

---

# ТЕОРЕТИЧНІ ТА ПРИКЛАДНІ АСПЕКТИ БІОГЕОЦЕНОЛОГІЇ

---

УДК 58:577.1:581.524.1

А. В. Боговін

## БІОГЕОЦЕНОТИЧНА РОЛЬ ВЗАЄМВІДНОСИН ЖИВИХ ОРГАНІЗМІВ У СТАНОВЛЕННІ Й ФУНКЦІОНУВАННІ ЕКОЛОГІЧНИХ СИСТЕМ

*ННЦ «Інститут землеробства УААН»*

Наведені результати вивчення взаємовідносин рослин у рослинних угрупованнях. Показана їх роль у флоро- та фітоценогенетичних процесах надорганізменних систем, формуванні консортивних й асоціативних зв'язків в еколого-трофічних ланцюгах піраміди біогеоценозів. Висвітлені найзагальніші механізми реалізації взаємодії фітобіоти на різних ієрархічних рівнях організації екосистем.

*Ключові слова: взаємодія рослин, типи взаємодії біоти, біохімічна та фізико-хімічна трансформація речовин, біогеохімічний кругообіг, ґрунтовтомлення.*

A. V. Bogovin

*NRC «Agricultural institute of the UAAS»*

## BIOGEOCENOTIC ROLE OF the interrelations of the LIVING ORGANISM IN THE ECOLOGICAL SYSTEM FORMATION AND FUNCTIONING

The present article generalizes the results of an investigation of the interrelations in plant groups. The role of this relations in flora- and phytocenogenetical processes of superorganism systems, the consortive and accociative connections in ecology-trophic links of biogeocenosis pyramid is shown. The most general mechanisms of realization of phytobiota interrelation at different hierarchical levels of the ecosystem organization are highlighted.

*Keywords: plant interrelation, biota interaction, physico-chemical and biochemical transformation, migration of substances, biogeochemical cycle, soil fatigue.*

Живі організми в біогеоценозах існують не ізольовано, а у вигляді надзвичайно складних взаємодіючих систем. Названі системи, постійно перебуваючи в тісній взаємодії з абіотичними факторами, характеризуються певним типом видової й біоморфологічної структури, міжвидових і внутрішньовидових зв'язків (взаємовідносин) та обміном речовин і завдяки акумуляції сонячної енергії автотрофами та складної взаємодії біотичних й абіотичних структур на всіх ієрархічних рівнях організації біогеоценозів здійснюють біогеохімічний кругообіг як систему узгоджених у просторі й часі трансформаційних та міграційних потоків речовини й енергії. Саме в результаті зазначених явищ у процесі еволюції на нашій планеті утворилися сучасні ґрунти та утримується на нормальному рівні в атмосфері вміст кисню та інших градієнтів навколишнього середовища, виробляється біогеосистемами велика кількість рослинної продукції як могутнього та незамінного джерела продовольчих, кормових продуктів і сировинних ресурсів для промисловості, чим у кінцевому результаті створюються і підтримуються на сприятливому рівні умови для життя як глобального явища.

Нині щорічна продуктивність фітостроми наземних біогеоценозів Землі в енергетичному еквіваленті в 10 разів перевищує річний об'єм промислової енергетики, що працює на паливі (Фокин, 1986). Слід зазначити, що великі поклади вугілля, нафти й інших вуглецеводних ресурсів надр також є результатом біогеоценотичної діяльності екосистем, але минулих біосфер.

Біогеоценоз як елементарна одиниця біосфери, як відомо, в структурно-функціональному відношенні складає адаптивно пов'язану і водночас внутрішньо суперечливу взаємодіючу єдність абіотичних і біотичних компонентів: клімату, ґрунтів, фітоценозу, мікробіоценозу й зооценозу. Він є саморегульованою й одночасно термодинамічно відкритою системою, тобто має вхід (сонячна енергія, мінеральні сполуки гірських порід, газові речовини атмосфери, підґрунтова вода) та вихід енергії й біогенних речовин в атмосферу (тепло, кисень, вуглекислий й інші гази), літосферу (гумусові сполуки, торфонакопичення, мінерали, осадкові породи) і гідросферу (розчинні біогенні речовини підґрунтових, річкових, озерних та інших вод). Оскільки абіотичні компоненти як первинні й екологічно визначальні мають градієнтну обмеженість, то кожний біогеоценоз має певну екологічну ємність, яка на будь-якому його історичному розвитку контролюється кількісними та якісними показниками ресурсного потенціалу тих самих компонентів, й особливо мінералогічними субстратами, насамперед ґрунтами, що самі є результатом кумулюючого ефекту складної взаємодії абіогенних і біогенних факторів. Саме за режимних станів цих компонентів, їх ресурсних об'ємів у природних умовах відбувається екоотічний відбір видів живих організмів та реалізується їхній продуктивний потенціал.

Проте енергетично найбільш активним є автотрофний блок біогеоценозів, а саме блок фотосинтезуючих і насамперед вищих рослин, за допомогою яких у вигляді органічної маси в біогеоценоз надходять речовина та енергія, яка є первинною ланкою всіх біогеоценотичних процесів, формування різноманітних трофічних зв'язків, специфічності трансформаційних і міграційних явищ, а також біогеохімічного кругообігу речовин в екосистемі.

Оскільки склад органічних речовин, що надходять у біогеоценоз з рослинами, має видову належність, то й спрямованість і характер прояву вищезазначених процесів в екосистемі у великій мірі залежить від набору видів і утворюваних ними фітоценозів та разом з консортами гармонізованих біотичних систем, або так званих, за Б. М. Міркіним (2001), діючих живих ансамблей. Найсуттєвішою і формативно найвизначальнішою властивістю цих ансамблей є різноманітні взаємовідносини, що відбуваються на різних рівнях організації екосистем між окремими структурними елементами фітобіоти й біотичних систем у цілому та зовнішнім середовищем. Саме вони, які на сьогодні у всій своїй складності експериментально залишаються ще надзвичайно маловивченими, на всіх етапах розвитку біосфери були й знаходяться зараз в основі саморегуляції природних екосистем, їхньої еволюції, утворення сучасного біорізноманіття як форми існування живої матерії.

