

НАЙАКТУАЛЬНІШЕ

УДК 58:577.1:581.524.1

А.В. Боговін, доктор сільськогосподарських наук
ННЦ „ІНСТИТУТ ЗЕМЛЕРОБСТВА УААН”

РОЛЬ ВЗАЄМОВІДНОСИН РОСЛИН У СТАНОВЛЕННІ ТА ФУНКЦІОНУВАННІ ЕКОСИСТЕМ

Зелені рослини в природних умовах існують не ізольовано, а в рослинних угрупованнях. Вони разом з іншими видами біоти (мікробами, грибами тощо) утворюють складні екосистеми, які характеризуються певним типом видової й біоморфологічної структур, міжвидових і внутрішньовидових зв'язків (взаємовідносин) та обміном речовин, і завдяки акумуляції сонячної енергії, складної взаємодії біотичних і абіотичних структур на всіх ієрархічних рівнях організації біогеоценозів здійснюють біогеохімічний кругообіг як систему узгоджених у просторі і часі трансформаційних та міграційних потоків речовини й енергії. Саме в результаті зазначених явищ у процесі еволюції на нашій планеті утворилися сучасні ґрунти й утримується на нормальному рівні в атмосфері вміст кисню та інших градієнтів навколишнього середовища, виробляється біогеосистемами велика кількість рослинної продукції як могутнього і незамінного джерела продовольчих, кормових і сировинних ресурсів, чим в 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 викопному паливі [25]. Слід зазначити, що великі поклади вугілля, нафти й інших вуглеводневих ресурсів надр також є результатом біогеоценотичної діяльності екосистем, але минулих біосфер.

Біогеоценоз як елементарна одиниця біосфери, як відомо, в структурно-функціональному відношенні становить адаптивно пов'язану і водночас внутрішньосуперечливу 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, підгрунтова вода) та вихід енергії і біогенних речовин в атмосферу (тепло, кисень, вуглекислий та інші гази), в літосферу (гумусові сполуки, торфонакопичення, мінерали, осадові породи) і гідросферу (розчинні

© А.В. Боговін, 2008

біогенні речовини підґрунтових, річкових, озерних та інших вод). Оскільки абіотичні компоненти як первинні мають градієнтну визначеність, то кожний біогеоценоз має певну екологічну місткість, яка на будь-якому його історичному розвитку контролюється кількісними й якісними показниками ресурсного потенціалу тих же компонентів і особливо мінералогічними субстратами і насамперед ґрунтами, що самі є результатом кумулятивного ефекту складної взаємодії абіогенних і біогенних факторів. Саме за режимних станів цих компонентів, їхніх ресурсних об'ємів в природних умовах відбувається екоотпичний відбір видів та реалізується їхній продукційний потенціал.

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

Поскільки склад органічних речовин, що надходять у біогеоценоз з рослинами, має видову належність, то й спрямованість і характер прояву вищезазначених процесів у екосистемі у великій мірі залежить від набору видів і утворювальних ними фітоценозів та разом з консортами гармонізованих біотичних систем або, так званих, за Б.М. Міркіним [15], діючих живих ансамблів. Найсуттєвішою і формативно найвизначальнішою їхньою властивістю 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 у всій своїй складності експериментально лишуються ще надзвичайно маловивченими, на всіх етапах розвитку біосфери були й знаходяться в основі саморегуляції природних екосистем, їхньої еволюції, утворення сучасного біорізноманіття як форми існування живої матерії.

Взаємовідносини між живими організмами бувають прямі, обернені, або одночасно діючими в зазначених напрямках, і опосередковані, які в багатовидових біотичних системах мають складнодинамічний 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 їхніми організмами є суперечність між біологічною здатністю їх до необмеженого розмноження й розселення або, за висловом В.І. Вернадського [5], „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 [19], 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 другу, використовуючи один і той же ресурс (позначається як $-,-$); 2) *нейтралізм*, коли види не впливають один на другого, що в природі буває дуже рідко $(0,0)$; 3) *мутуалізм* – одна із форм симбіозу – взаємодія популяцій має позитивний вплив одна на другу $(+,+)$; 4) *протокооперація* – взаємодія як і у 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* – популяція отримує вигоду, а хазяїн не зазнає несприятливого впливу як, наприклад, риби-причіпи, прикріплюючись до акул, використовують їх як засіб переміщення в просторі: дуже поширена форма взаємовідносин $(+,0)$; 8) *аменсалізм* – одна популяція пригнічується, інша – не зазнає впливу, наприклад, ріст бактерій пригнічується плісневими грибами роду *Penicillium* у 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, в більшості дуже змінювані в просторі й часі, комплекси, тобто мають комплексний характер прояву і часто досить високу взаємну обумовленість.

