

13. **Медведев В. В.** К вопросу об использовании баз данных в агропочвоведении / В. В. Медведев, Т. Н. Лактионова // Вісник ХДАУ, сер: Грунтознавство, агрохімія, землеробство, лісове господарство, 2001. – № 3. – С. 79–82.

14. **Работнов Т. А.** Некоторые вопросы изучения почвы как компонента биогеоценоза / Т. А. Работнов // Вестник МГУ, 1974. – № 3. – С. 10–18.

15. **Сибирцев Н. М.** Почвоведение / Н. М. Сибирцев // 3-е изд., посмерт. – СПб, 1914. – 504 с.

16. **Тихоненко Д. Г.** Про класифікацію ґрунтів України / Д. Г. Тихоненко // Вісник ХДАУ, сер. : Грунтознавство, агрохімія, землеробство, лісове господарство, 2001. – № 3. – С. 33–39.

17. **Уранов А. А.** О сопряженности компонентов растительного ценоза / А. А. Уранов // Уч. зап. Моск. гос. пед. ин-та, 1931. – С. 59–85.

18. **Шеляг-Сосонко Ю. Р.** Концептуальні засади наукового розуміння біорозмаїття / Ю. Р. Шеляг-Сосонко, І. Г. Ємельянов // Конвенція про біологічне розмаїття: громадська обізнаність та участь. – К., 1997. – С. 11–23.

Надійшла до редколегії 4.02.2013.

УДК 581.524

¹В. І. Шанда, ²Н. В. Ворошилова

¹Криворізький національний університет

²Таврійський національний університет ім. В. І. Вернадського

АСПЕКТИ ФУНДАМЕНТАЛЬНОЇ ЕКОЛОГІЇ: СКЛАД УГРУПОВАНЬ ОРГАНІЗМІВ

Теорія складу угруповань організмів пов'язана з проблемами біологічного різноманіття планети. Складу притаманні системні ознаки та властивості, він може аналізуватися на основі різних підходів, позицій наукового бачення та різнорівневої організованості.

Ключові слова: склад, елемент, таксон, екоморфа, ємність, фонд, взаємозумовлене існування, інтегративна толерантність.

Теория состава сообществ организмов связана с проблемами биологического разнообразия планеты. Составу присущи системные признаки и свойства, он может анализироваться на основе различных подходов, позиций научного видения и разноуровневой организованности.

Ключевые слова: состав, элемент, таксон, екоморфа, ёмкость, фонд, взаимообусловленное существование, интегративная толерантность.

The theory of composition of organism associations is connected with problems of biological variety of the planet. The composition has system signs and properties, it may be analyzed on the base of different approaches, positions of scientific vision and orderliness of different levels.

Key words: composition, element, taxonomic unit, ecomorpha, capacity, fund, compelled existence, integrated tolerance.

Теорія складу угруповань організмів була та залишається полем широкого осмислення його суті на основі визначень різнорівневих і рівнозначущих понять, які об'єктивно чи суб'єктивно характеризують його елементи та компоненти за їх таксономічним, вузькоценотичним, широким екологічним і генетичним змістом [1–3; 8; 9; 12; 15; 19; 21; 22; 27; 28; 30; 31; 34; 44].

Об'єкти та методи досліджень. Системні ознаки та властивості складу угруповань організмів як теоретичного об'єкта досліджень можуть аналізуватися з по-

зицій загальнонаукової та дисциплінарної екологічної методології, відповідно до певних рівнянь формалізації, елементно-структурного підходу, таксономічних і екоморфічних узагальнень.

Обговорення результатів. Склад угруповань організмів (біогеоценозів) як невизначено великої сукупності живих організмів різних царств живої природи, який притаманні нероз'ємна єдність у самій собі та з усією множиною структур і факторів неживої природи (абіотичного, біогенного, біокосного, косного характеру) в певному, більш-менш однорідному, відчленованому від інших, просторі (об'ємі) біосфери, з певним рівнем циклічного функціонування, може вивчатися на субмікроскопічному та мікроскопічному рівнях і в межах мезо-, макро- та, можливо, мега-розмірностей фізико-хімічними та біологічними методами, з виявленням ізотопно-атомних, молекулярних, хімічних, фізичних, мас-енергетичних, стереометричних, таксономічних, фенотипічних, екологічних відмінностей і ємностей. Це відповідає суті угруповання (біогеоценозу) як елементарної структурно-функціональної одиниці біосфери в цілому та, зокрема, її біорізноманіття, яке проявляється в таксономічній, екоморфічній, фенотипічній, фізіолого-біохімічній дискретності, в центричній і функціональній ієрархічності в різних просторово-часових масштабах еволюції цього угруповання та всього ландшафту в цілому.