## **МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ**

Дослідження з поставленої проблеми проведене в стаціонарних польових дослідках Національного наукового центру «Інститут землеробства УААН» на темно-сірих опідзолених легкосуглинкових ґрунтах у північній частині Лісостепу України (дослідне господарство «Чабани», Києво-Святошинський район, Київська область). За Геоботанічним районуванням ... (1997) вона відноситься до Фастівського геоботанічного району Старокостянтинівсько-Білоцерківського (західно-північного) геоботанічного округу грабово-дубових лісів, остепнених лук і лучних степів. Частина досліджень проведена в польових дослідках на дернових крупнопилуватих легкосуглинкових ґрунтах у заплаві невеликої притоки р. Бучанка (колишнє дослідне господарство «Копилоче», Макарівський район тієї ж області), що зонально розташовані в південній частині Полісся й за тим самим районуванням знаходяться в межах Київсько-Макарівського геоботанічного району Київськополіського округу дубово-соснових ліщиново-орлякових, сосново-орлякових лісів і в минулому, до здійснення суцільної меліорації земель, евтрофних боліт.

Об'єктами для збору експериментального матеріалу були використані штучно створені сіяні трав'янисті біогеоценози, фітоценози яких склалися з районованих для зазначених місцевостей селекційних видів трав з родин *Poaceae* та *Fabaceae*. Агротехніку посіву трав, догляду за ними в роки користування здійснювали відповідно до загальноприйнятих методик (Методика ВИК ..., 1971 та ін.). Оцінку реакцій видів у фітоценозах на агроекологічні й конкурентні міжвидові зв'язки виконували за індикативними ознаками поведінки рослин на базі врахування динамічних явищ видової структури й будови ценозів, їхньої продуктивності, показників біологічних, еколого-ценотичних і морфометричних характеристик (Бельгард, 1950; Шенников, 1964; Раменский, 1971; Програма и методика биогеноценологических исследований, 1974 та ін.).

Алелопатичну дію фітокомпонентів в автотрофному блоці біогеоценозів установлювали за допомогою методу біотестів (Гродзинський, 1965, 1973). Водні витяжки робили в різні строки вегетації з надземної маси, коріння та ґрунту. Тестуючими культурами були крес-салат (*Lepidium sativum* L.), конюшина лучна (*Trifolium pratense* L.), конюшина повзуча (*Trifolium repens* L.), лядвенець польовий (*Lotus arvensis* Pers.) і люцерна посівна (*Medicago sativa* L.). Алелопатичний вплив визначали за темпами росту коріння тестуючих рослин в чашках Петрі. За контроль брали дистильовану воду.

Фенольні речовини з надземної маси та коріння рослин-донорів виділяли за методом Л. П. Олександрової, В. І. Осипової (1985), сумарний вміст їх визначали з реактивом Фоліна – Чокольта спектрофотометричним методом на Specol – 24 (Новожилова, 1970). Якісний та кількісний уміст амінокислот і фенолкарбонових кислот у ґрунті визначали за методикою А. М. Гродзинського, С. О. Горобець, Л. І. Крупа (1988).

## РЕЗУЛЬТАТИ ТА ЇХ ОБГОВОРЕННЯ

Взаємовідносини між живими організмами бувають прямі, обернені, або одночасно діючі в зазначених напрямках, й опосередковані. Вони в багатовидових біотичних системах мають складно динамічний дифузний характер з обов'язковим включенням у взаємодіючий комплекс видоспецифічних прижиттєвих і посмертних виділень, а на метаболічному рівні – особин системи захисних функцій окремих організмів. Найпотужнішою рушійною силою для більшості типів взаємодії між видами й окремими їх організмами є суперечність між біологічною здатністю їх до необмеженого розмноження й розселення, або, за висловом В. І. Вернадського (1978), «натиском життя» та обмеженістю для їхнього існування життєвих ресурсів, що визначають життєздатність організмів і їхню стійкість до різноманітних стресорів; у цілому – стратегію виживання в навколишньому середовищі.

Е. Піанка (1981), який вніс вагомий вклад у розроблення даної проблеми, за взаємовідносинами між окремими видами чи популяціями виділяє 8 взаємодій, а саме: 1) *конкуренцію*, тобто коли види чи популяції пригнічують одна одну, використовуючи один і той самий ресурс (позначається як  $-,-$ ); 2) *нейтралізм*, коли види не впливають один на одного, що в природі буває дуже рідко (0,0); 3) *мутуалізм* – одна з форм симбіозу – взаємодія популяцій має позитивний вплив одна на одну ( $+,+$ ); 4) *протокооперація* – взаємодія як і в попередньому випадку, але зв'язки не є обов'язковими, наприклад рак самітник і актинідія або за певних умов деякі види грибів і водоростей, що входять до складу лишайників, тощо; 5) *хижацтво* – популяція хижака знищує жертву та її членів ( $+,-$ ); 6) *паразитизм* – популяція паразита, що експлуатує і справляє негативний вплив на хазяїна ( $+,-$ ); 7) *коменсалізм*, коли популяція отримує вигоду, а популяція хазяїна не зазнає несприятливого впливу, як, наприклад, риби-причепи, прикріплюючись до акул, використовують їх як засіб переміщення в просторі; дуже поширена форма взаємовідносин ( $+,0$ ); 8) *аменсалізм*, коли одна популяція пригнічується, інша не зазнає впливу, наприклад ріст бактерій пригнічується плісневими грибами роду *Penicillium* в результаті виділення останніми пеніциліну ( $-,-0$ ).

У біогеоценозах, де різні життєві форми утворюють складні взаємодіючі біологічні системи, названі вище типи взаємовідносин, як правило, існують не у вигляді взаємодіючих пар, а інтегруються в тимчасово чи постійно діючі, у більшості дуже

змінювані в просторі й часі, комплекси, тобто мають політетичний характер прояву і часто досить високу взаємну обумовленість.

У формуванні структурно-функціональної організації автотрофного блоку будь-яких біогеоценозів, у тому числі й трав'янистих (луки, степи, болота, савани тощо), у якому відбувається зв'язування сонячної енергії і живлення зелених рослин вуглекислим газом й іншими мінеральними сполуками і який в еколого-трофічному ланцюзі піраміди становить перший трофічний рівень, без якого не можливим є існування в природі наступних трофічних рівнів («споживачів» або конкументів і редуцентів) і який завдяки видоспецифічній структурі визначає спрямованість трансформаційних і міграційних процесів в екосистемі, наймасштабніше значення належить конкурентним зв'язкам. Оскільки ці зв'язки та їх прями чи опосередковані наслідки в тій або іншій мірі присутні майже в усіх типах взаємодії між організмами біоти, то вони набувають універсальний характер і є визначальними в гармонізації біотичних комплексів з навколишнім середовищем.

