотопів: аспекти загальної теорії / Л. В. Шанда // Екологія та ноосферологія. – 1999. – Т. 7, № 3–4. – С. 110–115.
303. Шеляг-Сосонко Ю. Р. До питання про синекологічну та аутекологічну амплітуду видів / Ю. Р. Шеляг-Сосонко // Укр. ботан. журнал – 1969. – 25, № 3. – С. 34–39.
304. Шеляг-Сосонко Ю. Р. Методологія геоботаніки / Ю. Р. Шеляг-Сосонко, В. С. Крисаченко, Я. І. Мовчан. – Київ: Наук. думка, 1991. – 170 с.
305. Шеляг-Сосонко Ю. Р. Экологические аспекты концепции биоразнообразия / Ю. Р. Шеляг-Сосонко, І. Г. Ємельянов // Екологія та ноосферологія. – 1997. – Т. 3, № 1–2. – С. 131–140.
306. Шенников А. П. Введение в геоботанику / А. П. Шенников. – Ленинград: ЛГУ, 1964. – 447 с.
307. Шмальгаузен И. И. Кибернетические вопросы биологии / И. И. Шмальгаузен. – Новосибирск: Наука, 1968. – 224 с.
308. Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции: теория стабилизирующего отбора / И. И. Шмальгаузен. – Москва: Наука, 1968. – 450 с.
309. Шмальгаузен И. И. Проблемы дарвинизма / И. И. Шмальгаузен. – Ленинград: Наука, 1969. – 462 с.

310. Шмидт-Ниельсен К. Размеры животных: почему они так важны? / К. Шмидт-Ниельсен; [пер.с англ.]. – Москва: Мир, 1987. – 259 с.
311. Шмитхюзен И. Общая география растительности / И. Шмитхюзен; [пер. с нем. В. А. Шермушенко]. – Москва: Прогресс, 1966. – 310 с.
312. Шмутцер Э. Теория относительности – современные представления / Э. Шмутцер; [пер. с нем. А. С. Доброславского]. – Москва: Мир, 1981. – 232 с.
313. Элтон Ч. С. Экология нашествий животных и растений / Ч. С. Элтон; [пер. с англ. Ю. И. Лашкевича]. – Москва: Изд-во иностр. лит., 1960. – 230 с.
314. Эрлих П. Процесс эволюции / П. Эрлих, Р. Холм; [пер. с англ.]. – Москва: Мир, 1966. – 330 с.
315. Эткинс П. В. Порядок и беспорядок в природе / П. В. Эткинс; [пер. с англ.]. – Москва: Мир, 1987. – 224 с.
316. Эшби У. Введение в кибернетику / У. Эшби; [пер. с англ. Д. Г. Ламути]. – Москва: Изд-во иностр. лит. – 1950. – 432 с.
317. Эшби У. Конструкция мозга / У. Эшби; [пер. с англ. Ю. И. Лашкевича]. – Москва: Изд-во иностр. лит. – 1962. – 398 с.
318. Эшби У. Общая теория систем как новая научная дисциплина / У. Эшби // Исследования по общей теории систем. – Москва, 1969. – С. 125–142.
319. Югай Г. А. Общая теория жизни / Г. А. Югай. – Москва: Мысль, 1985. – 256 с.
320. Юдин Э. Г. К анализу внутреннего строения обобщенных системных концепций / Э. Г. Юдин // Проблемы методологии системного исследования. – Москва, 1970. – С. 443–453.
321. Южаков В. К. Система, целое, развитие / В. К. Южаков. – Саратов: СГУ, 1981. – 94 с.
322. Яблоков А. В. Этические аспекты отношений между человеком и природой / А. В. Яблоков // Биология в позиции человека. – Москва, 1989. – С. 198–212.
323. Яблоков А. В. Эволюционное учение / А. В. Яблоков, А. Г. Юсуфов. – Москва: Высшая школа, 1976. – 310 с.
324. Яблоков А. В. Охрана живой природы: проблемы и перспективы / А. В. Яблоков, С. А. Остроумов – Москва: Лесная промышленность, 1983. – 269 с.
325. Ярошенко П. Д. Основы учения о растительном покрове / П. Д. Ярошенко. – Москва: Географ. гиз, 1953. – 350 с.