Проблема біологічного різноманіття як феномену організованості біосфери має розглядатися не тільки на таксономічному або на центричному, екосистемному рівнях, а й у широких – еволюційному та екологічному – підходах, однак все це не вичерпує її проявів [4; 22; 44].

У неоднакових, часто несумісних, просторово-часових масштабах еволюції органічного світу на різних рівнях організованості та розмірності елементів (від мікро- до мегавеличин) прослідковувалися різні зміни біорізноманіття, за яких виникали, розвивалися та зникали крупні таксони, таксономічні групи [8; 9; 16; 21; 22; 25; 26; 27; 29; 30–34].

Невизначено велике таксономічне різноманіття форм життя, без урахування індивідуальної, екологічної мінливості, які виникли в процесі еволюції, було та залишається об'єктивно мінливою сутністю, з коливальним невпорядкованим характером прояву. Її рухомість у часах і в просторах геологічної історії Землі мало з'ясована, проте безперечно є складно зумовленою внутрішніми та зовнішніми факторами [42].

Можливим є те, що: 1) сучасні зміни біорізноманіття не мають тотального характеру, захоплюють частково певні рівні чи царства органічного світу, частково окремі таксони чи таксономічні групи; 2) супроводжуються зростанням внутрішньо таксономічної та екологічної мінливості, ускладненням проявів індивідуальних особливостей форм живого; 3) спалахи та спади біологічного різноманіття є об'єктивними, хвилеподібними, часово-різномасштабними; 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 або корелювати з внутрішньовидовою; 7) має місце нерівномірність змін основних і нейтральних ознак; 8) відчутні зміни біологічного різноманіття є етапом еволюції життя, який об'єктивно націлений на нові зрушення (спалахи чи спади) в осяжних або неосяжних часових масштабах; 9) кожний рівень біологічного різноманіття (молекулярний, клітинний, організменний, 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 відносній стабільності можуть не корелювати; 11) збіги чи розбіжності змін складу організмів у різних рівнях і формах його дискретності є мало вивченим, імовірним і осмисленим явищем [39–42].

Склад угруповань організмів є великою системою з невизначено великою множиною зв'язків взаємодіючих різноякісних елементів і компонентів на фоні внутрішньої та зовнішньої факторіальної зумовленості. Склад угруповань організмів є такою сукупністю елементів і компонентів, яка формується та розвивається в постійній рухомості його складових за рахунок їх взаємин і реагування та впливу на середовища, в яких вони перебувають, які їх оточують та які вони видозмінюють.

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

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

Така об'єктивно існуюча нестабільність складу логічно вимагає уточнення введеного в екологію В. М. Марковим [16] поняття «видова ємність», яка визначає число видів, «нормально» існуючих в угрупованні. Саме уявлення про норму існування є досить розмитим, воно може включати різні стани організмів. Екологічна ємність Маркова імовірно не враховує тих видів, які деградують, випадково попадають в угруповання, мігрують або перебувають в угрупованні в мінімальних чи зникаючих кількостях. Виходячи з цього, стан складу організмів будь-якого угруповання, в межах певних царств живої природи і різних таксонів, доцільніше визначати як таксономічну ємність угруповання (за числом усіх видів) в кожний даний момент його існування або таксономічну ємність будь-якої родини, роду стосовно, насамперед, рослинних, тваринних організмів і грибів. Відносно числа життєвих форм або екоморф (за будь-якою системою їх класифікації), які входять до складу угруповання або родини, роду живих організмів, можна використати поняття «екоморфічна ємність» з абсолютним кількісним або відносним (%) визначенням числа екоморф тієї чи іншої групи. Зауважимо також, що поняття «ємність» відносно складу організмів може виражатися не тільки в таксономічному та екоморфічному аспектах, а й стосовно екоморфозної, модифікаційної, стереометричної, фенотипічної, інформаційної ємностей тощо. Кожна одиниця ємностей відзначається своїм фондом біорізноманіття. Склад як сукупність генотипів, біологічних індивідуальностей ще недостатньо теоретично осмислений в теорії екології. Це потребує методологічних розробок як із позицій його специфічності, унікальності, так і формалізації.

Екоморфи різних класифікаційних груп включають певне число видів, різних таксонів, тому для такої характеристики екоморф можна використати поняття таксономічний фонд, з абсолютними (за кількістю) або відносними (%) показниками числа видів, від їх загального числа в межах тієї чи іншої групи [39–42].

Убуваючі ряди родин за числом родів і видів складають таксономічні спектри угруповань, а убуваючі ряди екоморф (за їх таксономічними фондами) є екоморфічними спектрами як угруповань, так і родин рослин, тварин, грибів.