У біогеоценозах як елементарних одиницях біосфери, які мають багаторівневу ієрархічну структуру будови (клітинний, організменний, популяційний, біогеоценотичний, біосферний), механізм реалізації конкурентних зв'язків між структурними елементами фітобіоти також набуває поліваріантний характер. Серед найбільш значущих для вищих рослин можна виділити насамперед такі рівні: 1) фізіологічний, або мікропротосуальний, що відбувається на молекулярному, клітинному й тканинному рівнях організації рослин. Він базується на індивідуально-видоспецифічних особливостях засвоєння, темпах і обсягах катіонно-аніонного обміну й споживання за допомогою кореневих систем рослин доступних або так званого обмінного фонду мінеральних й органічних поживних речовин ґрунтів та здатності змінювати умови існування для суміжних видів і їх особин у фітоценозах. Цей тип конкурентних взаємозв'язків В. М. Сукачов (1956) визначає як трансбіотичні коакції; 2) фізіолого-біохімічний, що відбувається на тому ж рівні фітоекосистем, але крім залучення катіонно-обмінних процесів засвоєння доступних речовин, взаємовідносин здійснюється через діяльність живих організмів і особливо консортивно пов'язаних видоспецифічних вузькоспеціалізованих ризосферних чи ендотрофних мікроорганізмів, які не тільки розширюють обсяг споживання обмінного фонду едафотонів, підвищують імунітет рослин, а й через трансформацію умов існування для конкурентів та зміни їх фізіологічного стану в значній мірі контролюють взаємовідносини між видами в ценозі (трансбіотичні коакції, за визначенням того ж автора).

Механізми реалізації конкурентних зв'язків на організменному рівні організації екосистем, які діють на базі попередніх рівнів і контролюються ними в плані прояву життєздатності особин, зводяться в основному до формування морфофізіологічної структури фітобіотичних систем і визначаються: 1) біологічною своєрідністю видів – їхньою тривалістю життєвого циклу, способів поширення та розмноження, темпів відростання, що визначають швидкість захоплення фізичного простору, створюючи тиск на суміжні види, й утримання його; 2) біоморфологічними ознаками – індивідуальною своєрідністю будови надземних і підземних органів (висота, габітуальна будова пагонів, розміри й просторове розміщення на них листя, морфологічна будова підземних пагонів і коріння та глибина проникнення їх в ґрунт тощо), що при сумісному виростанні видів визначають перерозподіл надземного й підземного обсягу фітоценозу та ступінь (повноту) використання його життєвих ресурсів і прояву ними середовищеперетворювальної дії; 3) екологічними властивостями фітобіотичних організмів, що виявляється в адаптивній своєрідності анатомічної структури їх органів та фізіономічно не виявлених генетико-фізіологічних реакціях на кількісні та якісні параметри навколишнього середовища, в основі яких лежить здатність клітинної плазми переносити холод, втрату вологи, нестачу світла тощо. Інтегровано на рівні видів ці реакції ідентифікуються у вигляді біоценоекологічних індексів компонентів біогеоценозів (Бельгард, 1950; Екофлора України, 1976; Боговін, 2003).

На популяційному рівні організації фітобіотичних систем найвизначальнішим регулюючим чинником формування популяцій і міжпопуляційних конкурентних відносин в біогеоценозі виступає ступінь внутривидової гетерогенності геномів видів,

тобто їхнє внутрішньовидове біорізноманіття, яке в умовах певного градієнтного екологічного простору на базі регуляційних механізмів нижчих рівнів організації екосистем із множини можливих варіантів дозволяє в певному часовому вимірі формувати стійкіші та ценотично активніші популяції ценозів.

На біогеоценотичному рівні конкурентні зв'язки здійснюються на основі еколого-біоморфологічної своєрідності фітоценопопуляцій і здатності їх відповідно до лімітуючих факторів едафотонів та екоотопів і стадій розвитку екосистем створювати ефективніші консортивні й асоціативні біологічні комплекси в системі трофічних ланцюгів пірамід і таким чином сильніше впливати на середовищеперетворювальні ефекти та трансформаційні потоки і кругообіг речовин у біогеоценозі.

У всіх випадках конкурентні зв'язки, що відбуваються на різних ієрархічних рівнях організації екосистем, мають пряму і зворотну дію. Зміна характеру та інтенсивності впливу антропогенних чи будь-яких інших факторів на біогеоценози, як правило, призводить до перебудови всіх конкурентних відносин на всіх рівнях їх організації, включаючи й мікропроцесуальний, пов'язаний із засвоєнням на клітинному рівні поживних речовин і зміною життєздатності живих організмів і їх реакцій на кількісні та якісні показники умов існування. Одночасно з цим разом з консортами відбувається перебудова біотичних комплексів в еколого-трофічних ланцюгах піраміди в бік більшої їх гармонізації відповідно до нових режимів функціонування екосистем.

Вивчення нами динамічних явищ, що відбуваються на базі конкурентних зв'язків у штучно створених фітобіотичних системах в процесі їх генезу, показало, що диференціація співвідношення видів у ценозах в результаті генетично обумовленої еколого-біологічної їх неоднорідності починається вже з проростання насіння та з'явлення сходів і далі, із змиканням травостою, вона істотно поглиблюється.

Так, на нормально зволжених низинних луках Полісся (господарство «Копилів», Макарівський район, Київська область) з поширенням дернових пилувато-супіщаних ґрунтів з умістом у шарі 0–20 см гумусу 1,56 %, рухомого фосфору – 12,8, обмінного калію – 6,8 мг на 100 г ґрунту, рН<sub>(КСІ)</sub> – 5,0 різні види злакових трав в одновидових посівах в межах того чи іншого фону добрив у перші чотири роки виявили високу стійкість і забезпечили наближену між собою врожайність, у той час як у присутності інших видів у сумішці з 6 тих самих видів злакових трав, представлених в однаковій частковій часті насіння, найурожайнішою виявилася *Dactylis glomerata* L., а в сумішці з 3 компонентів, у якій був відсутній вищезазначений ценотично сильний вид, що характеризується порівняно з іншими видами більш інтенсивним засвоєнням на одиницю активної маси коріння елементів живлення та швидкішими темпами відростання і захоплення фізичного простору, – *Festuca pratensis* Huds. (табл. 1).

Отже, як бачимо, окремі види, що вивчалися, дуже схожі між собою за реалізацією екологічних ніш в одновидових посівах, але різні в сумішках, тобто за наявності конкуренції з боку інших видів.