326. Яхонтов В. В. Экология насекомых / В. В. Яхонтов. – Москва: Высшая школа, 1964. – 454 с.
327. Braun-Blanquet J. Pflanzensoziologie / J. Braun-Blanquet // Grundzuge der Vegetationskunde. – Wien. 2 Aufl, 1951. – 631 p.
328. Begon M. Ecology: from individuals to ecosystems / M. Begon, C. R. Townsend, J. L. Harper. – New York: Blackwell Publishing, 2006. – 759 p.
329. Bertalanffy L. General system theory: foundations, development, applications / L. Bertalanffy. – New York: George Braziller, 1969. – 153 p.
330. Clements F. E. Plant succession and indicators / F. E. Clements. – New York: Hatner Press, 1973. – 453 p.
331. Emelyanov I. G. Biodiversity and evolution / I. G. Emelyanov // Ecology and Noospherology. – 1999. – Vol. 5, № 1–2. P. 145–153.
332. Grant V. Organismic evolution / V. Grant. – San Francisco: Univ. of Texas by G. G. Simpson W. H. Freeman and company, 1977. – 407 p.
333. Grime J. P. Plant strategies and vegetetoin progress / J. P. Grime. – Chichester: J. Wiley a Sons, 1979. – 371 p.
334. Hawking S. W. A Briefe history of time: from the big bang to black holes / S. W. Hawking. – New York: Bantam Dell Publishing Group, 1988. – 256 p.
335. Kornas J. A. A geographical-historical classification of synanthropic plants / J. A. Kornas // Mater. zakl. fitosoc. stosow. U.W. – 1968. – № 25. – P. 33–41.
336. Kovalskiy V. V. Geochemical environment, health and diseases / V. V. Kovalskiy // Trace Subst. Environ. Health. – V.S. Columbia, Mo.: Univ. Of Missouri, 1974. – P. 130–137.
337. MacArthur R. H. Population effects of natural selection / R. H. MacArthur // American Naturalist. – 1961. – Vol. 95. – P. 195–199.
338. Masing V. V. Apporoaches, levels and elements of vegetation research / V. V. Masing // Folia Geobot. Phytotax. – 1994. – Vol. 29, № 4. – P. 531–541.
339. May R. M. Stability and complex in model ecosystems / R. M. May. – Princeton; New York: Princeton Univ. Press, 1973. – 236 p.
340. May R. M. How many species are there? / R. M. May // Nature. – 1986. – Vol. 324. – № 6097. – P. 514–515.
341. Mayr E. Evolution and the diversity of life: Sei. essay / E. Mayr. – Cambridge (Mass.) – London: Belkhap press of Harvard Univ. Press., 1979. – 721 p.

342. McIntosh R. P. Succession and ecological theory / R. P. McIntosh // Forest succession: Concepts and application. N.Y. – 1981. – P. 10–23.
343. Mesarovich M. Foundations for a General Systems Theory: views on General Systems Theory / M. Mesarovich. – New York: John Wiley & Sons, 1964. – P. 1–24.
344. Odum E. P. Fundamentals of ecology / E. P. Odum. – Philadelphia: Saunders, 1971. – 574 p.
345. Pielou E. C. Ecological diversity / E. C. Pielou. – New York: Wiley, 1975. – 166 p.
346. Pianka E. R. Competition and niche theory / E. R. Pianka // Theoretical ecology: principles and applications. – Blackwell, 1976. – P. 114–141.
347. Ricklefs H. Ecology / H. Ricklefs. – New York: Freeman and company, 1990. – 520 p.
348. Vernadsky V. I. The Biosphere / V. I. Vernadsky. – Oracle, Az: Synergetic Press, 1986. – 86 p.
349. Wilson E. O. Group selection and its significance for ecology / E. O. Wilson // BioScience. – 1973. – Vol. 23, № 10. – P. 631–638.
350. Whittaker R. H. Evolution of diversity in plant communities / R. H. Whittaker // Brookhaven Symp. Biol. New York. – 1969. – № 22. – P. 178–196.
350. Whittaker R. H. Communities and ecosystems / R. H. Whittaker. – New York: Macmillan, 1970. – 162 p.

Наукове видання

**В. І. Шанда, Е. О. Євтушенко,
Н. В. Ворошилова, Л. В. Шанда,
Я. В. Маленко, О. О. Кобрюшко**

ТЕОРЕТИЧНІ ПРОБЛЕМИ БІОГЕОЦЕНОЛОГІЇ

Колективна монографія

Науковий редактор: Н. А. Білова

Підписано до друку 25.06.2020.

Формат $60 \times 84 \frac{1}{16}$. Папір офсетний. Друк офсетний.

Ум.-друк. арк. — 20,63. Наклад — 100 прим.

Адреса редакції та видавця:

Видавничий центр

Криворізького державного педагогічного університету

50086 Кривий Ріг, просп. Гагаріна, 54.

Тел.: +38 (056) 470-13-34 +38 (056) 470-13-38

E-mail: kdpu@kdpu.edu.ua

k_botanical@kdpu.edu.ua ekolog_kdpu@email.ua