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

У біогеоценозах, як елементарних одиницях біосфери, які мають багаторівневу ієрархічну структуру будови (клітинний, організмовий,

популяційний, біогеоценотичний, біосферний) механізми реалізації конкурентних зв'язків між структурними елементами фітобіоти також набуває поліваріантний характер. Серед найбільш значущих для вищих рослин можна виділити насамперед два рівні. *Фізіологічний або мікропроцесуальний і фізіолого-біохімічний*. Перший відбувається на молекулярному, клітинному й тканинному рівнях рослин. Він базується на індивідуальних видоспецифічних особливостях засвоєння, темпах і об'ємах катіонно-аніонного обміну і споживання за допомогою корневих систем рослин доступних або, так званого, обмінного фонду мінеральних і органічних поживних речовин ґрунтів та здатності змінювати умови існування для суміжних видів і їхніх особин у фітоценозах. Цей тип конкурентних взаємозв'язків В.М. Сукачов [24] визначає як трансбіотичні коакції. *Фізіолого-біохімічний*, що відбувається на тому ж рівні фітоекосистем, але крім залучення катіонно-обмінних процесів засвоєння доступних речовин, взаємовідносини здійснюються через діяльність живих організмів і насамперед консортивно пов'язаних видоспецифічних вузькоспеціалізованих ризосферних чи ендотрофних мікроорганізмів, які не тільки розширюють об'єм споживання обмінного фонду едафотонів, підвищують імунітет рослин, а й через трансформацію умов існування для конкурентів та зміни їхнього фізіологічного стану в значній мірі контролюють взаємовідносини між видами в ценозі (трансбіотичні коакції, за визначенням того ж автора).

Механізми реалізації конкурентних зв'язків на рівні організмів організації екосистем, які діють на базі попередніх рівнів і контролюються ними, у плані прояву життєздатності особин зводяться в основному до формування морфологічної структури фітобіотичних систем і визначаються: 1) біологічною своєрідністю видів – 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 і просторове розміщення на них листя, морфологічна будова підземних пагонів і коріння та глибина проникнення їх у ґрунт тощо), що при сумісному зростанні видів визначають перерозподіл надземного і підземного об'єму фітоценозу та ступінь (повноту) використання його життєвих ресурсів і прояву ними перетворювальної дії середовища; 3) екологічними властивостями фітобіотичних організмів, що виявляються в адаптивній своєрідності анатомічної структури їхніх органів та фізіологічно невиявлених генетико-фізіологічних реакціях на кількісні і якісні параметри навколишнього середовища, в основі яких лежить здатність клітинної плазми переносити холод, втрату

вологи, нестачу світла тощо. Інтегровані на рівні видів ці реакції ідентифікуються у вигляді біоценоекологічних індексів компонентів біогеоценозів [2, 4, 9].

На популяційному рівні організації фітобіотичних систем найвизначальнішим регулювальним чинником формування популяцій і міжпопуляційних конкурентних відносин у біогеоценозі виступає ступінь внутрішньовидової гетерогенності геномів видів, тобто їхнє внутрішньовидове біорізноманіття, яке в умовах певного градієнтного екологічного простору на базі регуляційних механізмів нижчих рівнів організації екосистем з множини можливих варіантів сприяє у певному часовому вимірі формуванню стійкіших та ценотично активніших популяцій 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 перетворювальні середовище 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 призводять до перебудови 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 їхньої реакції на кількісні та якісні показники умов існування. 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 у процесі їх генези показало, що диференціація співвідношення видів у ценозах в результаті генетично зумовленої еколого-біологічної неоднорідності починається з проростання насіння та з'явлення сходів, і далі, по мірі змикання травостою, вона істотно поглиблюється.