Внесення на фоні фосфорних і калійних добрив азоту, який у поживному ресурсі більшості трав'янистих біогеоценозів з мінеральними ґрунтами є у першому мінімумі, більше як удвічі підвищило загальну продуктивність угіддя та істотно підсилило переваги в ценозах зазначених едифікуючих видів у боротьбі за елементи мінерального живлення, вологу, а у взаємовідносинах з низовими травами – *Poa palustris* L., *Festuca rubra* L. s. str. й багатьма низкорослими спонтанними видами різнотрав'я – і за світло.

На п'ятому році користування, після зрідження в травостої *Dactylis glomerata* L. внаслідок несприятливої перезимівлі, а *Festuca pratensis* Huds. ще й як рослини невеликого довголіття, у шестикомпонентній сумішці провідне місце зайняв на фосфорно-калійному фоні толерантніший вид до рівня забезпеченості елементами мінерального живлення, у даному разі азотного, – *Festuca rubra* L. s. str., а на фоні N<sub>240</sub>P<sub>50</sub>K<sub>120</sub> – *Dactylis glomerata* L., яка при доброму забезпеченні азотом краще збереглася в рослинному покриві, й *Festuca rubra* L. s. str.; у потрібній злаковій сумішці відповідно маловибгаливе до умов живлення спонтанне різнотрав'я та вегетативно рухомий і вибагливий до родючості ґрунтів *Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub.

Зміною норми висіву насіння видів у сумішках певною мірою вдається послабити чи посилити фітоценотичне значення їх, але ці можливості, як показали наші



дані, обмежені й у більшості випадків за однаково сприятливих зовнішніх екологічних умов й однакового їх життєвого стану, що в значній мірі залежить від віку життя рослин, не змінюють векторність взаємовідносин між компонентами (табл. 2).

Так, за збільшення норм висіву насіння *Bromopsis inermis* (Leys.) Holub до 20 кг, а *Festuca pratensis* Huds. – до 18 кг/га, як і зменшення їх до 3 кг/га, незалежно від режимів використання, в сіяних ценозах явно переважала *Festuca pratensis* Huds. Поступалася вона більш довгорічному виду *Bromopsis inermis* (Leys.) Holub при сінокісному використанні лише на 4-му, а при пасовищному – на 5-му роках, на варіантах зі зниженою нормою висіву насіння *Festuca pratensis* Huds., тобто там, де вона за кількістю схожого насіння в сумішці поступалася *Bromopsis inermis* (Leys.) Holub в 6,1 рази.

Таблиця 2

**Вплив зміни норми висіву насіння видів трав у сумішках на співвідношення компонентів у рослинних угрупованнях, % від загальної участі в них компонентів**

Компоненти сумішки*	Норма висіву насіння, кг/га	Рік користування				
		1-й	2-й	3-й	4-й	5-й
<b>Сінокісне використання</b>						
<i>Bromopsis inermis</i> (Leys.) Holub	20	12,3	23,6	29,1	38,0	33,1
<i>Festuca pratensis</i> Huds.	3	49,2	60,6	36,6	20,0	12,1
<i>Bromopsis inermis</i> (Leys.) Holub	3	1,7	2,4	9,6	16,2	16,7
<i>Festuca pratensis</i> Huds.	20	77,4	83,9	52,8	45,5	35,2
<b>Пасовищне використання</b>						
<i>Bromopsis inermis</i> (Leys.) Holub	20	10,9	12,5	13,0	11,7	11,7
<i>Festuca pratensis</i> Huds.	3	37,0	62,0	39,4	22,4	10,7
<i>Bromopsis inermis</i> (Leys.) Holub	3	0,4	6,6	1,4	4,4	5,4
<i>Festuca pratensis</i> Huds.	20	52,4	70,1	58,4	56,8	20,3

Склад травосумішки: *Bromopsis inermis* (Leys.) Holub, 20 (3) + *Festuca pratensis* Huds., 3 (18), *Phleum pratense* L., 2 + *Trifolium pratense* L., 3, *Trifolium repens* L., 4 кг/га.

Проте за підвищеної норми висіву насіння *Festuca pratensis* Huds., де за рахунок внутрішньовидової генетичної гетерогенності складувалися кращі ресурсні можливості для екологічного відбору довговічніших особин і формування стійкішої в часі популяції зазначеного виду в фітоценозах, *Festuca pratensis* Huds. переважаючою залишилася й на п'ятому році використання рослинних угруповань.

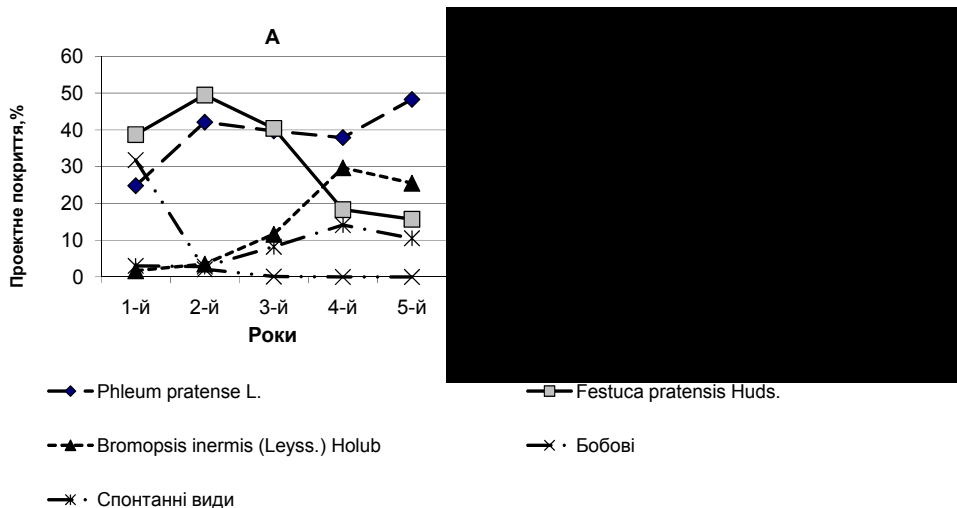
Однак слід зауважити, що характер конкурентних зв'язків у природних умовах не є постійним, а змінюються в просторі й часі і залежить, як ми вже бачили, від віку конкуруючих рослин, градієнтного виявлення умов місцезростання, характеру перезимівлі чи пошкодження шкідниками й хворобами та багатьох інших причин. Наприклад, навіть ценотично сильний вид на межі свого екологічного ареалу поширення, де життєздатність його дуже послаблюється, у більшості втрачає едифікуючу роль і поступається суміжним видам, які за еколого-ценотичним статусом знаходяться в більшій відповідності умовам зростання. У конкурентному змаганні, зрозуміло, у програтному положенні опиняються також види, у яких за віком життєвий цикл розвитку знаходиться на спаді.