Сукупностям організмів, які складають угруповання, притаманні різні міри сумативності, цілісності, впорядкованості, хаотичності, динаміки, аб- і адаптивності, інтегративності. Як системні ознаки складу угруповань (як сукупності організмів) визначимо відчленованість (ізоляцію) від інших, дискретність, організованість, ємність, ріст, множинність із похідними поняттями «елемент», «компонент», «підсистема». Серед властивостей складу відзначимо стан, диференційованість, ієрархічність, активність, взаємозв'язки, саморегуляцію, аб- і адаптаційність, генезис, розвиток, динаміку, незамкненість, інтеграцію, екологічний полі-

морфізм (у широкому розумінні) та генетичну гетерогенність. Різномірне дискретність виявляється в ценотичній і функціональній ієрархічності, різних формах загальної і специфічної активності, поліфункціональності. З позицій загальної теорії систем ці ознаки та властивості можуть бути значно розширені та диференційовані.

У теорії складу можна виділити аналітичний і синтетичний підходи щодо елементів, компонентів, частин і підсистем, а, відповідно його системних ознак і властивостей, слід виділити субстратний і функціональний підходи, за якими аналіз складу може здійснюватися як у статиці, так і в динаміці, з фіксованими моментами адаптивності та саморегулювання.

Склад як результуючий вираз формування та розвитку угруповання, адаптивна сукупність організмів може відображатися таксономічними та екоморфічними спектрами у вигляді убуючих рядів, таблиць, графіків деревоподібної форми, колоно- та кругоподібних діаграм [40].

Поняття «елемент» як далі неподільної сутності щодо будь-якого рослинного, тваринного чи грибового організму відповідає його індивідуалістичному розумінню. Воно може бути використане в теорії складу різних угруповань, але з певною довільністю, якщо абстрагуватися від явищ метамерії, колоніальності, клонування, природних поділів, дроблення організмів і формування агамних комплексів із невизначеними індивідуальностями. Склад будь-якого угруповання як сукупності індивідів, індивідуальних форм, генотипів різної складності, елементів різних царств живої природи, характеризує його індивідуальність, унікальність. Склад організмів кожного угруповання визначає його таксономічну, екоморфічну, фенетичну, генетичну ємності. Елементи всіх рівнів організованості складу певним чином пов'язані між собою. Принцип урахування певної спорідненості таких груп на основі суміжності ємностей, фондів [40] служить розширенню, осмисленню складу угруповань, розвитку нових аспектів їх аналізу, особливо на основі розмірнісного, стереобіологічного [42] підходів. Багатство форм угруповань організмів у межах кожного таксона має різні просторово-часові вияви в їх існуванні та еволюції.

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

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

Екологічний і таксономічний спектр може бути представлений як спряжений, подвійний ряд числових співвідношень таксонів і специфічних (за принципом і визначенням) життєвих форм рослинного угруповання. Екологічний і таксономічний спектр є природною, нежорстко детермінованою системою характеристики угруповань. Має сенс теоретичне та практичне розчленування екологічного і таксономічного спектра як подвійних рядів, з яких один є багатоваріантним, а другий – обмеженим у наборі компонентів.

Рослинні таксони та різні життєві форми можуть складати ряди рясності, щільності, покриття, чисельності, коефіцієнтів розмноження, типів розміщення організмів, популяцій, показників біомаси, енергії, певних речовин та хімічних

елементів, накопичених у цій 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 (графи деревоподібної форми, кругові та стовпчасті діаграми, схеми), в тому числі імітувати екологічні піраміди чисел, біомас, енергії, якщо дотримується принцип послідовного зменшення або наростання певних кількостей.

Динаміка екологічного і таксономічного спектра може відбивати: 1) гомологічні неспецифічні та специфічні реакції угруповань на зовнішні впливи; 2) стан автогенезу угруповання. Зміни екологічного і таксономічного спектра угруповань зонального типу можуть давати ряди гомологічної мінливості.

Визначення таксономічних фондів та спектрів тих екоморф, які складають рослинні угруповання на різних стадіях (і фазах) сингенезу, має сенс у теоретичному та прикладному відношеннях. Екоморфа є терміном, який лежить у спряженому ряді таких понять як біоморфа, біотип, життєва форма, екада, екобіоморфа, ековид, екодим, екологічні групи, клин, модифікація, раса, екоелемент, екофен, епіморфа, пластодим, феноїд. Усі ці поняття 1) неоднозначно, з повторенням та доповненнями, тлумачаться різними авторами на підставі певної довільності та відносності принципів і критеріїв їх визначення; 2) мають деяку міру тождності через обов'язкове визнання формотвірного, селективного, здебільшого спадково закріпленого, впливу середовища та окремих його факторів на рослинні організми, котрий виявляється фізіономічно в їх морфології (і в цілому, і в габітусі), анатомії, фізіології, біохімії та інших пристосувальних ознаках, властивостях, функціях, реакціях, які забезпечують їх існування. Екоморфи, за О. Л. Бельгардом [2], – це такі життєві форми рослин, які відображають їх пристосування до всього біогеоценозу в цілому (ценоморфи), або до окремих його структурних компонентів: до кліматопу – клімаморфи, термотопу – термоморфи, геліотопу – геліоморфи, трофотопу – трофоморфи, гідрологічних умов – гігоморфи. З позиції загальнонаукової методології екологічної науки доцільно, на наш погляд, розширити уявлення про компоненти біогеоценозів, включивши в їх число простір і час. Тоді життєві форми, котрим властиві різні пристосувальні ознаки та властивості в заселенні та утриманні простору угруповання, можна назвати топоекоморфами та хороekomорфами, а ті, які характеризуються різними рухами в часі, – хроноекоморфами. До цього слід додати, що Дж. Сімпсон [26] мав достатньо підстав включати час у число параметрів екологічної ніші. З позицій стереоекології [42] за формами тіл, формами захопленого тілами простору можна виділити особливий тип екоморф – стереоекоморфи.

