

Структурно-функціональна організація едафічних чинників плейстоценових рефугіумів дощових черв'яків Правобережної України

В.В. Іванців, Л.В. Бусленко, наукові співробітники
Волинський національний університет ім. Лесі Українки

Проаналізовано дані структурно-функціональної організації рефугіумів – важливий елемент дослідження у з'ясуванні історії формування та збереження комплексів дощових черв'яків. Розглянуто особливості, специфіку і шляхи утворення рефугіумів як природно-історичну структуру біосистеми. Показано їх динаміку і функціонування.

Унаслідок загальнопланетарних кліматичних змін упродовж антропогену в північній півкулі відбувалися складні періодичні процеси перебудови природного становища. Певну роль у формуванні сучасного ландшафту мали кліматичні коливання з великою амплітудою, що є характерним для плейстоцену Європи взагалі і Правобережної України зокрема [6, 15, 18] Зміни клімату і палеогеографічного стану були зв'язані з трансгресіями (потеплінням) або регресіями (похолоданням) вод світового океану, особливо Арктичного. Звичайно, такі зміни були пов'язані з діяльністю геліоактивних і геліопасивних зон [7, 19].

Плейстоцен – важливий етап в розвитку біосфери Земної кулі. Порівняно з іншими періодами кайнозойської ери він був нетривалим, але відзначався суттєвим впливом на історію розвитку органічного світу, особливо Палеарктики. Значні зміни ландшафтно-кліматичних умов були зумовлені циклічним чергуванням льодовикових і міжльодовикових епох. Завдяки їм відбувалися значні періодичні перебудови ландшафтів, переміщення природних зон на південь і, навпаки, – на північ, міграції фаун і флор, сукцесії біоценозів [3, 23]. На загальному фоні зміщення границь природних зон постійно відбувалися біогеографічні зміни на рівні формування провінцій чи більш дрібних підрозділів. Їх прояви мали переважно меридіанне спрямування, що впливало на характер формування та відповідне розташування біогеографічних провінцій. Упродовж кайнозойської ери сформувався сучасний органічний світ континентів, морів і океанів, відбулося збільшення якісного та кількісного складу флори і фауни [9, 19, 21].

Загальна характеристика перигляціальної зони (перигляціалу). У межах плейстоцену визначають три крупних кліматичних макроцикли. Серед них потрібно виділити третій, який проявився від початку пізнього плейстоцену (150 тис. років) дотепер з диференціальним підняттям суші, максимальним проявом температур і мінімальними показниками вологості. Це привело до формування у валдайський час прильодової зони у Східній Європі гіперзони або перигляціальної зони [2,19].

Охолоджувальний вплив льодовиків на прилеглі території сприяв утворенню перигляціальної зони. Можна вважати, що А. Я. Тугаринов [22] обґрунтував положення про змішаний тип біоценозів перигляціальної зони (перигляціалу), які утворилися під впливом екстремальних кліматичних умов. Автор поклав початок аналізу змішаних фаун як складових екосистем особливого типу. Для них властиве поєднання низьких температур повітря впродовж року. Середня температура найбільш теплого місяця нерідко сягала $+10^{\circ}$, проте в холодний період вона опускалася до -50°C [13]. Сумарна сонячна радіація варіювала в межах $600\text{--}1000\text{ МДж/м}^2$, тобто була близька до арктичного і антарктичного поясів [24]. Кількість атмосферних опадів сягала $150\text{--}200\text{ мм/рік}$. Власне, такі своєрідні кліматичні умови сприяли виникненню специфічних ландшафтів, які поєднували риси сучасних тундр і висогірних степів.

