ГЕНЕЗИС ҐРУНТІВ. ЕКОЛОГІЧНЕ ҐРУНТОЗНАВСТВО

УДК 634.9

В. І. Шанда, Л. В. Шанда

ҐРУНТ ЯК СЕРЕДОВИЩЕ ВЗАЄМОВІДНОСИН РОСЛИН

Криворізький державний педагогічний університет

Ґрунти відіграють поліфункціональну роль у біогеоценозах і в біосфері. Вони є фоном взаємодій і середовищем життя рослин. Формалізовано конкурентні відносини рослин у ґрунті та показано комбінації активностей і реакцій двох видів періодичними типологічними системами.

Ключові слова: біогеоценоз, біосфера, ґрунт, конкуренція, алелопатія.

В. И. Шанда, Л. В. Шанда

Криворожский государственный педагогический университет

ПОЧВА КАК СРЕДА ВЗАИМООТНОШЕНИЙ РАСТЕНИЙ

Почвы играют полифункциональную роль в биогеоценозах и в биосфере. Они являются фоном взаимодействия и средой жизни растений. Формализованы конкурентные отношения двух видов в почве и показаны сочетания их активностей и реакций периодическими типологическими системами.

Ключевые слова: биогеоценоз, биосфера, почва, конкуренция, аллелопатия.

V. I. Shanda, L. V. Shanda

Kryvij Rig state pedagogical university

INVESTIGATION OF THE PLANTS' INTERACTION IN A SOIL ENVIRONMENT

Soils play a multifunctional role in a biosphere, especially in the plants' interaction. The formal system, describing competitive behavior of the plant species in a soil environment both with the dynamics of their activities and reactions is proposed.

Key words: biogeocenosis, biosphere, soil, competition, allelopathy.

Екологічна багатозначність ґрунтів (Рассел, 1955; Наумов, 1963; Зонн, 1964; Сукачев, 1964; Блэк, 1973; Ковда, 1973; Перельман, 1977; Ковальський, 1977; Карпачевский, 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 істотну роль в акумуляції та трансформації речовин і енергії; очищенні вод і газів; у регуляції складу, будови, зв'язків організмів; в ініціації явищ і процесів сукцесій біогеоценозів.

Ґрунти також виконують глобальні функції: **для атмосфери:** поглинання та відбивання сонячної, космічної, розсіяної від неба та хмар радіації; регулювання газових і вологісних циклів; джерела постачання твердих частинок, речовин, мікроорганізмів; поглинання та утримання газів; регулювання термічного режиму; **для літосфери:** біохімічного перетворення її верхніх шарів; джерела утворення мінералів і корисних

© Шанда В. І., Шанда Л. В., 2009

копалин; передачі теплової енергії в глибинні шари; пропускання променів і частинок від сонця й космосу в глибинні шари; захисту від ерозії; **для гідросфери:** трансформації поверхневих вод у ґрунтові; забезпечення річного стоку; підтримання біологічної продуктивності водойм; захисту від забруднення; **загалом для біосфери:** середовища життя; джерела речовин і енергії; ланки зв'язку біологічного та геологічного кругообігу та біогеохімічних циклів; захисного бар'єру; фактора еволюції.

Функціонування біогеоценозів як складних біокосних систем обумовлюється взаємозв'язками всіх його компонентів і в межах них самих. Особливості явищ і процесів, які відображають структурно-функціональну організованість біогеоценозів, показані на схемі будови лісового біогеоценозу (рис. 1). Ця схема має позарегіональну принципову значущість для будь-яких біогеоценозів, вона може слугувати вихідною теоретичною основою для осмислення всіх характерних рис взаємообумовленого існування організмів у біогеоценозах, у тому числі взаємовідносин рослин. Створена О. Л. Бельгардом (1956) система рослинних екоморф (цено-, трофо-, геліо-, термо-, гігроморф) ще недостатньо осмислена з точки зору взаємовідносин рослин, але вона вказує на їхні залежності в будь-яких біогеоценозах, особливо в жорстких умовах засушливого клімату, що оцінюється в кожному конкретному випадку локальними коефіцієнтами зволоження Л. П. Травлєєва (1975), які засвідчують стан ґрунту як гігротопу.