Істотні корективи в конкурентні зв'язки, динамічні явища в ценозах (табл. 2, рисунок) та енергетичний вклад у баланс речовин біогеоценозів вносять характер та інтенсивність використання.

Саме за впливу цього антропогенного фактора, який відноситься до одного з найвпливовіших, у змінні конкретних зв'язків відіграють еколого-біоморфологічні особливості видів і насамперед будова їх надземних органів, які, як відомо, є основними трансформаторами сонячної енергії й користувачами фітосередовища як важливої частини біосфери. Різні види, маючи неоднакову морфометричну структуру пагонів (Боговін, 2001), що виявляється в неоднаковій їх висоті і характері розміщен-

ня на них найактивніших фотосинтезуючих органів – листя, своєрідно реагують на різні режими їх відчуження: при сінокісному використанні в рослинних угрупованнях отримує перевагу синюзія високорослих трав із слабким приземним облиственням. При пасовищному використанні домінуюче положення, як видно з рисунка, вже на п'ятому році зайняли спонтанні низькорослі види – *Poa pratensis* L. і *P. trivialis* L. із різнотрав'я при явному послабленні фітоценотичної ролі в ценозі *Phleum pratense* L. і особливо *Bromopsis inermis* (Leys.) Holub як типових сінокісних рослин.

Біологічні ознаки рослин, насамперед такі як тривалість життя, значну роль у визначенні конкурентних зв'язків набувають у демутаціях ценозів порушених земель, у тому числі і на перелогах, коли, залежно від умов, на початкових стадіях сингенезу відбувається швидка чи уповільнена заміна експлерентної групи рослин (одно- та дворічних бур'янів) багаторічниками як основними едифікаторами зонально й екологічно адаптованих ценозів. Останні, з'явившись за рахунок банку насіння ґрунтів чи будь-яким іншим шляхом у рослинному угрупованні й на постійно, навіть у зимовий період, закріплюючи за собою фізичний простір і поступово заповнюючи екологічні ніші за одночасної зміни фізичних і гідротермічних властивостей едафотопу, обмежують чи навіть повністю позбавляють одно- й малорічників розмножуватися насіннево й витісняють їх із ценозу.



**Вплив сінокісного (А) і пасовищного (Б) використання трав'янистих біогеоценозів на участь видів у фітоценозі, % від загального проективного покриття**

*Травосумішка: Phleum pratense L., 12 + Bromopsis inermis (Leys.) Holub, 3, Festuca pratensis Huds., 3 + Trifolium pratense L., 3 + Trifolium repens L., 4 кг/га*

У системі механізмів визначення конкурентних взаємовідносин, як і формування надзвичайно складних і багатовекторних консортивних зв'язків у біологічних системах, значна роль належить виділенням рослинами хімічних речовин, які є складовою частиною та результатом метаболічних процесів живих організмів чи мікробіальної трансформації їх відмерлих решток в еколого-трофічних ланцюгах екосистем. У складі зазначених виділень є багато інертних або фізіологічно малоактивних у прямій дії речовин щодо впливу на формування конкурентних зв'язків між біотичними елементами біогеоценозів, до яких належать насамперед вуглеводи, амінокислоти, вітаміни, ферменти тощо, та активних, що мають пряму стимулюючу чи пригнічуючу, або так звану, за визначенням багатьох авторів (*Molisch, 1937; Чернобривенко, 1956; Грюммер, 1957; Гродзинський, 1991, 1991a*), аллопатичну дію. Багато з цих речовин, особливо вторинного походження, таких як алкалоїди, глюкозиди, ефірні масла, складні органічні кислоти, поліфеноли, дубильні речовини, що виникли в процесі еволюції як засіб імунітету у живих організмів проти грибкових і бактеріальних



захворювань чи захисту від поїдання, мають високу видову належність і відіграють помітну роль у виживання видів у ценозах. Проте слід мати на увазі, що інертні сполуки, наприклад амінокислоти, які після цукрів надходять і нагромаджуються в ґрунті в найбільшій кількості (Самцевич, 1972; Кузнецова, 1982), під впливом специфічної мікрофлори можуть трансформуватися в активні сполуки і за певних умов істотно впливати на фізіологічні процеси і життєдіяльність рослин (Стефанський, 1992) та конкурентні відносини між видами в рослинних угрупованнях.

Визначеннями в нашій лабораторії (Єфремова, 2005, 2007) за допомогою співробітників Центрального республіканського ботанічного саду НАН України у різні періоди сезону на середньосуглинковому темно-сірому опідзоленому ґрунті в дослідному господарстві «Чабани» Національного наукового центру «Інститут землеробства УААН» фенолів з-під різних видів бобових трав бобово-злакових сумішок ідентифіковано 10 фенол-карбонових кислот (табл. 3), які є, як зазначає А. М. Гродзинський (1991), початком і кінцевою ланкою циклічного перетворення гумусових сполук у ґрунті та одним із найвпливовіших чинників визначення складу корисної мікрофлори, росту й розвитку рослин та характеру конкурентних зв'язків між компонентами ценозу.

Як видно з табл. 3, більше їх нагромаджувалося в першій половині вегетації – у травні, ніж у жовтні, причому провідне положення в усіх випадках належало ферулової кислоті та кумаровій, на частку яких припадало понад 60 % від сумарної їх кількості. Помітну роль у створенні алопатичного фону відігравали також ванілінова, а у весняний період – і протекатехова кислоти. У витяжках з надземних органів і коріння всі види бобових найбільше мали фенольних сполук у фазу бутонізації рослин, менше – у фазу плодоношення й найменше – на початку вегетації, тобто у фазі відростання.

Проте слід зауважити, що сумарна кількість фенольних сполук слабо або не завжди корелювала з пригнічувальною дією культури на суміжні рослини. У зазначених дослідженнях найбільшу пригнічувальну дію на інші види бобових трав справляли *Medicago sativa* L. та *Trifolium pratense* L., найменшу, а часом і позитивну – *Lotus arvensis* Pers. Хоча *Trifolium pratense* L., а часом й *Medicago sativa* L. менше, як видно з табл. 3, нагромаджували фенолів у ґрунті (*Medicago sativa* L. менше мали їх також у витяжках з надземної і кореневої маси) порівняно з *Lotus arvensis* Pers.

Таблиця 3

Склад карбонових кислот у ґрунті з-під різних видів бобових трав бобово-злакових сумішок, мг/кг, 2003 р.