Стала динаміка кліматичних умов в третьому кліматичному макроциклі сприяла появленню нових екологічних ніш. За твердженням Л.И. Рековеця, А. Надаховського [19], вони були колонізовані новими видами в епохах потеплінь і похолодань. Без сумніву, це приводило до структурної перебудови системи. Автори цю ситуацію порівнюють з адаптаціогенезом в філогенетиці. Перебудова структурної системи біоценозів безумовно вплинула на комплекси ґрунтових черв'яків родини *Lumbricidae*. Екстремальність кліматичних умов у третьому кліматичному макроциклі сприяла появі гіперваріабельної поліклонової структури в люмбрицид. Частина їх піддавались елімінації під дією природного добору. Звичайно, відбувалися сукцесійні процеси в комплексах дощових черв'яків. Проте збереження різноманіття дощових черв'яків у перигляційних зонах мало місце у рефугіумах (лат. *Refugium* – схованка, притулок). Терміном рефугіум окреслюється ділянка земної поверхні або Світового океану, де вид або група видів пережили або переживають несприятливі для них періоди геологічного часу, протягом яких на інших просторах ці таксони зникли. Вважається, що значна частина популяцій змогла зберегтися в рефугіумах, але вони були центром їх розселення та відновлення ареалу. Окремі види не тільки відновили ареали, але й колонізували нові екологічні ніші. У загальному в перигляційних зонах клімат був малоприсадибний для існування наземних і ґрунтових безхребетних тварин, у тому числі і дощових черв'яків, через низьку температуру та малу кількість атмосферних опадів упродовж року [24].

З настанням міжльодовикових епох відбувалися процеси відновлення популяції дощових черв'яків з мікропопуляцій, з подальшою колонізацією ними біогеоценозів. Плейстоценовим рефугіумам у Правобережній Україні відповідали гірські масиви Українських Карпат, Подільська та Придніпровська височини.

Питання структури і функціонування рефугіумів є важливим елементом дослідження для з'ясування історії формування та збереження комплексів дощових черв'яків. Вони займали і займають особливе місце в біогеоценозах, оскільки беруть активну участь у перерозподілі речовини і енергії. Від них здебільшого залежить становлення екологічного простору для діяльності

мікроорганізмів, рослин і тварин. Утворення та функціонування рефугіумів у перигляціалній зоні зумовлено впливом комплексу абіотичних і біотичних чинників. Серед абіотичних чинників відзначимо орографічні (рельєф), кліматичні (сонячна радіація, температура, вологість) та едафічні (гранулометричний склад, структура ґрунту), які створювали відповідні умови для становлення і функціонування біологічної системи.

Екологічна характеристика рефугіумів. *Рельєф* серед низки чинників відіграє важливу роль у становленні рефугіумів. Рельєф як поверхня представлена геометричною структурою складної конфігурації, що відокремлює тверду земну кору від рідкої і газоподібної оболонки землі. Поверхня рельєфу є не що інше, як своєрідна контактна зона, у межах якої найактивніше протікають екзогенні процеси та ґрунтоутворення. Останні, звичайно, є контрольованим рельєфом і виконують такі глобальні функції:

- 1) просторову організацію ґрунтового покриву;
- 2) ерозійні процеси, розподіл продуктів вивітрювання і ґрунтоутворення з формуванням осадових порід різної генези;
- 3) розподіл атмосферних опадів і тепла. Височини, плоскогір'я та гори, які знаходяться на шляху руху повітряних мас, формують відповідні екологічні умови на підвітряних і навітряних схилах. Від них залежить кількість тепла та опадів, які поступають на поверхню ґрунтів [16].

Рельєф здійснює великий і всебічний вплив на формування ґрунтового покриву. Завдяки експозиції, форми і крутизни схилів відбувався перерозподіл сонячної радіації на поверхні суші, опадів і розчинених у воді речовин [14]. Можна вважати, що він є універсальним чинником у формуванні видів і підвидів ґрунтів. Макро-, мезо- і мікрорельєф активно впливають на формування біорізноманіття організмів. Завдяки макрорельєфу відбувається спрямування повітряних мас, формування зонального клімату, поширення ґрунтів, рослин, тварин та біоценозів.