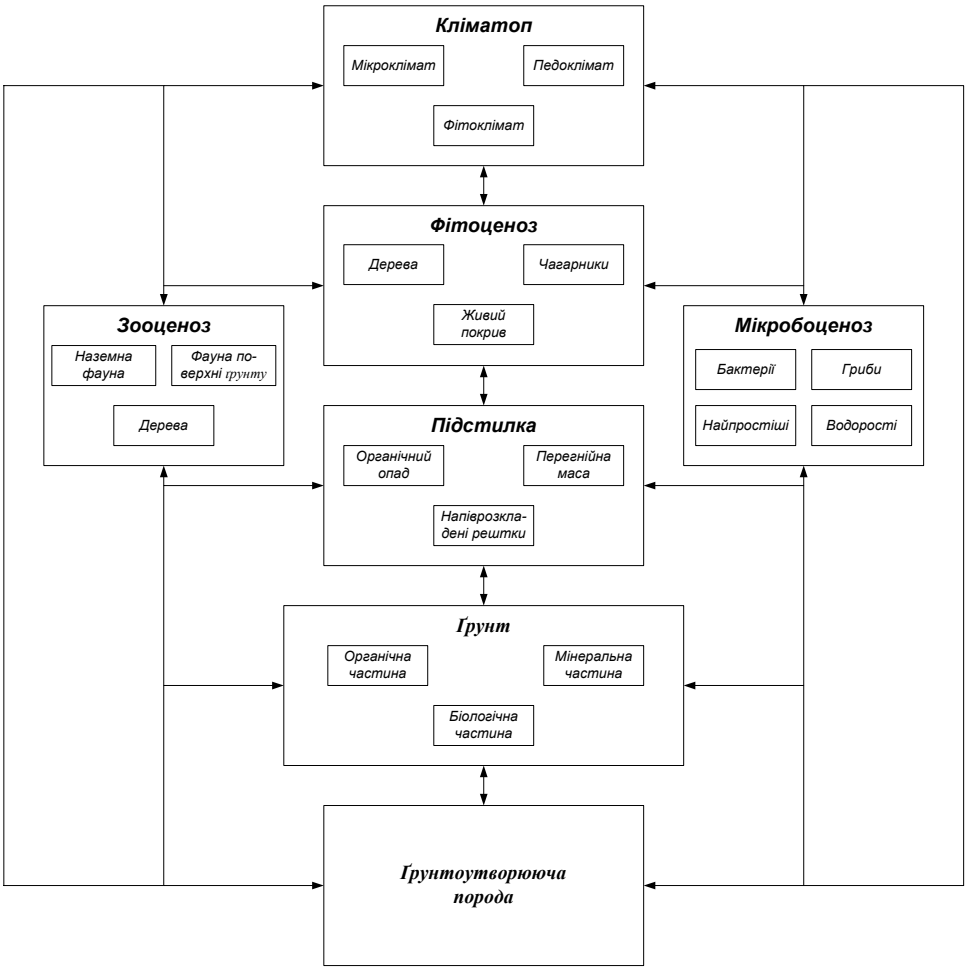

Рис. 1. **Деталізована схема будови лісового біогеоценозу (Травлеев, 1973)**

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

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

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

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

На основі екоморфічного визначення і формалізації опишемо конкурентні відносини рослин у ґрунті, комбінації їхньої активності та реакцій.

РЕЗУЛЬТАТИ ТА ОБГОВОРЕННЯ

Рослинні угруповання в складі біогеоценозів відзначаються таксономічними та екоморфічними спектрами, ємностями, таксони – ємністю екоморф, екоморфи – фондами таксонів. Взаємовідносини рослин, насамперед вищих, складаються так, що відіграють провідну роль у функціонуванні, адаптаціогенезі, розвиткові та змінах біогеоценозів. У трофічних і біохімічних (алелопатичних) зв'язках рослин особливу значущість має ґрунт як середовище і визначальний фон поглинання й виділення певних хімічних сполук та 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. Усе це зумовлює особливий стан ґрунту для взаємодії кореневих систем, їхні обмінні та необмінні процеси, винос хімічних елементів. Конкуренція рослинних організмів у ґрунті, як збіг їхніх потреб щодо того чи іншого хімічного елемента (ресурсу) при всій своїй складності, одночасності чи розчленованості в часові, 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.