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

Екологічна поліморфність популяцій проявляється різними морфофізіологічними, біохімічними, ритмологічними формами (екологічні раси, екотипи), які зумовлені їх гетерозиготністю [17; 26; 45].

Екологічна характеристика складу рослинного угруповання за екоморфами (певної класифікаційної групи) значно звужує поле екологічного аналізу, проте, на наш погляд, дає цілком надійну відносно картину стану угруповання у відповідний момент його існування. Розгорнутий екологічний опис складу рослинного угруповання можна реалізувати на підставі використання різних систем життєвих форм. Таксономічний фонд і різноманіття екоморф багатогранно визначаються за принципами їх опису та визначення. Таксономічний фонд екоморф характери-

зується числом видів, родів, родин та їх співвідношеннями (спектрами). Одні й ті самі та різні види можуть вписуватися в таксономічну характеристику тієї чи іншої екоморфи. Разом із тим різні екоморфи екологічно характеризують види на основі їх генетичної гетерогенності та екологічного потенціалу.

У розвитку угруповання таксономічні фонди і спектри екоморф можуть спрощуватися, збагачуватися, стабілізуватися. Еволюція таксономічних фондів екоморф іде в напрямі 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.

Таксономічний фонд екоморф різних типів у цілому відповідає видовому об'єму угруповання, він об'єктивно залежить від екологічних потенцій видів і суб'єктивно – від принципів, підходів визначення екоморф і життєвих форм.

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

У загальній теорії сингенезу ряди серійних угруповань можна розглядати як ряди таксономічних спектрів і фондів екоморф. Побудова деталізованих схем та визначення таксономічних фондів спектрів різнотипних життєвих форм рослинного угруповання є об'єктивно складним, багатомким, громіздким завданням, але таким, яке поглиблює та розширює уявлення про екологічний склад рослинних угруповань та перспектив їх регулювання людиною.

Екоморфічна ємність будь-якого таксона є показником його екологічних, адаптивних можливостей. Такі екологічні потенції є еволюційно зумовленими та спадково визначаються: 1) екологічним спектром, тобто такою інтегрованою сукупністю екологічних амплітуд [39; 41], яка розширює або звужує його екологічні валентності; 2) географічним поширенням; 3) межами чи об'ємом екологічної пластичності, тобто екологічним поліморфізмом (екоциди, екотипи, екологічні раси, життєві форми); 4) адаптивними модифікаціями анатомо-морфічного, фізіолого-біохімічного, репродуктивного характеру, котрі ілюструють спектри генотипічних норм реакцій видів.

Оцінка будь-якого рослинного таксона з позицій учення про життєві форми дозволяє виявити їх різну екоморфічну ємність на основі тих або інших підходів до визначення життєвих форм і, зокрема, екоморф.

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

Екоморфні 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 їх внутрішньопопуляційного і внутрішньовидового поліморфізму, видової та родової різноманітності, родин, класів і входять до кола теоретичних уявлень еволюційної ботаніки, екології, теорії систематики.

М. В. Тимофєєв-Ресовський, М. М. Воронцов, О. В. Яблоков [29] зазначають як приклад алогенезу на рівні класу розвиток магноліофітів, які утворили множинну життєвих форм, пристосованих до різних умов існування. Ці автори підкреслили, що кількість видів певного крупного таксона характеризує його еволюційний стан: велика кількість видів того чи іншого роду свідчить про його біологічний прогрес. Зберігальна та добиральна еволюція таксонів йде в напрямку збільшення їх екологічної пластичності та підсилення середовищевірних функцій.

Екоморфи різних типів вписуються в той чи інший таксон відповідно до його адаптивних, екологічних, генетично визначених ознак і властивостей. Здатність формувати певні життєві форми чи адаптивні модифікації є специфічною для кожного таксона, вона може обмежуватися чи збільшуватися внаслідок впливу угруповання. Адаптивні екологічні можливості будь-яких таксонів рослинного угруповання виражені певними життєвими формами, а також екологічними модифікаціями (екадами, екофенами). Таксономічно близькі види, роди, родини можуть визначатися гомологічними рядами екоморф і екологічних модифікацій.