Так, на нормально зволжених низинних луках Полісся (господарство „Копилів” Макарівського району Київської області) з поширенням дернових пилувато-супіщаних ґрунтів з умістом у 0-20 см шарі гумусу 1,56%, рухомого фосфору – 12,8, обмінного калію – 6,8 мг на 100 г ґрунту, рН_(КСІ) – 5,0 різні види злакових трав у одновидових посівах у 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 суміші з 6-ти тих же видів злакових трав, представлених за кількістю насіння у однакових частках, найурожайнішою виявилася грястиця збірна, а у суміші з 3-х компонентів, у якій була відсутня грястиця збірна, що характеризується більш інтенсивним засвоєнням на одиницю активної маси коріння елементів живлення і бистрішими темпами відростання і захоплення фізичного простору – костриця лучна (табл.1).

Отже, окремі види, що вивчалися, дуже схожі між собою за реалізацією екологічних ніш у одновидових посівах, але різні в сумішах, 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 едифікувальних видів у боротьбі за елементи мінерального живлення, вологу, а у взаємовідносинах з низовими травами – тонконогом болотним, кострицею червоною і багатьма низькорослими спонтанними видами різнотрав'я – й за світло.

На п'ятому році користування, після зрідження в травостої грястиці збірної в результаті несприятливої перезимівлі, а костриці лучної ще й як рослини невеликого довголіття, у шестикомпонентній суміші провідне місце на фосфорно-калійному фоні зайняв толерантніший вид до рівня забезпеченості елементами мінерального живлення, в даному разі азотного, – костриця червона, а на фоні $N_{240}P_{50}K_{120}$ – грястиця збірна, яка при доброму забезпеченні азотом краще збереглася в рослинному покриві, і костриця червона; у потрійній злаковій суміші відповідно маловибагливе до умов живлення спонтанне різнотрав'я та вегетативно рухомий і вибагливий до родючості ґрунтів – стоколос безостий.

Зміною норми висіву насіння видів у сумішах певною мірою вдається послабити чи посилити їхнє фітоценотичне значення, але ці можливості, як показали дані, обмежені й у більшості випадків за однаково сприятливих зовнішніх екологічних умов і однакового життєвого стану залежать від віку життя рослин, не змінюють векторність взаємовідносин між компонентами (табл. 2).

Так, за збільшення норм висіву насіння стоколосу безостого до 20, а костриці лучної – до 18 кг/га, як і зменшення їх до 3 кг/га, незалежно від режимів використання, в сіяних ценозах явно переважала костриця лучна. Поступалася вона довгорічному виду – стоколосу безостому – при сінокісному використанні лише на четвертому, а при пасовищному – на п'ятому роках, на варіантах із зниженою нормою висіву насіння костриці, де вона за кількістю схожого насіння в суміші поступалася стоколосу безостому в 6,1 раза.

Таблиця 1. Зміна урожайності ценозів і участі в них компонентів залежно від видового складу та рівня їхньої забезпеченості елементами живлення, ц/га сухої речовини

Види трав та суміші	Роки користування	Суха маса, ц/га	Зокрема по видах							Суха маса, ц/га	Зокрема по видах						
			тимофіївка лучна	коstriця лучна	грястиця збірна	стоколос безостий	тонконіг болотний	коstriця червона	спонганні види		тимофіївка лучна	коstriця лучна	грястиця збірна	стоколос безостий	тонконіг болотний	коstriця червона	спонганні види
			P ₃₀ K ₁₂₀								N ₂₄₀ P ₅₀ K ₁₂₀						
Тимофіївка лучна	1-й	64,3	52,3	-	-	-	-	-	12,0	106,1	101,6	-	-	-	-	-	4,5
	5-й	6,9	1,8	-	-	-	-	-	5,1	50,9	17,3	-	-	-	-	-	33,7
Костриця лучна	1-й	55,5	-	42,5	-	-	-	-	13,0	115,0	-	108	-	-	-	-	7,0
	5-й	5,9	-	0,2	-	-	-	-	57	46,4	-	3,6	-	-	-	-	42,8
Грястиця збірна	1-й	52,1	-	-	42,1	-	-	-	10,0	129,3	-	-	128,3	-	-	-	1,0
	5-й	4,1	-	-	1,6	-	-	-	2,5	44,0	-	-	39,4	-	-	-	4,6
Стоколос безостий	1-й	57,7	-	-	-	36,4	-	-	21,3	124,8	-	-	-	108,5	-	-	16,3
	5-й	4,9	-	-	-	1,4	-	-	3,5	74,4	-	-	-	58,9	-	-	15,5
Тонконіг болотний	1-й	79,5	-	-	-	-	44,4	-	35,1	128,9	-	-	-	-	108,7	-	20,2
	5-й	5,0	-	-	-	-	1,9	-	3,1	61,3	-	-	-	-	16,9	-	44,4
Костриця червона	1-й	66,4	-	-	-	-	-	36,3	30,1	142,8	-	-	-	-	-	133,1	9,7
	5-й	6,5	-	-	-	-	-	4,1	2,4	76,5	-	-	-	-	-	64,9	11,6
Суміш із 6 видів попередніх трав	1-й	58,2	1,2	9,3	21,3	4,2	1,3	4,6	16,5	122,3	5,8	23,2	77,1	7,2	1,1	1,1	6,8
	5-й	6,6	-	-	0,1	0,1	-	4,8	1,6	62,5	-	0,1	28,6	2,3	0,2	28,1	3,2
Суміш з 3 видів трав*	1-й	56,4	1,6	34,2	-	6,3	-	-	14,3	122,5	4,2	84,6	-	16,4	-	-	17,3
	5-й	4,1	-	-	-	1,0	-	-	3,1	67,0	-	0,6	-	53,1	-	-	13,3