Кислоти	Травень				Жовтень			
	<i>Trifolium pratense</i> L.	<i>Trifolium repens</i> L.	<i>Lotus arvensis</i> Pers.	<i>Medicago sativa</i> L.	<i>Trifolium pratense</i> L.	<i>Trifolium repens</i> L.	<i>Lotus arvensis</i> Pers.	<i>Medicago sativa</i> L.
Ферулова	10,9	9,8	11,4	13,1	8,1	8,8	6,9	8,1
п. Кумарова (транс.)	6,6	9,2	9,6	9,4	6,5	6,8	6,6	8,3
м. Кумарова	8,4	10,4	9,2	12,0	3,6	3,9	3,4	2,7
о. Кумарова	–	–	–	–	2,2	2,7	3,1	1,7
п. Кумарова (цис)	7,6	6,0	6,0	6,4	–	–	4,3	–
Сирингова	5,0	3,7	5,0	4,3	3,2	3,7	3,2	3,2
Ванілінова	4,6	4,3	5,7	5,0	3,7	4,3	2,4	2,7
п.- Оксibenзойна	6,4	4,9	6,4	6,8	1,6	2,5	2,1	2,4
2,4- Діоксибензойна	–	1,3	1,3	1,1	–	–	–	–
Протокатехова	–	6,0	–	6,8	–	–	–	–
<b>Сума кислот</b>	<b>49,5</b>	<b>55,6</b>	<b>54,6</b>	<b>64,9</b>	<b>28,9</b>	<b>38,7</b>	<b>32,0</b>	<b>24,1</b>

Така неузгодженість може бути пов'язана з наявністю в ґрунтах під *Medicago sativa* L. деяких інших сильних токсинів, зокрема сапонітів, на що свого часу для *Medicago sativa* L. вказували Е. Н. Мішустін, А. Н. Наумова (1955), А. Н. Наумова (1959) та ін.

Негативний вплив фізіологічно активних речовин, зокрема фенолів рослин-донорів на конкурентів, полягає в надмірному підсиленні в останніх процесів окислення та фосфорилування, що призводять до підвищення витрат енергії, яка потрібна їм для біосинтезу речовин. Цим гальмується ріст клітин і ростові процеси рослин у цілому. До того ж в результаті реакції окислювального декарбоксілювання під дією фенолоксидаз феноли легко в рослинах перетворюються в активні радикали та хінони, які порівняно з фенолами вирізняються набагато більшою біологічною активністю і сильно послаблюють, а в крайніх випадках призводять навіть до загибелі конкурентів у боротьбі за умови поживи чи інші життєві ресурси навколишнього середовища. Хоча в багатовидових фітобіотичних ценозах, де існують не парні, а багатокторні дифузні міжвидові конкурентні взаємовідносини між організмами, негативна дія прижиттєвих кореневих виділень, особливо, як зазначає Т. О. Работнов (1974), на добре забезпечених вологою ґрунтах значно послаблюється видоспецифічними консортивно чи асоціативно пов'язаними ризосферними мікроорганізмами реципієнтів. І тільки в тому випадку, коли детоксикаційні можливості зазначеної мікрофлори й нейтралізаційні механізми організмів не перевищують обсяги надходження до них токсинів, вони можуть відігравати певну роль у коректуванні міжбіотичних конкурентних зв'язків у біогеоценозах.

Проте на зміну умов зростання, а одночасно й на поведінку окремих видів у фітоценозах і біоти в цілому найбільше впливають відмерлі кореневі й надземні рештки рослин, що нагромаджуються в ґрунті та на його поверхні. Саме вони становлять наймогутніший матеріально-енергетичний ресурс ґрунтоутворення та формування родючості ґрунтів і їх найстабільнішого фонду гумусових органічних речовин, представлених групами гумінових, фульво-, а інколи й гіматомеланових (Фокин, 1986) кислот та гуматів, які, особливо дві перші групи, у своєму складі містять велику кількість різних сполук, у тому числі й токсичних речовин. Останні, маючи кумулятивний характер і за складом видоспецифічну окресленість, надходячи в рослини в незмінному вигляді і в разі відсутності в них відповідних ферментів, що переробляють токсини і залучають у метаболізм рослинних організмів, можуть нагромаджуватися в підвищених кількостях, пригнічувати і навіть викликати загибель рослин. У даному разі страждаючими можуть бути не тільки, а, можливо, і не стільки конкуруючі реципієнтні види, а насамперед донорні, особливо ті, що виростили впродовж тривалого часу на одному й тому ж місці в монодомінантних ценозах. Такі явища особливо сильно виявляються на деяких культурах. У наших дослідах триразове перезалуження *Medicago sativa* L. прискореним способом, що вирощувалася на одному й тому ж місці, спочатку через 3 роки, потім через 2 і в останнє через рік, під час яких в ґрунт великими разовими порціями (близько 600–700 ц/га свіжої або 150–160 ц/га сухої маси та 24–25 ц/га азотовмісних речовин – протеїну) потрапляли кореневі й пожнивні рештки даної культури, а разом з ними у значній кількості й фізіологічно-активні, зокрема фенольні та інші токсичні сполуки, створювали несприятливий алопатичний фон насамперед для самої люцерни.

Підвищене нагромадження зазначених сполук у ґрунті в даному разі могло відбуватися не лише за рахунок вивільнення їх під час розкладання відмерлих органічних решток як безпосередніх метаболітів і структурних елементів захисних систем організмів, а й шляхом мікробіологічного перетворення свіжої, зокрема високобілкової, органічної маси решток і особливо багатих лігніном «задерев'янілих» (каудексових) частин рослин *Medicago sativa* L. з утворенням нових похідних речовин фенольного типу та інших сполук як проміжних продуктів гуміфікації. Останні у взаємодії з іншими продуктами розкладу органічних решток – цукрами, амінокислотами, вітамінами, ферментами, різними дереватами дубильних речовин тощо, як відмічають М. М. Кононова (1957, 1963), Л. Н. Александрова (1966), Д. С. Орлов (1974), А. Д. Фокін (1986) та ін., конденсуються в гумусові речовини з детоксикацією та подальшою полімеризацією органічних сполук переважно ароматичного ряду у високомолекулярні сполуки більш зрілих стадій гуміфікації, створюють стабільну основу, що разом з мінеральною субстратною частиною біокосних систем визначають генетичні, фізико-хімічні властивості та загальну родючість ґрунтів.