Екоморфозна, екадна або екофенна ємність будь-якого виду характеризує його фенотипічні норми реакції. Екобіоморфічні ємності та спектри таксонів можуть не збігатися з такими ж сумарними для рослинного угруповання.

На різних етапах сингенезу окремі таксони включають різні екоморфи та їх ємності. Різні екоморфи мають різні таксономічні фонди. В сингенезі при наближенні до більш-менш стабільного стану змінюються екоморфічні ємності та спектри основних таксонів.

Складання угруповань є неперервним, включає різні явища і підпорядковане процесам попадання, проникнення, втиснення, виживання видів у незайнятих просторах і в угрупованнях. Разом із тим, слід зазначити, що склад об'єктивно формується і переформовується на основі незбігу інтенсивності життєвих процесів видів угруповання, що завжди зумовлює елімінацію мета- або гіпобіоз певних 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. Це властивість будь-якого виду утворювати стійкі поєднання з іншими видами на фоні екологічних і ценотичних факторів, вона має вираз притягнення, спряження, пов'язана із сумісним і окремим траплянням видів, відбиває ценотичну роль видів із сумісними зростаючим і убуваючим траплянням.

Склад угруповань у стереоекологічному плані або як система рослинних стереоморф може бути представлений неспорідненими геометричними формами складної просторової організованості, відбиваючи узгодженість зайняття та взаємопроникнення.

Зональна еволюція екоморф іде в напрямку стабілізації їх таксономічних фондів, а еволюція таксонів спричинює збільшення їх екоморфічних ємностей. Отже, склад рослинного угруповання слід характеризувати на підставі адаптивного та неадаптивного, спадково і неспадково визначеного реагування рослин, що в цілому характеризує середовище угруповання, роль окремих екологічних факторів, екологічні позиції та потенції видів.

У системі складу рослинних угруповань є елементи та компоненти (індивіди, групи, ценопопуляції видів), які відзначаються різними рівнями толерантності щодо абіотичних і біотичних факторів окремо та загальної інтегративної ценотично (синекологічно) зумовленої. При цьому найвразливіші з них можуть обмежувати стабільність та існування угруповання за певної зміни умов, деградуєючи у своїй життєдіяльності та випадаючи з травостою чи деревостану [39]. Відповідно до цього уявлення про аут- і синекологію амплітуди та оптимуми тих чи інших видів мають бути уточнені. Ці амплітуди, незважаючи на певні умовність, перехідну історичність їх визначень і незакінченість обґрунтувань, пояснюють прояви різного рівня стійкості або утримання екологічних позицій видами в межах коливань напруження, концентрації чи діапазону дії того чи іншого фактора. Синекологічні амплітуди видів є видо- та ценотично специфічними. Вони відображають звуження або розширення потенційної стійкості та потреб щодо факторів і ресурсів того чи іншого виду в угрупованні з виокремленим, ізольованим (аутекологічним) станом. Такий стан рослинного організму в природі може бути виявлений за

присутності інших видів або модельований експериментально. Аутокологічні та синекологічні особливості рослинних організмів виявлені у групових ефектах деревних [19] і трав'яних рослин [36].

Склад будь-якого угруповання не можна визначати як сукупність оптимально («нормально» [16]) існуючих організмів. Склад є функцією складного взаємозумовленого існування видів із різними рівнями їх стану в той чи інший період життєдіяльності, росту та розвитку.

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

Синекологічний або фітоценотичний [4] оптимум того чи іншого виду в угрупованні може не збігатися з аутокологічним, відхилятися від нього, на фоні умов, потреб і забезпечуваних 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 угрупованні. Множинність таких оптимумів (для всіх видів) можна припустити тільки гіпотетично. Синекологічний оптимум – це стан взаємозумовленого існування видів, певного ресурсно-факторіального забезпечення за більшої або меншої стабільності угруповання і підтримання ієрархічних екологічних позицій видів. Синекологічний оптимум (як ценотичний) припускає динамічні картини локальних екстремумів з імовірнісними випаданням і наступним відтворенням видів. Хаотизм просторової будови і складу в межах ценотичного оптимуму закономірно зумовлює суміщення локальних оптимумів і екстремумів існування, розпадання та відтворення цих локусів, а, за можливих змін умов, сприяти їх ініціальним функціям щодо докорінних перебудов угруповання.

Процеси аб- і адаптації видів (ценопопуляцій) в межах угруповання реалізуються на основі їх генетичної гетерогенності й екологічної поліморфності, 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 аутокологічну можливість реалізувати свій біотичний потенціал росту, розмноження, освоєння простору.