**) Примітка. У суміші з рівною дольовою участю насіння включені тимофіївка лучна, коstriця лучна та стоколос безостий*

Таблиця 2. Вплив зміни норми висіву насіння видів трав у сумішах на співвідношення компонентів у рослинних угрупованнях, % від загальної участі

Компоненти сумішей*	Норма висіву насіння, кг/га	Рік користування				
		1-й	2-й	3-й	4-й	5-й
Сінокісне використання						
Стоколос безостий	20	12,3	23,6	29,1	38,0	33,1
Костриця лучна	3	49,2	60,6	36,6	20,0	12,1
Стоколос безостий	3	1,7	2,4	9,6	16,2	16,7
Костриця лучна	18	77,4	83,9	52,8	45,5	35,2
Пасовищне використання						
Стоколос безостий	20	10,9	12,5	13,0	11,7	11,7
Костриця лучна	3	37,0	62,0	39,4	22,4	10,7
Стоколос безостий	3	0,4	6,6	1,4	4,4	5,4
Костриця лучна	28	52,4	70,1	58,4	56,8	20,3

**) Склад травосумішей: а) стоколос безостий 20 кг + костриця лучна 3 + тимофіївка лучна 2 + конюшина лучна 3 + конюшина повзуча 4 кг/га; б) стоколос безостий 3 кг + костриця лучна 18 + тимофіївка лучна 2 + конюшина лучна 3 + конюшина повзуча 4 кг/га.*

Проте за підвищеної норми висіву насіння костриці лучної, де за рахунок внутрішньовидової генетичної гетерогенності склалися кращі ресурсні можливості для екологічного відбору довговічніших особин і формування стійкішої у часі популяції зазначеного виду у фітоценозах, вона залишилася переважаючою і на п'ятому році користування рослинних угруповань.

Однак слід зауважити, що характер конкурентних зв'язків у природних умовах не є постійним, а змінюється в просторі і часі і залежить 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 едифікувальну роль і поступається суміжним видам, які за еколого-ценотичним статусом знаходяться в більшій відповідності умовам зростання. У конкурентному змаганні в програшному положенні виявляються також види, у яких за віком життєвий цикл розвитку знаходиться на спаді.

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

Саме за впливу цього антропогенного фактора, який відноситься до одного з найвпливовіших, у зміні конкретних зв'язків відіграють еколого-біоморфологічні особливості видів і насамперед будова їхніх

надземних органів, які, як відомо, є основними трансформаторами сонячної енергії і користувачами фітосередовища як важливої частини біосфери. Різні види, маючи неоднакову морфометричну структуру пагонів [3], що виявляється в неоднаковій їхній висоті і характері розміщення на них найактивніших фотосинтезувальних органів – листя, своєрідно реагують на різні режими їхнього відчуження: при сінокісному використанні в рослинних угрупованнях отримує перевагу синюзія високорослих трав із слабким приземним облистянням. При пасовищному використанні домінує положення, як видно з рис., вже на п'ятому році зайняли спонтанні низькорослі види – тонконіг лучний звичайний та різнотрав'я при явному послабленні фітоценотичної ролі в ценозі тимофіївки лучної і особливо стоколосу безостого як типових сінокісних рослин.