Взаємовідносини 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 (1956) загальне відношення рослин до трофності ґрунту визначене трофоморфами, відповідно адаптованими до ґрунтів: бідних – оліготрофами, помірно трофних – мезотрофами, високотрофних – мегатрофами. Конкурентні відносини 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 еко-

морф – цено-, термо-, гігро-, геліоморф тощо. Один і той самий рослинний вид може по-різному характеризуватися в екоморфічному плані.

Середовищетвірні функції трофоморф виявляються: 1) у видоспецифічному збідненні ґрунту за рахунок виносу хімічних елементів, вибірковому поглинанні та концентрації їх у своєму тілі; 2) збагаченні ґрунту своїми специфічними речовинами прижиттєвих виділень надземних, підземних органів і продуктів їх розкладання; 3) формуванні специфічних ризомікро- та мезобіот.

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

Пристосованість рослин до умов зволоження ґрунту були охарактеризовані О. Л. Бельгардом як гігроморфність. Серед гігроморф виділені такі рослини: здатні існувати в умовах недостатнього зволоження ґрунтів – ксерофіти, помірного – мезофіти, високого – гігрофіти. Очевидним є те, що в умовах малої трофності та незначної зволоженості ґрунтів оліготрофи та ксерофіти мають перевагу в конкурентних відносинах, 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 (як інші) організми. З таких позицій оліготрофність, мегатрофність, мезотрофність рослинних видів має розглядатися під кутом оцінки їх належності до того чи іншого класу екоморф та умов середовища.

Л. Г. Раменський (1938) конкурентну силу («потужність») визначив як здатність виду займати те чи інше положення в біоценозі внаслідок біотичних і трансбіотичних взаємовідносин. Ця сила залежить від біології виду, його толерантності до умов біотопу й активності в біоценотичному відборі. Т. А. 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 конкурентна здатність видів – це положення виду в певному фітоценозі та його можливість зберігати його (положення) протягом років і під впливом короткочасних зовнішніх чинників. Такий підхід Л. Г. Раменського та Т. А. Работнова є широко та сутнісно фітоценотичним. Екологічно конкурентну силу або здатність можна розуміти як явища та процеси переважання в інтенсивності сприймання факторів, споживання ресурсів, у ростові, розвиткові, розмноженні, адаптованості, загальному середовищетворенні при взаємодії двох або більшого числа організмів одного або різних видів на фоні багатофакторної обумовленості їхнього існування.

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

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

Усі взаємовідносини ценоморф, особливо конкурентні, не опрацьовані щодо їхньої трофо- та гігроморфності. На фоні змін умов середовища рослинне угруповання може модифікуватися, флуктуювати чи докорінно змінюватися залежно від існуючих у ньому співвідношень ценоморф згідно з їхніми трофо- та гігроморфічними характеристиками.

Ценоморфи-рудеранти, які можуть траплятися в степових агрофітоценозах, мають різну трофо- і гігроморфічну (за В. В. Тарасовим, 1969) належність: *Setaria glauca* (L) P. Beauv. – мегатроф, мезоксерофіт; *Setaria viridis* (L) P. Beauv. – олігомезотроф, ксеромезофіт; *Echinochloa crusgalli* (L) P. Beauv. – олігомегатроф, мезогігрофіт; *Elyzigia repens* (L.) Nevski – мезотроф, ксеромезофіт. Залежно від стану зволо-

ження ґрунту, його родючості та густоти травостою конкурентні взаємовідносини цих видів можуть складатися по-різному.

У травостоях 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; *Allysun tortuosum* Waldstet Kit, *Kochia laniflora* (S.G.Gmell) Borb., *Helichrysum arenarium* (L.) Moench., *Thymus pallasianus* H.Braun. – мезоксерофіти; *Carex ligerica* I.Gay – мезофіт. Таким чином, при коливанні зволоженості субстратів це рослинне угруповання може гігроморфічно модифікуватися, а це виявиться у функціонуванні певних оліготрофів та їхніх конкурентних можливостях.