Мезорельєф, який представлений долинами всіх ланок гідрографічної сітки та їх вододілами в межах негірських територій (яри, балки, тераси, схили терас і т.ін.), впливає на перерозподіл і поглинання сонячної енергії, становлення температурного і водного режимів біоценозів.

Мікрорельєф виражений незначною площею (від декількох десятків, рідше сотень квадратних метрів) та відносно малою висотою (не більше одного метра). Часом у межах мікрорельєфу вирізняють ще дрібніші геометричні структури поверхні, зумовлені діяльністю тварин і рослин. В особливу категорію потрібно віднести нанорельєф (купини, кротовини, порії тощо). Мезо-, мікрорельєфи безпосередньо пов'язані з діяльністю дощових черв'яків, тим самим різко змінюючи гідротермічні, газові, сольові умови, окисно-відновний потенціал, актуальну кислотність. Унаслідок цього створюється мікрокліматична та гідрологічна неоднорідність, що визначає комплекси дощових черв'яків, ґрунтових сапрофагів та рослинного покриву [12, 14].

Рельєф – універсальний чинник у формуванні ґрунтових комбінацій. Немає сумніву, що дія рельєфу найбільше проявляється в біоценозах з розвиненим мікро- та мезорельєфом, де і знаходяться рефугіуми дощових черв'яків.

Сонячна радіація. Для педоценозів велике значення має кількість поглинутої сонячної радіації діяльною поверхнею (пісок, супісок, суглинок, глина, підстилка, рослинний покрив). Чим менше альbedo діяльної поверхні, тим більше сонячної радіації трансформується у хімічну або теплову енергію в біосфері. Перша в процесі фотосинтезу перетворюється у висококонцентровану хімічну енергію. Представники біоти перебувають під її безпосереднім впливом.

Теплова енергія є головним джерелом багатьох природних процесів, які розвиваються в контактному шарі географічної оболонки між педосферою і іншими геосферами Землі. Велика кількість її поглинається земною поверхнею у денні години, особливо влітку. Поверхня ґрунту нагрівається і передається прилеглим шарам повітря та горизонтам ґрунтового профілю. Частина її витрачається на фізичні, фізико-хімічні, хімічні і біологічні процеси. Температура повітря в найбільш теплий місяць перевищувала +10 °С [13]. Ми припускаємо, що внаслідок інсоляції сонячної радіації в рефугіумах температура верхніх горизонтів ґрунтового профілю могла сягати за +16–18 °С. Така динаміка плюсових температур в рефугіумах вказує на те, що продукування яйцевих коконів відбувається в короткий період, а кількість відкладених коконів залежить від приналежності видів до морфоекологічної групи [11, 13].

Тепловий режим є одним з важливих чинників у формуванні ґрунтів і існування біоти [5]. Тепловий і водний баланси земної поверхні в природно-географічному середовищі є тим головним механізмом, що визначає інтенсивність та характер усіх інших форм обміну енергії і речовин між основними компонентами географічного середовища (кліматичними, гідрологічними, ґрунтоутворюючими, біологічними), які відбуваються на земній поверхні.

Загалом тепловий баланс земної поверхні впливає на ґрунтові процеси за такими напрямками: зміна термічного режиму ґрунтів; зміна водного балансу ґрунту (режим вологості, інфільтрації, зміна продуктивності продуцентів), які визначають кількість не біогенної речовини, що надходить у ґрунти [4].

Вологість – один з домінуючих чинників екології ґрунтових і наземних організмів. Формування педосфери і переходу організмів від водного середовища до наземного і ґрунтового супроводжувалися колонізацією суші. Цей процес тривав від палеозою і до нашого часу [8]. Насичення ґрунтового середовища водою є динамічним і проявляється як у разі браку, так і за надлишку. У процесі еволюції організмів виробився спектр фізіологічних пристосувань до динаміки вмісту води в ґрунті. Дощові черв'яки є типовими пойкилогідричними організмами. Вміст води в клітинах їх органів і системах варіює в широкому діапазоні та залежить від ступеня зволоження навколишнього середовища [17].