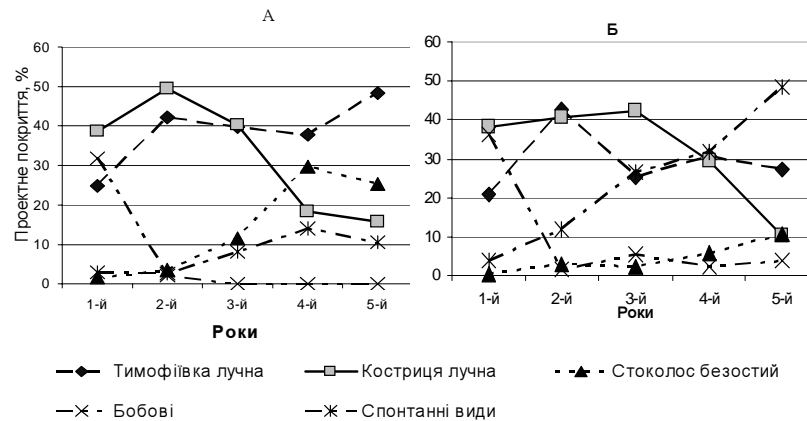


Рис. Вплив сінокісного (А) і пасовищного (Б) використання трав'янистих біогеоценозів на участь видів у фітоценозі, % від загального проективного покриття

Травосуміш: тимофіївка лучна 12 + стоколос безостий 3, костриця лучна 3 + конюшина лучна 3 + конюшина повзуча 4 кг/га

Біологічні ознаки рослин і насамперед такі, як тривалість життя, значна роль у визначенні конкурентних зв'язків, набувають у демутаціях ценозів порушених земель, зокрема і на перелогах, коли залежно від умов на початкових стадіях сингенезу відбувається бистра чи уповільнена заміна експлерентної групи рослин (одно- та дворічних бур'янів) багаторічниками як основними едифікаторами зонально й екологічно адаптованих ценозів. Останні, з'являючись 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, поступово заповнюючи екологічні ніші за одночасної зміни

фізичних і гідротермічних властивостей едафотопу, обмежують чи навіть повністю позбавляють одно- і малорічників розмножуватися насінням і витісняють їх із ценозу.

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 їхніх відмерлих решток у 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 стимулювальну чи пригнічувальну або, так звану, за визначенням багатьох авторів [6-8,26,27] алелопатичну 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 грибних і бактеріальних захворювань чи захисту від поїдання, мають високу видову належність і відіграють помітну роль у виживанні видів у ценозах. Проте слід мати на увазі, що інертні сполуки, наприклад, амінокислоти, які після цукрів надходять і нагромаджуються в ґрунті у найбільшій кількості [14,22], під впливом специфічної мікрофлори можуть трансформуватися в активні сполуки і за певних умов істотно впливати на фізіологічні процеси і життєдіяльність рослин [23] та конкурентні відносини між видами в рослинних угрупованнях.

Визначеннями в нашій лабораторії [10,11] за допомогою співробітників Центрального республіканського ботанічного саду НАН України у різні періоди сезону на середньосуглинковому темно-сірому опідзоленому ґрунті дослідного господарства „Чабани” Національного наукового центру „Інститут землеробства УААН” фенолів з-під різних видів бобових трав бобово-злакових сумішей ідентифіковано 10 фенол-карбонових кислот (табл.3), які є, як зазначає А.М. Гродзинський [6], початком і кінцевою ланкою циклічного перетворення гумусових сполук у ґрунті та одним з найвпливовіших чинників визначення складу корисної мікрофлори, росту й розвитку рослин та характеру конкурентних зв'язків між компонентами ценозу.

Як видно з таблиці 3, більше їх нагромаджувалося у першій половині вегетації – у травні, ніж у жовтні, причому провідне положення в усіх випадках належало феруловій та кумаровій кислотам, на частку яких припадало понад 60% від сумарної їхньої кількості. Помітну роль у створенні алелопатичного фону відігравали також ванілінова, а у

весняний період – протекатехова кислоти. У витяжках з надземних органів і коріння всі види бобових найбільше мали фенольних сполук у фазу бутонізації рослин, менше – у фазу плодоношення і найменше – на початку вегетації, тобто у фазу відростання.

Таблиця 3. Склад карбонових кислот у ґрунті з-під різних видів бобових трав бобово-злакових сумішей, мг/кг, 2003 р.