Взаємовідносини ценоморф 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 взаємовідносини ценоморф одного чи різних типів можуть розглядатися в комбінаціях: оліготроф – оліготроф, оліготроф – мезотроф, оліготроф – мегатроф, мезотроф – мезотроф, мезотроф – мегатроф, мегатроф – мегатроф щодо певних хімічних елементів чи 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, мезогігрофіт, пратант або палюдант; *Anthericum ramosum* L. – оліготроф, мезофіт, сильвант; *Solidago virgaurea* L. - мезотроф, ксеромезофіт, сильвант, пратант; *Hypericum perforatum* L. – олігомезотроф, мезоксерофіт, сильвант, пратант; *Carex supine* Wahlenb. – оліготроф, ксеромезофіт, сильвант, пратант, степант; *Hieracium echioides* (Walast. et. Kit). – олігомегатроф, мезоксерофіт, степант, сильвант; *Phleum phleoides* (L.) Karst. – мезотроф, ксеромезофіт, пратант, степант; *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth. – оліготроф, мезофіт, пратант, сильвант. Цьому угрупованню властиві широкі можливості при короткочасних чи тривалих змінах клімату модифікуватися до ксерофільності або 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, сильванти. Гігроморфічно має місце ряд мезофіт – мезогігрофіт – гігрофіт, у трофоморфічному відношенні переважають мезотрофи. Основні види в екоморфічному плані виглядають так: *Scutellaria galericulata* L. – мезотроф, мезогігрофіт, палюдант, пратант; *Calamagrostis epigetos* (L.) Roth. – оліготроф, мезофіт, пратант, псамофіт, сильвант; *Lysimachia vulgaris* L. – мезотроф, гігрофіт, палюдант; *Carex acutiformis* Ehrh. – мезотроф, мезогігрофіт, сильвант, палюдант; *Phragmites australis* (Cau.) Trin. ex. Steud. – мезотроф, мезогігрофіт, палюдант. Можливості широких модифікацій такого угруповання при зміні клімату обмежені, зниження зволоженості ґрунту в конкурентних відносинах покращить можливості мезофітів.

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

Природна збалансованість різних екоморф у рослинних угрупованнях є їхньою фундаментальною особливістю.

Екоморфічна, насамперед трофо- та гігроморфічна, збалансованість рослинних угруповань складається природно та підтримується в процесі мінімізації негативних, особливо конкурентних, взаємовпливів.

Зі збільшенням трофності та вологості ґрунтів спостерігається більша диференційованість угруповань у трофо- та гігроморфічному відношенні.

Зростання трофності та заплавності ґрунтів одночасно характеризує збільшення екоморфічного, особливо трофо- та гігроморфічного, різноманіття.

У ситуації припустимого, достатнього чи надмірного ресурсу для трофоморф А і В їхні потреби та споживання в своїх збігах можуть не виключати конкуренції. Якщо максимум потреб, висока швидкість споживання однієї трофоморфи збігаються з максимумом потреб і незначною швидкістю споживання іншої, то перша трофоморфа виявиться більш конкурентно спроможною. Конкурентні відносини рослин у ґрунті багатофакторно екологічно та онтогенетично обумовлені. Трофоморфи, близькі або віддалені в своєму онтогенетичному розвитку, взаємодіють по-різному. Формалізовано збіги потреб та особливостей споживання будь-якого хімічного елемента (загалом, ресурсу) при конкурентних взаємовідносинах двох трофоморф А і В (незалежно від інших їхніх екоморфічних характеристик) можна звести в періодичну типологічну систему (табл. 1). Як періоди нами визначені потреби трофоморф А і В, а підперіоди – швидкість (V) або темп (Т) 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 (Т для трофоморфи А) споживання ресурсу можуть бути низькими (v_1 і t_1), середніми (v_2 і t_2), високими (v_3 і t_3). Згідно з цим усі можливі конкуренти ситуації двох трофоморф виражені відповідними формулами. Наприклад, формула $a_3\ v_1\ b_1\ t_1$ показує, що трофоморфа А має максимальні потреби, але низький рівень споживання ресурсу, а трофоморфа В має мінімальні потреби та малу швидкість споживання ресурсу. Таким чином, періодична типологічна система (табл. 1) має достатню інформаційну ємність для визначення та опису конкурентних взаємовідносин.