Толерантність видів може бути конкретизованою щодо кожного абіотичного чи біотичного фактора.

У спектрі екологічної факторіально-ресурсної толерантності організмів, на фоні діяльності людини виділяється антропотолерантність. Цей термін можна широко тлумачити щодо меж стійкості індивідів популяцій, видів, угруповань, включаючи введення в культуру, одомашнення, культивування, селекцію, багато-спрямоване використання мікроорганізмів, грибів, рослин, тварин.

Антропотолерантність [33] є комплексом адаптацій до багатьох прямих і опосередкованих впливів людини, вона відзначається видоспецифічним спектром екологічних амплітуд. Вияви тих чи інших антропних впливів можна характеризувати як особливий клас екоморф – антропоєкоморфи, з відповідними анатомо-морфологічними, фізіолого-біохімічними та іншими особливостями. В широкому наборі антропних факторів складно виділити такі, які б не викликали змін у структурі і функціонуванні організмів і їх угруповань. Можуть виділятися види з широкою антропотолерантністю – евриантропоєки та низькою – стеноантропоєки. В системно-еволюційному підході антропотолерантність досліджується з позицій загальної теорії адаптацій і передадаптацій з реакціями поліморфізму, гетерогенності, антропоєкоморфозів у популяціях рослин.

В антропотолерантності фіксовані різні форми адаптацій – від ритмів життєдіяльності до антропохорії. Формування антропотолерантності відбувається дво-

спрямовано: 1) звуження загального генетичного різноманіття видів і угруповань; 2) антропо-зумовлені стреси зумовлюють реакції збільшення гетерогенності та поліморфності популяцій.

Склад угруповань організмів є виразом його адаптаціогенезу: таксономічності та екоморфічності в процесі формування. Ценотипічна роль видів, як конкурентна здатність, є багатозумовленою, залежною від фази та стадії розвитку угруповання.

Самоорганізація є одним із проявів явищ, процесів організації угруповань організмів. Вона виявляється в рослинних угрупованнях як реалізація внутрішніх ресурсів і можливостей за рахунок: 1) появи у складі угруповання необхідних у певний момент розвитку якісно та кількісно різних елементів і компонентів; 2) усунення їх надмірної кількості; 3) зберігання адаптованих його середовищу форм; 4) блокування переходу в латентний стан або міграцію певних елементів; 5) несуттєвих змін таксономічних і екоморфічних спектрів; 6) зміни поліморфізму та чисельності ценопопуляцій. Саморегуляція складу, як його системна властивість є сутнісно важливою для його стабільності. Підтримання стабільності складу забезпечується певним рівнем збалансованості середніх показників втрат і приростання існуючих його елементів і компонентів, оборотними змінами складу при незначних відхиленнях від попереднього стану.

Саморегуляція складу може розглядатися як комплекс флюктуаційних явищ і процесів, які компенсують і нейтралізують несуттєві зміни взаємозумовленого існування та їх екологічної, ценотичної значущості.

Теорія складу угруповань організмів безпосередньо пов'язана з теорією їх охорони, в якій кожен біологічний вид уособлює сукупність носіїв унікальних генів. Еко- та ценодинаміка рослинних, тваринних популяцій є об'єктом теоретичних і практичних досліджень.

У популяційній біології рослин дикої флори особлива роль належить популяційній генетиці, першочерговим завданням якої є вивчення та визначення генетичних структури, фенетики та динаміки популяцій, їх генетичного дрейфу, натиску антропозумовлених мутацій.

Такі феномени сучасного флорогенезу як синантропізація, рудералізація, антропотолерантність, адвентивність на основі антропохорії та мікроеволюційні явища в популяціях багатьох видів дикої флори – мало вивчені з погляду екологічної та еволюційної генетики. Збіднення генофонду означає зменшення інформативності системи національної флори. Заходи щодо збереження генофонду дикої флори України повинні включати: 1) аналіз генетичної структури популяцій цінних, рідкісних, зникаючих, нечисленних видів; 2) фенетику зникаючих, деградуючих видів; 3) поглиблення коріосистематики антропотолерантних форм; 4) диференційоване підсилення охорони найменш антропотолерантних та гетерогенних популяцій; 5) порівняльний аналіз поліморфізму в місцевих популяціях; 6) флористико-генно-таксономічний підхід; 7) вивчення успадкованості в популяціях; 8) генетичний моніторинг у дикій флорі; 9) створення резерватів, штучне розмноження рідкісних видів; 10) вивчення напрямів мутування; 11) вивчення гомологічних рядів мінливості; 12) генетичний аналіз адаптацій; 13) вивчення успадкованості генів, що визначають антропотолерантність; 14) вивчення експресивності генів; 15) визначення частотності генів та генотипів у просторово близьких екологічних популяціях.