У природних умовах наявність певної розбіжності процесів за обсягами та глибиною біохімічної і фізико-хімічної «переробки» речовин під час мінералізації рослинних решток і конденсації мономерних і полімерних циклічних сполук їх розкладу в гумусові речовини в ряді випадків, наприклад при більшому зміщенні балансу на користь мінералізаційних процесів, може забезпечувати по відношенню до певних видів рослин чи їх груп надмірне нагромадження токсинів у ґрунті та істотно погіршувати нормальний їх ріст і розвиток, а в крайніх випадках упродовж окремих сезонів чи навіть років позбавляти можливостей їхнього активного існування у фітоценозах.

У наших дослідженнях *Medicago sativa* L. після кожного перезалуження хоч і утворювала відносно густі сходи, але вони, особливо після третього пересівання, були дуже невіривні по густоті й висоті. Більшість із них перебувала в ювенільному стані (2–3 справжніх листочки) і впродовж вегетаційного періоду інтенсивно зріджувалася. До осені вже в рік сівби тут сформувався плямистий, на 80 % зріджений й дуже засмічений однорічними бур'янами травостій, у той час як поряд по безлюцерновому попереднику в цьому ж масиві утворився густий, інтенсивно зелений, високорослий люцерновий травостій, урожайність якого склала 467 ц/га зеленої маси при урожайності її по люцерновому попереднику 97 ц/га висіяної культури.

Послаблені рослини *Medicago sativa* L. після повторних її пересівань інтенсивніше пошкоджувалися хворобами та шкідниками, вирізнялися помітною хлоротичністю, що згідно з дослідженнями Е. Райса (1978) можна пов'язати з пригніченням фенолами фіксації і нітрифікації азоту симбіотичними й асоціативними мікроорганізмами при збереженні попередніх темпів денітрифікації його в ґрунті і, як наслідок, з істотним погіршенням азотного живлення рослин.

Слід зазначити, що в природних умовах у процесі еволюції види виробили цілий ряд захисних функцій і механізмів протидії проти ґрунтовтомлення з метою виживання їх у рослинному покриві біогеоценозів. В автотрофів вони реалізуються не лише на генетико-фізіологічному та консортивних рівнях у трофічних ланцюгах піраміди, а й на фітоценотичному, до яких в першу чергу відносяться: 1) наприклад, у багатьох видів бобових трав наявність розвитку в рослинних угрупованнях за принципом циклічної динаміки, тобто з періодичним їх появленням у ценозах через 3–5 років; 2) здійснення осциляційних або коливальних змін домінування із збереженням попередньо домінуючих видів у ценозі в пригніченому чи в латентному стані у вигляді життєздатного насіння; 3) набуття фітоценозами рухливої анізотропності на рівні мікропарцелярних структур; 4) переміщення рослин від центру первинного їх поновлення (кущів) з найвищим аделопатичним напруженням у бік їхньої периферії, часто з розпадом первинних кущів на окремі агрегації тощо. Проте ці надзвичайно важливі питання потребують подальшого вивчення та експериментальної конкретизації.

Отже, взаємовідносини живих організмів у біогеоценозі, як і вищих рослин у його автотрофному блоці, є надзвичайно важливим, але дуже складним і до останнього часу експериментально маловивченим розділом біологічної науки. Це комплексна проблема. Успішно вона може бути вирішена за участю фізіологів, геоботаніків, екологів, ґрунтознавців, агрохіміків, мікробіологів. Враховуючи, що взаємовідносини фітобіоти відбуваються в системі живі організми – середовище, для визначення механізмів їх реалізації необхідно враховувати як параметри середовища, їх змінності впродовж сезону й за роками, так і параметри живих організмів і особливо автотрофів – зелених рослин. В ідеалі, як зазначає А. М. Гродзинський (1991а) «ми повинні були б для кожної рослини знайти основні характеристики його потенційних можливостей, як інженер знає характеристики тієї або іншої машини і може передбачити її поведінку в тій або іншій ситуації» (с. 201). Зрозуміло, що для рослин не може бути таких чітких характеристик, оскільки вони залежать від багатьох зовнішніх і внутрішніх, часто неоднозначно змінюваних чинників. Проте окремі відносні показники можуть бути корисними.

Крім прямого визначення фізіолого-біохімічних процесів і пов'язаних з ними властивостей рослин та параметрів їх середовищеперетворювальної дії в ценозах, на нашу думку, для зазначених цілей можуть бути використані показники екологоценобіотичного статусу видів (Бельгард, 1950; Екофлора України, 1976; Боговін, 2003 та

ін.), які дозволяють здійснювати флористико-індивідуалістичний аналіз рослинних угруповань як функціональних систем і досить впевнено визначати в них відповідно до конкретних зовнішніх умов існування фітоценотичну роль того чи іншого виду як ценозоутворювача на будь-якій стадії розвитку біогеоценозу, установлювати типи фітоценозів та ступінь у них віолентності компонентів або, як зараз прийнято, за вченням Раменського-Грайма (Миркин, 2001) називати стратегіями виживання видів. Розширення та поглиблення досліджень у зазначеному напрямі дозволить глибше теоретично усвідомити досліджувану проблему та, що надзвичайно важливо, планувати ефективніші практичні шляхи і методи відтворення, оптимізації функціонування екосистем, надійніше прогнозувати особливості їхнього подальшого розвитку.

## ВИСНОВКИ

Взаємодія живих організмів при сумісному їх існуванні є найсуттєвішою властивістю будь-яких біологічних систем і визначальним чинником формування їх видової і функціональної структури, біорізноманіття та біоценогенезу в цілому. Вирішальна роль у визначенні особливостей цих зв'язків належить енергетично найактивнішій початковій ланці всіх біогеоценотичних процесів – автотрофним рослинам – перетворювачам сонячної енергії у хімічну, яка в результаті видоспецифічності дії її компонентів у взаємодії з абіотичними умовами їхнього існування визначає характер консортивних і асоціативних зв'язків в еколого-трофічних ланцюгах піраміди біогеоценозів, спрямованість трансформаційних і міграційних процесів та обсяги біогеохімічного кругообігу речовин як основи підтримання градієнтів навколишнього середовища й біосфери в цілому на оптимальному рівні для життя як унікального планетарного явища.