Отже, конкурентні та інші будь-які відносини трофоморф (або будь-яких екоморф) або рослинних видів можна відобразити періодичною системою комбінацій їх активностей і реакцій (табл. 2). Активність видів ми вибрали як періоди, а їхні реакції – як 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 ($в_0$, $в_1$, $в_2$, $в_3$) і реакцій (S_1, S_2, S_3). Таким чином, збіг різних рівнів активностей і реакцій описується багатьма формулами, що відображають цілком реальні ситуації взаємодії двох видів або екоморф у межах кожної групи або між ними.

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

ВИСНОВКИ

1. У біогеоценозах взаємовідносини рослин є екологічно та онтогенетично обумовлені. Вони природно складаються при різній збалансованості екоморф.

2. Ґрунт є середовищем і визначальним багатофакторним фоном взаємовідносин рослин.

3. У кожному рослинному угрупованні співвідношення екоморф також природно формується. Це забезпечує модифікації, флуктуації чи сукцесійність угруповань на основі екзо- та ендогенних чинників при зміні умов.

4. Конкурентні відносини рослин у ґрунті як трофотопі мають аналізуватися з позицій їхньої диференційованості як трофоморф. Розвиток цих відносин насамперед залежить від трофності, зволоженості ґрунту, неспецифічних і специфічних потреб трофоморф, особливостей їхнього функціонування, зокрема поглинання та виносу хімічних елементів, забезпечення обводнення клітин і тканин, їхнього постачання біологічно активних речовин ґрунту.

5. Формалізовано конкурентні взаємовідносини трофоморфу в ґрунті та збіги активностей і реакцій будь-яких екоморф (або рослинних видів взагалі) можна показати типологічними періодичними системами, які у формулах описують реальні ситуації, що складаються в рослинних угрупованнях.