Висновки. Складу угруповань організмів притаманні системні ознаки та властивості. Теорія складу нероз'ємно пов'язана з проблемою біосферного біорізноманіття, стан і еволюція якого мають багато нез'ясованих моментів. Склад є результируючим виразом формування, адаптаціогенезу та розвитку угруповань. Його можна відображати таксономічними та екоморфічними спектрами в межах кожного царства живої природи. В теорії складу доцільно використати поняття «таксономічна та екоморфічна ємність» (замість екологічної ємності), «таксоно-

мічний фонд екоморф». Різні елементи складу мають неоднакові ценотично зумовлені екологічні амплітуди. Найвразливіші елементи складу можуть обмежувати його стабільність при зміні умов. Саморегуляція складу угруповань є обмеженою флюктуаційними явищами та процесами.

Бібліографічні посилання

1. **Белова Н. А.** Естественные леса и степные почвы / Н. А. Белова, А. П. Травлев. – Днепропетровск : ДНУ, 1999. – 344 с.
2. **Бельгард А. Л.** Лесная растительность юго-востока Украины / А. Л. Бельгард. – К. : КГУ, 1950. – 264 с.
3. **Бигон М.** Экология / М. Бигон Дж. Харпер, К. Таузенд. – М. : Мир, 1989. – Т. 1. – 667 с., т. 2. – 477 с.
4. **Воронов А. Г.** Геоботаника / А. Г. Воронов. – М. : Высшая школа, 1963. – 374 с.
5. **Гиляров А. М.** Популяционная экология / А. М. Гиляров. – М. : МГУ, 1990. – 292 с.
6. **Голдовский А. М.** Основы учения о состояниях организмов / А. М. Голдовский. – Л. : Наука, 1977. – 116 с.
7. **Голубець М. І.** Саморегуляційні механізми в живих системах біосфери / М. І. Голубець // Екологія та ноосферологія, 1995. – Т. 1, № 1–2. – С. 22–38.
8. **Голубець М. І.** Екосистемологія / М. І. Голубець. – Л. : Поллі, 2000. – 316 с.
9. **Грант В.** Эволюция организмов / В. Грант. – М. : Мир, 1980. – 407 с.
10. **Джиллер П.** Структура сообщества и экологическая ниша / П. Джиллер. – М. : Мир, 1988. – 184 с.
11. **Дідух Я. П.** Популяційна екологія / Я. П. Дідух. – К. : Фітосоціоцентр, 1998. – 192 с.
12. **Дохман Г. И.** По поводу синэкологии / Г. И. Дохман // Пробл. ботаники. – М. : Наука, 1969. – Т. II. – С. 3–12.
13. **Дуда В. И.** Архебактерии – новое царство живых организмов / В. И. Дуда // Природа, 1984, № 2. – С. 13–25.
14. **Емельянов И. Г.** Разнообразие и устойчивость биосистем / И. Г. Емельянов // Успехи современной биологии, 1994. – Т. 114, вып. 3. – С. 304–318.
15. **Ивашов А. В.** Биогеоценоотические системы и их атрибуты / А. В. Ивашов // Общая биология, 1991. – Т. 52, № 1. – С. 115–129.
16. **Марков М. В.** Геоботаника / М. В. Марков. – М. : Высш. шк., 1962. – 450 с.
17. **Мейен С. В.** Проблемы филогенетической классификации организмов / С. В. Мейен // Соврем. палеонтология. – М. : Наука, 1955. – Т. 1. – С. 497–511.
18. **Миркин Б. М.** Современная наука о растительности / Б. М. Миркин, Л. Г. Наумова, А. И. Соломещ. – М. : Логос, 2001. – 264 с.
19. **Морозов Г. Ф.** Учение о лесе / Г. Ф. Морозов. – М. : Гослесбумиздат, 1949. – 348 с.
20. **Мыцык Л. П.** Закон экологической реактивности / Л. П. Мыцык // Екологія та ноосферологія, 1998. – Т. 4, № 1–2. – С. 58–66.
21. **Одум Ю.** Основы экологии / Ю. Одум. – М. : Мир, 1986. – Т. 1. – 328 с. ; Т. 2. – 376 с.
22. **Пианка Э.** Эволюционная экология / Э. Пианка. – М. : Мир, 1981. – 450 с.
23. **Раменский Л. Г.** О некоторых принципиальных положениях современной геоботаники / Л. Г. Раменский // Ботан. журн., 1952. – Т. 37, № 2. – С. 181–201.
24. **Риклефс Р.** Основы общей экологии / Р. Риклефс. – М. : Мир, 1979. – 424 с.
25. **Расницын А. П.** История палеоэнтомологии, история насекомых / А. П. Расницын // Природа, 1990. – № 6. – С. 66–79.
26. **Северцов А. С.** Основы теории эволюции / А. С. Северцов. – М. : МГУ, 1987. – 320 с.
27. **Соколов Б. С.** Палеонтология и эволюция биосферы / Б. С. Соколов, И. С. Барсков // Соврем. палеонтология. – М. : Наука, 1988. – Т. 2. – С. 245–253.
28. **Солбриг О.** Популяционная биология и эволюция / О. Солбриг, Д. Солбриг. – М. : Мир, 1982. – 488 с.
29. **Тимофеев-Ресовский Н. В.** Краткий очерк теории эволюции / Н. В. Тимофеев-Ресовский, Н. Н. Воронцов, А. С. Яблоков. – М. : Наука, 1969. – 409 с.