У ґрунт вода надходить у вигляді атмосферних опадів або в процесі конденсації водяної пари з атмосфери. Пароподібна вода міститься в ґрунтовому повітрі, де її завжди більше, ніж в атмосферному. Рух водяної пари в ґрунті відбувається від місць з високим тиском до місць з нижчим тиском, від

місць з більш високою до місць з нижчою температурою, від капілярів більшого діаметру до капілярів меншого. За певних умов у ґрунті може відбуватися конденсація пари. Власне, пароподібна вода забезпечує газообмін в дощових черв'яків. У рефугіумах вода зазнає дії різних сил (сорбційних, осмотичних, меніскових, гравітаційних).

Гранулометричний склад разом з іншими чинниками активно діє в педогенезі рефугіумів дощових черв'яків. За гранулометричним складом ґрунти поділяють на піщані, зв'язнопіщані, супіщані, легкісуглинкові, середньосуглинкові, важкосуглинкові, легкоглинисті, середньоглинисті, важкоглинисті. Легкі ґрунти швидко прогріваються. Їм властива велика водо-, газопроникність. Проте вони мають ряд негативних рис: низький відсоток гумусу і біогенних елементів, малу вологоємність та поглинальну здатність. Важким суглинковим і глинистим ґрунтам властиві висока вологоємність, зв'язність та вищий вміст гумусу і біогенних елементів. Серед усіх фракцій гранулометричного складу – мулистій, якому належить головна роль у фізико-хімічних процесах, що відбуваються у ґрунті. Завдяки їй ґрунту властива висока поглинальна здатність. Найбільш придатними для становлення рефугіумів є суглинкові та легко глинисті ґрунти

У функціонуванні рефугіумів важливе значення має *структура* ґрунту. під якою потрібно розуміти взаємне розміщення в ґрунті структурних відокремлень (агрегатів, грудок) визначеної форми та розмірів, а також їх якісного складу. Кожний агрегат – комплекс гранулометричних елементів, які зв'язані в макро- і мікроагрегати та органо-мінеральними колоїдами, детритом чи корінням. З-поміж різних типів структури ґрунту особливу увагу заслуговує макроструктура. Макроструктура ґрунту забезпечує водно-повітряний режим і є стійкою до ерозії. Тільки структурний ґрунт здатний забезпечити гармонійну взаємодію між водним і повітряним режимами. Завдяки структурі ґрунту зберігається волога в агрегатах і підтримуються мінеральні, органо-мінеральні обмінні і біологічні процеси. Саме структурований ґрунт сприяє колонізації ґрунтового простору сапрофагами, у тому числі дощовими черв'яками. У рефугіумах у дощових черв'яків можуть реалізуватися потенційні адаптивні процеси до несприятливих абіотичних і біотичних чинників середовища.

Біотичні чинники. Умови життєдіяльності *мікроорганізмів* є близькими до кліматичних умов рослин. Життєдіяльність мікроорганізмів більше залежить від едафічних чинників середовища, ніж від рослин чи тварин. Це зумовлено їхніми малими розмірами за відносно великої поверхні та рядом інших характеристик. Чинники зовнішнього середовища впливають на всі процеси життєдіяльності мікроорганізмів. Вони можуть діяти позитивно, прискорюючи розмноження і збільшення біомаси, або негативно – сповільнюючи ці процеси. Мікроорганізми живуть у широкому діапазоні температур (психрофіли, мезофіли і термофіли) [10]. Можна припустити, що в рефугіумах домінували психрофіти і малопоширеними були мезофіли, рідко зустрічалися термофіли.

Здатність психрофілів розвиватися за низької температури зумовлена високим вмістом ненасичених жирних кислот у клітинній мембрані, внаслідок чого мембрани не замерзають. Бактерії можуть регулювати утворення кристалів

льоду через наявність центрів його кристалізації у білках зовнішньої мембрани, тоді структура льоду стає більш упорядкованою і слабше пошкоджує організм бактерій [10].