Взаємовідносини, як і механізми їх реалізації, у біогеоценозах мають надзвичайно складний в ієрархічному плані їх прояву характер та неоднозначну в просторі й часі векторність, і тому вивчення їх потребує інтегрального (комплексного) підходу за участю фізіологів, біохіміків, геоботаніків, ґрунтознавців, агро- та геохіміків, мікробіологів, фітопатологів й інших. Комплексне вивчення зазначеної проблеми дозволить глибше з'ясувати еволюційні процеси, розробити найефективніші підходи й методи прогнозування та оптимізації функціонування природно-територіальних комплексів в умовах постійної флуктуаційної й сукцесійної змінності та різного ступеня їх синантропізації.

## СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

- Александрова Л. Н.** О механизме образования гумусовых веществ в процессах превращения их в почве // Гумус и биологическая аккумуляция элементов в почве: Зап. Ленингр. с.-х. ин-та. – Л., 1966. – Т. 105, вып. 1. – С. 3-29.
- Александрова Л. П.** Методика фракционирования фенольных соединений тканей хвойных / Л. П. Александрова, В. И. Осипова // Исследования обмена веществ древесных растений. – Новосибирск: Наука, 1985. – С. 96-102
- Бельгард А. Л.** Лесная растительность юго-востока УССР. – К.: Изд-во КГУ, 1950. – 246 с.
- Боговін А. В.** Морфометричні особливості багаторічних трав та їх роль у формуванні вертикальної структури лучних фітоценозів / А. В. Боговін, О. М. Давидюк // 36. наук. пр. Ін-ту землеробства УААН. – К.: Фітосоціоцентр, 2001. – Вип. 2. – С.47-52.
- Боговін А. В.** Екологічний аналіз рослинності природних біогеоценозів (фізіогномічні та флористико-індивідуалістичні аспекти аналізу в екології) / А. В. Боговін, А. П. Травлев, Н. А. Білова, С. В. Дудник // Екологія та ноосферологія. – 2003. – Т. 13, № 1-2. – С. 4-11.
- Вернадский В. И.** Живое вещество. – М.: Наука, 1978. – 358 с.
- Геоботаничне районування** Української РСР. – К.: Наук. думка, 1977. – 394 с.
- Гродзинський А. М.** Основи хімічної взаємодії рослин. – К.: Наук. думка, 1973. – 205 с.
- Гродзинский А. М.** Руководство по применению биохимических методов в аллелопатических исследованиях почв / А. М. Гродзинский, С. А. Горобец, Л. И. Крупа. – К., 1988. – 18 с.
- Гродзинский А. М.** Химическая природа почвенных токсинов // Аллелопатия растений и почвоотомление: Избр. тр. – К.: Наук. думка, 1991а. – С. 276-291.
- Гродзинский Д. М.** Изучение физиологических и биохимических процессов в растительных сообществах // Аллелопатия растений и почвоотомление: Избр. тр. – К.: Наук. думка, 1991. – С. 197-203.

- Грюммер Г.** Взаимное влияние высших растений. Аллелопатия. – М.: Изд-во иностр. лит., 1957. – 261 с.
- Екофлора України:** Т. 1 // Я. П. Дідух, П. Т. Плюта, В. В. Протопопова та ін. – К.: Наук. думка, 1976. – 191 с.
- Сфремова Г. В.** Аллелопатична активність фенольних сполук у бобово-злакових травостоях // Зб. наук. пр. Ін-ту землеробства УААН. – К.: ЕКМО, 2005. – Вип. 1-2. – С. 113-117.
- Сфремова Г. В.** Вплив підсівання бобових трав на продуктивність лучних угідь у північному Лісостепу України: Дис... канд. с.-г. наук; 06.01.12. – К., 2007. – 242 с.
- Кононова М. М.** Важнейшие итоги исследования почвенного гумуса // Почвоведение. – 1957. – № 11. – С. 43-61.
- Кононова М. М.** Органическое вещество почвы. – М.: Изд-во АН СССР, 1963. – 314 с.
- Кузнецова Г. А.** Растения – источники биологически активных веществ // Журн. общ. биологии. – 1982. – 43, № 1. – С. 64-67.
- Методика опытов** на сенокосах и пастбищах. – М.: ВИК, 1971. – Ч. 1. – 232 с.
- Миркин Б. М.** Современная наука о растительности / Б. М. Миркин и др. – М.: Лотос, 2001. – 204 с.
- Мишустин Е. Н.** Выделение токсических веществ люцерной и влияние их на хлопчатник и микрофлору почвы / Е. Н. Мишустин, А. Н. Наумова // Изв. АН СССР. Сер. биол. – 1955. – № 6. – С. 3-9.
- Наумова А. Н.** Некоторые токсические вещества в сероземной почве под культурой люцерны и влияние их на микрофлору // Микробиология на службе сельского хозяйства. – М.: Сельхозгиз, 1959. – С. 39-43.
- Новожилова К. В.** Применение методов биохимии в исследованиях по защите растений: Метод. указания / К. В. Новожилова, С. Л. Тютерева. – Л.: ВИЗР, 1976. – 134 с.
- Орлов Д. С.** Гумусовые кислоты почв. – М.: Изд-во МГУ, 1974. – 333 с.
- Пианка Э.** Эволюционная экология. – М.: Мир, 1981. – 400 с.
- Программа и методика** биогеоценологических исследований. – М.: Наука, 1974. – 453 с.
- Работнов Т. А.** Луговедение. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1974. – 384 с.
- Раменский Л. Г.** Учет и описание растительности (на основе проективного покрытия) // Изб. работы: проблемы и методы изучения растительного покрова. – Л.: Наука, Ленингр. отд., 1971. – С. 57-106.
- Райс Э.** Аллелопатия. – М.: Мир, 1978. – 398 с.
- Самцевич С. А.** Взаимоотношения микроорганизмов почвы и высших растений // Микроорганизмы почвы и растение. – Минск: Наука и техника, 1972. – С. 24-33.
- Стефанский К. С.** Определение аллелопатической активности аминокислот // Круговорот аллелопатически активных веществ в биогеоценозах. – К.: Наук. думка, 1992. – С. 147-154.
- Сукачев В. Н.** О некоторых современных проблемах изучения растительного покрова // Ботан. журн. – 1956. – Т. 41, № 4. – С. 476-486.
- Фокин А. Д.** Почва, биосфера и жизнь на Земле. – М.: Наука, 1986. – 170 с.
- Чернобривенко С. И.** Биологическая роль растительных выделений и межвидовые взаимоотношения в смешанных посевах. – М.: Сов. наука, 1956. – 193 с.
- Шенников А. П.** Введение в геоботанику. – Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1964. – 447 с.
- Molisch H.** Der Einfluss Pflanze auf die andere Allelopathie. – Jena, 1937. – 102 S.

*Надійшла до редколегії 14.08.08*