Таблиця 1

Періодична система конкурентних взаємодій трофоморф А і В у ґрунті

		Потреби трофоморфи В													
		B_0			B_1			B_2			B_3				
Потреби трофоморфи А	a_0	$a_0v_1b_0t_1$	$a_0v_2b_0t_1$	$a_0v_3b_0t_1$	$a_0v_1b_1t_1$	$a_0v_2b_1t_1$	$a_0v_3b_1t_1$	$a_0v_1b_2t_1$	$a_0v_2b_2t_1$	$a_0v_3b_2t_1$	$a_0v_1b_3t_1$	$a_0v_2b_3t_1$	$a_0v_3b_3t_1$	t_1	T
		$a_0v_1b_0t_2$	$a_0v_2b_0t_2$	$a_0v_3b_0t_2$	$a_0v_1b_1t_2$	$a_0v_2b_1t_2$	$a_0v_3b_1t_2$	$a_0v_1b_2t_2$	$a_0v_2b_2t_2$	$a_0v_3b_2t_2$	$a_0v_1b_3t_2$	$a_0v_2b_3t_2$	$a_0v_3b_3t_2$	t_2	
		$a_0v_1b_0t_3$	$a_0v_2b_0t_3$	$a_0v_3b_0t_3$	$a_0v_1b_1t_3$	$a_0v_2b_1t_3$	$a_0v_3b_1t_3$	$a_0v_1b_2t_3$	$a_0v_2b_2t_3$	$a_0v_3b_2t_3$	$a_0v_1b_3t_3$	$a_0v_2b_3t_3$	$a_0v_3b_3t_3$	t_3	
	a_1	$a_1v_1b_0t_1$	$a_1v_2b_0t_1$	$a_1v_3b_0t_1$	$a_1v_1b_1t_1$	$a_1v_2b_1t_1$	$a_1v_3b_1t_1$	$a_1v_1b_2t_1$	$a_1v_2b_2t_1$	$a_1v_3b_2t_1$	$a_1v_1b_3t_1$	$a_1v_2b_3t_1$	$a_1v_3b_3t_1$	t_1	
		$a_1v_1b_0t_2$	$a_1v_2b_0t_2$	$a_1v_3b_0t_2$	$a_1v_1b_1t_2$	$a_1v_2b_1t_2$	$a_1v_3b_1t_2$	$a_1v_1b_2t_2$	$a_1v_2b_2t_2$	$a_1v_3b_2t_2$	$a_1v_1b_3t_2$	$a_1v_2b_3t_2$	$a_1v_3b_3t_2$	t_2	
		$a_1v_1b_0t_3$	$a_1v_2b_0t_3$	$a_1v_3b_0t_3$	$a_1v_1b_1t_3$	$a_1v_2b_1t_3$	$a_1v_3b_1t_3$	$a_1v_1b_2t_3$	$a_1v_2b_2t_3$	$a_1v_3b_2t_3$	$a_1v_1b_3t_3$	$a_1v_2b_3t_3$	$a_1v_3b_3t_3$	t_3	
	a_2	$a_2v_1b_0t_1$	$a_2v_2b_0t_1$	$a_2v_3b_0t_1$	$a_2v_1b_1t_1$	$a_2v_2b_0t_1$	$a_2v_3b_1t_1$	$a_2v_1b_2t_1$	$a_2v_2b_2t_1$	$a_2v_3b_2t_1$	$a_2v_1b_3t_1$	$a_2v_2b_3t_1$	$a_2v_3b_3t_1$	t_1	
		$a_2v_1b_0t_2$	$a_2v_2b_0t_2$	$a_2v_3b_0t_2$	$a_2v_1b_1t_2$	$a_2v_2b_0t_2$	$a_2v_3b_1t_2$	$a_2v_1b_2t_2$	$a_2v_2b_2t_2$	$a_2v_3b_2t_2$	$a_2v_1b_3t_2$	$a_2v_2b_3t_2$	$a_2v_3b_3t_2$	t_2	
		$a_2v_1b_0t_3$	$a_2v_2b_0t_3$	$a_2v_3b_0t_3$	$a_2v_1b_1t_3$	$a_2v_2b_0t_3$	$a_2v_3b_1t_3$	$a_2v_1b_2t_3$	$a_2v_2b_2t_3$	$a_2v_3b_2t_3$	$a_2v_1b_3t_3$	$a_2v_2b_3t_3$	$a_2v_3b_3t_3$	t_3	
	a_3	$a_3v_1b_0t_1$	$a_3v_2b_0t_1$	$a_3v_3b_0t_1$	$a_3v_1b_1t_1$	$a_3v_2b_1t_1$	$a_3v_3b_1t_1$	$a_3v_1b_2t_1$	$a_3v_2b_2t_1$	$a_3v_3b_2t_1$	$a_3v_1b_3t_1$	$a_3v_2b_3t_1$	$a_3v_3b_3t_1$	t_1	
		$a_3v_1b_0t_2$	$a_3v_2b_0t_2$	$a_3v_3b_0t_2$	$a_3v_1b_1t_2$	$a_3v_2b_1t_2$	$a_3v_3b_1t_2$	$a_3v_1b_2t_2$	$a_3v_2b_2t_2$	$a_3v_3b_2t_2$	$a_3v_1b_3t_2$	$a_3v_2b_3t_2$	$a_3v_3b_3t_2$	t_2	
		$a_3v_1b_0t_3$	$a_3v_2b_0t_3$	$a_3v_3b_0t_3$	$a_3v_1b_1t_3$	$a_3v_2b_1t_3$	$a_3v_3b_1t_3$	$a_3v_1b_2t_3$	$a_3v_2b_2t_3$	$a_3v_3b_2t_3$	$a_3v_1b_3t_3$	$a_3v_2b_3t_3$	$a_3v_3b_3t_3$	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														

Таблиця 2

Періодична система комбінацій активностей і реакцій у взаємодіях екоморф або видів A і B