Мікроорганізми біогеоценозів розвиваються в широких межах вологості. За межею нижнього водного комфорту в мікроорганізмів відбувається прогресивне падіння аеробіозу. Вони завмирають лише в сухому ґрунті. Висока вологість не обмежує їхнього розвитку, але доти, доки у воді є кисень [1].

Зазначимо, що анаеробна мікрофлора уживається з аеробною в ґрунтах з нормальним зволоженням. Анаероби розвиваються в мікророзонах, де створюється безкисневе середовище. Якісний склад мікроорганізмів та їхня життєдіяльність регулюються актуальною кислотністю середовища.

Отже, в ґрунтах рефугіумів формувалися мікробні угруповання – пул організмів, склад їх зумовлений кліматичними умовами, рослинністю та ґрунтовими безхребетними сапрофагами.

Дощові черв'яки. Їм належить провідна роль у стабілізації і відновленні органічних сполук, колоїдної і поглинальної здатності, структурного і хімічного складу ґрунтів. Їх організми відіграють різноманітну метаболічну роль в едафотопах і нерідко мають вирішальне значення у збереженні і функціонуванні ґрунтів. Це зв'язано з високою пластичністю цієї групи сапрофагів, їх трофічною активністю і ґрунтоутворювальною діяльністю [12]. Така поліфункціональність дощових черв'яків зумовлена симбіотичними стосунками з мікроорганізмами та грибами. У процесі живлення разом з детритом і ґрунтом у травну систему потрапляють мікроорганізми. На особливу роль травної системи люмбрицид в подальшому формуванні мікробіоценозу вказує Стебає [20]. Неабияку роль відіграють мікроорганізми в копролітах дощових черв'яків. У зовнішньому середовищі вони сприяють подальшому розщепленню складних органічних сполук. Відзначимо, що люмбрициди надають притулок мікроорганізмам не тільки в межах температурного комфорту, але й верхньої і нижньої сублетальних зон.

Висновки

Охолоджувальний вплив льодовиків на прилеглі території зумовив утворення перигляційної зони. Ландшафти перигляційної зони виявилися біотично неоднорідними. У третьому кліматичному макроциклі плейстоцену відбулося становлення різних екологічних ніш, які спричинили перебудову структурно-функціональної організації біологічних систем.

Процес становлення рефугіумів дощових черв'яків мав векторизований характер. Мезо-, мікро-, нанорельєф сприяв формуванню ґрунтового покриву, кліматичного і едафічного режимів. На завершальній стадії розвитку рефугіумів набув дії біотичний чинник.

Бібліографія

1. Баб'єва І.П. Биология почв / Баб'єва І.П., Зенова Г.М. – М. : Изд-во МГУ, 1989. – 336 с.