30. Сукачев В. Н. Основы лесной биоценологии / В. Н. Сукачев. – М. : Наука, 1964. – 564 с.
31. Травлев А. П. Присамарский международный биосферный стационар – мониторинг биологического разнообразия и опустынивания биоценозов степной зоны Украины / А. П. Травлев // *Вопр. степ. лесовед. и лесной рекультивации земель.* – Днепропетровск : ДГУ, 1997. – С. 4–10.
32. Травлев А. П. О пространственно-функциональной структуре лесных эдафотопов в степи / А. П. Травлев // *Структурно-функциональные особенности естественных и искусственных биогеоценозов.* – Днепропетровск : ДГУ, 1978. – С. 139–140.
33. Травлев А. П. Научные основы техногенной биогеоценологии / А. П. Травлев // *Биогеоценологические исследования лесов техногенных ландшафтов степной Украины.* – Днепропетровск : ДГУ, 1989. – С. 4–9.
34. Фёдоров В. Д. Экология / В. Д. Фёдоров, Т. Г. Гильманов. – М. : МГУ, 1980. – 464 с.
35. Чернищенко С. В. Динаміка лісових біогеоценозів степової зони України: автореф. дис. на здобуття наук. ступеня д-ра біол. наук / С. В. Чернищенко. – Д. : ДНУ, 2006. – 36 с.
36. Чернобривенко С. И. Биологическая роль растительных выделений и межвидовые взаимоотношения в смешанных посевах / С. И. Чернобривенко. – М. : Сов. наука, 1956. – 294 с.
37. Чернов Ю. И. Эволюционный процесс и историческое развитие сообществ / Ю. И. Чернов // *Фауногенез и филоценогенез.* – М. : Наука, 1984. – С. 5–23.
38. Шанда В. И. К теории антропотолерантности растений / В. И. Шанда, И. А. Добровольский // *Экологические и физиолого-биохимические аспекты антропотолерантности растений.* – Таллин. – бот. сад, 1986. – С. 26–27.
39. Шанда В. И. Розвиток рослинних угруповань: аспекти загальної теорії / В. И. Шанда // *Вопр. степ. лесовед. и лесной рекультивации земель.* – Д. : ДГУ, 1997. – С. 11–17.
40. Шанда В. И. Теоретичні аспекти складу рослинних угруповань / В. И. Шанда // *Питання степ. лісознав. та лісової рекультивациі земель.* – Д. : ДДУ, 1998. – С. 56–59.
41. Шанда В. И. До теорії ноосферних стратегій людства: Охорона природи та екологічна освіта / В. И. Шанда // *Екологія і ноосферологія, 2000.* – Т. 9. – № 1–2. – С. 55–62.
42. Шанда В. И. Стереоекологія: обриси і проблематика / В. И. Шанда // *Екологія і ноосферологія, 2002.* – Т. 11. – № 1–2. – С. 20–25.
43. Шеляг-Сосонко Ю. Р. До питання про синекологічну та ауतेкологічну амплітуду видів / Ю. Р. Шеляг-Сосонко // *Укр. ботан. журн., 1969, 25.* – № 3. – С. 34–39.
44. Шеляг-Сосонко Ю. Р. Экологические аспекты концепции биоразнообразия / Ю. Р. Шеляг-Сосонко, И. Г. Емельянов // *Екологія і ноосферологія, 1997.* – Т. 3. – № 1–2. – С. 131–140.
45. Шмальгаузен И. И. Проблемы дарвинизма / И. И. Шмальгаузен. – Л. : Наука, 1969. – 462 с.

Надійшла до редколегії 02.04.2013.

УДК 581.524

¹В. І. Шанда, ²Н. В. Ворошилова

¹*Криворізький національний університет*

²*Таврійський національний університет ім. В. І. Вернадського*

ДО ТЕОРІЇ ПРОСТОРОВОЇ БУДОВИ БІОГЕОЦЕНОЗУ

Стереометричний підхід у біології дозволяє розвивати уявлення про біогеоценоз як особливе природне тіло невизначеної складної динамічної форми з топографічними надземною та підземною поверхнями.

Ключові слова: біогеоценоз, тіло, форма, поверхня.