Активність екоморфи B																
		b_0			b_1			b_2			b_3					
Активність екоморфи A	a_0	$a_0r_1b_0s_1$	$a_0r_1b_0s_2$	$a_0r_1b_0s_3$	$a_0r_1b_1s_1$	$a_0r_1b_1s_2$	$a_0r_1b_1s_3$	$a_0r_1s_1b_2$	$a_0r_1b_2s_2$	$a_0r_1b_2s_3$	$a_0r_1b_3s_1$	$a_0r_1b_3s_2$	$a_0r_1b_3s_3$	r_1	Реакції екоморфи A
		$a_0r_2b_0s_1$	$a_0r_2b_0s_2$	$a_0r_2b_0s_3$	$a_0r_2b_1s_1$	$a_0r_2b_1s_2$	$a_0r_2b_1s_3$	$a_0r_2s_1b_2$	$a_0r_2b_2s_2$	$a_0r_2b_2s_3$	$a_0r_2b_3s_1$	$a_0r_2b_3s_2$	$a_0r_2b_3s_3$	r_2	
		$a_0r_3b_0s_1$	$a_0r_3b_0s_2$	$a_0r_3b_0s_3$	$a_0r_3b_1s_1$	$a_0r_3b_1s_2$	$a_0r_3b_1s_3$	$a_0r_3s_1b_2$	$a_0r_3b_2s_2$	$a_0r_3b_2s_3$	$a_0r_3b_3s_1$	$a_0r_3b_3s_2$	$a_0r_3b_3s_3$	r_3	
	a_1	$a_1r_1b_0s_1$	$a_1r_1b_0s_2$	$a_1r_1b_0s_3$	$a_1r_1b_1s_1$	$a_1r_1b_1s_2$	$a_1r_1b_1s_3$	$a_1r_1s_1b_2$	$a_1r_1b_2s_2$	$a_1r_1b_2s_3$	$a_1r_1b_3s_1$	$a_1r_1b_3s_2$	$a_1r_1b_3s_3$	r_1	
		$a_1r_2b_0s_1$	$a_1r_2b_0s_2$	$a_1r_2b_0s_3$	$a_1r_2b_1s_1$	$a_1r_2b_1s_2$	$a_1r_2b_1s_3$	$a_1r_2s_1b_2$	$a_1r_2b_2s_2$	$a_1r_2b_2s_3$	$a_1r_2b_3s_1$	$a_1r_2b_3s_2$	$a_1r_2b_3s_3$	r_2	
		$a_1r_3b_0s_1$	$a_1r_3b_0s_2$	$a_1r_3b_0s_3$	$a_1r_3b_1s_1$	$a_1r_3b_1s_2$	$a_1r_3b_1s_3$	$a_1r_3s_1b_2$	$a_1r_3b_2s_2$	$a_1r_3b_2s_3$	$a_1r_3b_3s_1$	$a_1r_3b_3s_2$	$a_1r_3b_3s_3$	r_3	
	a_2	$a_2r_1b_0s_1$	$a_2r_1b_0s_2$	$a_2r_1b_0s_3$	$a_2r_1b_1s_1$	$a_2r_1b_1s_2$	$a_2r_1b_1s_3$	$a_2r_1s_1b_2$	$a_2r_1b_2s_2$	$a_2r_1b_2s_3$	$a_2r_1b_3s_1$	$a_2r_1b_3s_2$	$a_2r_1b_3s_3$	r_1	
		$a_2r_2b_0s_1$	$a_2r_2b_0s_2$	$a_2r_2b_0s_3$	$a_2r_2b_1s_1$	$a_2r_2b_1s_2$	$a_2r_2b_1s_3$	$a_2r_2s_1b_2$	$a_2r_2b_2s_2$	$a_2r_2b_2s_3$	$a_2r_2b_3s_1$	$a_2r_2b_3s_2$	$a_2r_2b_3s_3$	r_2	
		$a_2r_3b_0s_1$	$a_2r_3b_0s_2$	$a_2r_3b_0s_3$	$a_2r_3b_1s_1$	$a_2r_3b_1s_2$	$a_2r_3b_1s_3$	$a_2r_3s_1b_2$	$a_2r_3b_2s_2$	$a_2r_3b_2s_3$	$a_2r_3b_3s_1$	$a_2r_3b_3s_2$	$a_2r_3b_3s_3$	r_3	
	a_3	$a_3r_1b_0s_1$	$a_3r_1b_0s_2$	$a_3r_1b_0s_3$	$a_3r_1b_1s_1$	$a_3r_1b_1s_2$	$a_3r_1b_1s_3$	$a_3r_1s_1b_2$	$a_3r_1b_2s_2$	$a_3r_1b_2s_3$	$a_3r_1b_3s_1$	$a_3r_1b_3s_2$	$a_3r_1b_3s_3$	r_1	
		$a_3r_2b_0s_1$	$a_3r_2b_0s_2$	$a_3r_2b_0s_3$	$a_3r_2b_1s_1$	$a_3r_2b_1s_2$	$a_3r_2b_1s_3$	$a_3r_2s_1b_2$	$a_3r_2b_2s_2$	$a_3r_2b_2s_3$	$a_3r_2b_3s_1$	$a_3r_2b_3s_2$	$a_3r_2b_3s_3$	r_2	
		$a_3r_3b_0s_1$	$a_3r_3b_0s_2$	$a_3r_3b_0s_3$	$a_3r_3b_1s_1$	$a_3r_3b_1s_2$	$a_3r_3b_1s_3$	$a_3r_3s_1b_2$	$a_3r_3b_2s_2$	$a_3r_3b_2s_3$	$a_3r_3b_3s_1$	$a_3r_3b_3s_2$	$a_3r_3b_3s_3$	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		
	Реакції екоморфи B														