2. *Болиховская Н.С.* Фитоценоотические сукцессии в плейстоценовых палеоэкосистемах гумидных и семигумидных районов Европейской России / *Н.С. Болиховская* // Эволюция экосистем: тез. междунар. симпоз. (26–30 сент., 1995 г. Москва). – М. : ПИН РАН, 1995. – С. 19–20.
3. *Болиховская Н.С.* Эволюция лессово-почвенной формации Северной Евразии / *Н.С. Болиховская*. – М. : Изд-во МГУ, 1995. – 268 с.
4. *Будыко М.И.* Тепловой баланс земной поверхности / *М.И. Будыко*. – Л. : Гидрометеиздат, 1956. – 255 с.
5. *Будыко М.И.* Изменение климата // *М.И. Будыко*. – Л. : Гидрометеиздат, 1974. – 280 с.
6. *Величко А.А.* Природный процесс в плейстоцене / *А.А. Величко*. – М. : Наука, 1973. – 255 с.
7. *Герасименко Н.П.* Розвиток зональних ландшафтів четвертинного періоду на території України: автореф. дис. на здобуття наук. ступеня докт. геогр. наук / *Н.П. Герасименко*. – К., 2004. – 40 с.
8. *Гиляров М.С.* Жизнь в почве / *Гиляров М.С., Криволуцкий Д.А.* – М. : Молодая гвардия, 1985. – 192 с.
9. *Гричук В.П.* Растительность Европы в эпоху максимального развития верхнеплейстоценового (валдайского) оледенения / *В.П. Гричук* // Палеогеография Европы в позднем плейстоцене. – М. : Наука, 1973. – С. 112–122.
10. *Гудзь С.П.* Мікробіологія / *Гудзь С.П., Гиляров М.С., Криволуцкий Д.А.* – Львів: Вид-во центр. ЛНУ імені Івана Франка, 2009. – 359 с.
11. *Іванців В.В.* Активна кислотність ґрунтів як регулюючий фактор поширення люмбрицид (Annelida: Oligochaeta: Lumbricidae) / *В.В. Іванців* // Наук. записки Терноп. держ. ун-ту ім. В. Гнатюка. – 2003. – № 3–4 (22). – С. 49–53. – (Серія: Біологія).
12. *Іванців В.В.* Структурно-функціональна організація комплексів ґрунтових олігохет західного регіону України / *В.В. Іванців*. – Луцьк : Редакційно-видав. відділ “Вежа” Волинського державного університету імені Лесі Українки, 2007. – 401 с.
13. *Косминский В.В.* Климаты территории СССР в эпоху максимального оледенения / *В.В. Косминский* // Изв. Всесоюз. геогр. общества. – М., 1977. – 109, вып. 3. – С. 259–264.
14. Ґрунтознавство з основами геології / [*Назаренко І.І., Польшина С.М., Дмитрук Ю.М. та ін.*]. – Чернівці : Книги ХХІ, 2006. – 503 с.
15. *Пидопличко И.Г.* О ледниковом периоде / *И.Г. Пидопличко*. – К. : Изд-во. АН УССР, 1951. – Вып. 2. – 264 с.
16. *Позняк С.П.* Чинники ґрунтоутворення / *С.П. Позняк, Є.Н. Красеха*. – Львів : Вид-во центр ЛНУ імені Івана Франка, 2007. – 401 с.
17. *Проссер Л.* Сравнительная физиология животных / *Л. Проссер*. – М. : Мир, 1977. – Т. 1. – 708 с.
18. *Рековец Л.И.* Природные катаклизмы и смешанные фауны плейстоцена Европы / *Л.И. Рековец* // Квартер-2005: материалы IV совещ. по изуч. четвертичного периода. – Сыктывкар : Геопринт, 2005. – С. 357–358.

19. *Рековец Л.И.* Эволюция биоценозов перигляциальной зоны в позднем плейстоцене Восточной Европы / *Л.И. Рековец, А. Надаховский* // Вестник зоологии. – 2007. – Т. 41, № 3. – С. 197–206.

20. *Стебаев И.В.* Зоомикробиологические комплексы в биогеоценозах / *И.В. Стебаев* // Почвенные организмы как компоненты биогеоценоза. – М. : Наука, 1984. – С. 40–52.

21. [Экологические аспекты формирования разнообразия сообществ мелких млекопитающих позднего плейстоцена Украины / *Топачевский В.А. , Емельянов И.Г., Рековец Л.И., Крахмальная Т.В.*] // Экологія та ноосферологія. – 2000. – 9, 1–2. – С. 92–101.

22. *Тугаринов В.А.* О происхождении арктической фауны / *В.А. Тугаринов* // Природа. – 1928. – №7/8. – С. 654–679.

23. *Удра И.Ф.* Расселение растений и вопросы палеобиогеографии / *И.Ф. Удра*. – К. : Наук. думка, 1988. – 196 с.

24. *Ясаманов Н.А.* Древние климаты Земли / *Н.А. Ясаманов*. – Л. : Гидрометеиздат, 1985. – 295 с.