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

Белова Н. А. Естественные леса и степные почвы / Н. А. Белова, А. П. Травлеев. – Д.: ДГУ, 1999. – 348 с.

Бельгард А. Л. Лесная растительность юго-востока Украины. – К.: КГУ, 1950. – 264 с.

Блэк К. А. Растение и почва. – М.: Колос, 1973. – 503 с.

Верховская М. К. Радиоэкологические исследования в природных биогеоценозах / М. К. Верховская, П. Л. Вавилов, В. И. Маслов. – М.: Наука, 1972. – С. 243-257.

Зонн С. В. Почва как компонент лесного биогеоценоза // Основы лесной биогеоценологии. – М.: Наука, 1964. – С. 327-457.

Ковда В. А. Основы учения о почвах. – Кн. І. – М.: Наука, 1973. – 447 с.

Карпачевский Л. О. Зеркало ландшафта. – М.: Мысль, 1983. – 156 с.

Ковальский В. В. Геохимическая экология. – М.: Наука, 1974. – 299 с.

Наумов Н. П. Экология животных. – М.: Высш. шк., 1963. – 618 с.

Перельман А. И. Биокосные системы земли. – М.: Наука, 1977. – 159 с.

Перельман А. И. Геохимия. – М.: Высш. шк., 1989. – 528 с.

Раменский Л. Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. – М.: Сельхозтех, 1938. – 315 с.

Раменский Л. Г. О некоторых принципиальных положениях современной геоботаники // Ботан. журн. – 1952. – Т. 37, вып. 2. – С. 181-201.

Рассел Э. Почвенные условия и рост растений. – М.: Иностр. лит., 1955. – 623 с.

Работнов Т. А. Фитоценология. – М.: МГУ, 1983. – 296 с.

Сукачев В. Н. Основные понятия лесной биогеоценологии // Основы лесной биогеоценологии. – М.: Наука, 1964. – С. 5-46.

Тарасов В. В. Флора Дніпропетровської та Запорізької областей. – Д.: ДНУ, 2005. – 276 с.

Травлеев А. П. Опыт детализации структурных компонентов лесного биогеоценоза в степи // Вопросы степного лесоведения. – Д.: ДГУ, 1973. – С. 6-18.

Травлєєв Л. П. До питания характеристики гігротопів за допомогою локальних коефіцієнтів зволоження // Біогеоценологічні дослідження на Україні. – Д.: ДДУ, 1975. – С. 38-41.

Надійшла до редколегії 22.04.09