Кислоти	Травень				Жовтень			
	коношина лучна	коношина повзуча	лядвенець польовий	люцерна посівна	коношина лучна	коношина повзуча	лядвенець польовий	люцерна посівна
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- Диоксибензойна	-	1,3	1,3	1,1	-	-	-	-
Протокатехова	-	6,0	-	6,8	-	-	-	-
Сума кислот	49,5	55,6	54,6	64,9	28,9	38,7	32,0	24,1

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 люцерна посівна та коношина лучна, найменшу, а часом і позитивну – лядвенець польовий. Хоча коношина лучна і люцерна менше, як видно з таблиці 3, нагромаджували фенолів у ґрунті (люцерна менше мала їх також у витяжках з надземної і кореневої маси) порівняно з лядвенцем польовим.

Така неузгодженість може бути пов'язана з наявністю у ґрунтах під люцерною деяких інших сильних токсинів, зокрема сапонітів, на що свого часу вказували Е.Н. Мішустін, А.Н. Наумова [16], А.Н. Наумова [17] й ін.

Негативний вплив фізіологічно активних речовин і 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 і цим гальмують ріст клітин і ростові процеси рослин у цілому. До того ж у 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 багатовекторні дифузні міжвидові конкурентні взаємовідносини між організмами, негативна дія прижиттєвих кореневих виділень, як зазначає Т.О.Работнов [20], 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 і нейтралізаційні механізми організмів не перевищують об'єми надходження до них токсинів, вони можуть коректувати роль у міжбіотичних конкурентних зв'язках у біогеоценозах.

Проте на зміну умов зростання, а одночасно й на поведінку окремих видів у фітоценозах і біоти в цілому, найбільше впливають відмерлі кореневі і надземні рештки рослин, що нагромаджуються в ґрунті та на його поверхні. Саме вони становлять наймогутнійший матеріально-енергетичний ресурс ґрунтоутворення та формування родючості ґрунтів і найстабільнішого фонду гумусових органічних речовин, представлених групами гумінових, фульво-, а інколи й гіматомеланових [25] кислот та гумітів. Дві перші групи кислот у своєму складі містять велику кількість різних сполук, зокрема і токсичних. Останні, маючи кумулятивний характер, і за складом видоспецифічну окресленість, надходячи в рослини в незмінному вигляді в разі відсутності в них ферментів, що переробляють токсини і залучають у метаболізм рослинних організмів, можуть нагромаджуватися в підвищених кількостях, пригнічувати і навіть викликати загибель рослин. У даному разі страдницькими можуть бути не тільки, а можливо й не стільки конкуруючі реципієнтні види, а насамперед донори, що виростили впродовж тривалого часу на одному і тому ж місці в монодомінантних ценозах. Такі явища особливо сильно виявляються на деяких культурах. У дослідях триразове перезалуження прискореним способом люцерни посівної, що вирощувалася на одному й тому ж місці, спочатку через 3 роки, потім через 2 і через рік, під час яких у 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 і фізіологічно активні, зокрема фенольні та інші токсичні сполуки, створювали несприятливий алелопатичний 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 і шляхом мікробіологічного перетворення свіжої, зокрема високобілкової органічної маси решток і особливо багатих лігніном „здерев’янілих” (каудексових) частин рослин люцерни 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 похідними сполуками дубильних речовин тощо, як відмічають М.М. Кононова [12,13], Л.Н. Александрова [1], Д.С. Орлов [18], А.Д. Фокін [25] і ін., конденсуються у гумусові речовини з детоксикацією та подальшою полімеризацією їх 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 об’ємами та глибиною біохімічної і фізико-хімічної „переробки” речовин під час мінералізації рослинних решток і конденсації мономерних і полімерних сполук їх розкладу, переважно ароматичного ряду, у гумусові речовини в ряді випадків, наприклад, при більшому зміщенні балансу на користь мінералізаційних процесів, може забезпечувати відносно до певних видів рослин чи їхніх груп надмірне нагромадження токсинів у ґрунті й істотно погіршувати нормальний їхній ріст і розвиток, а в крайніх випадках упродовж окремих сезонів чи навіть років позбавляти можливостей активного існування у фітоценозах.

У наших дослідженнях люцерна посівна після кожного перезалуження хоч і утворювала відносно густі сходи, але вони, особливо після третього пересівання, були дуже невіривнені по густоті й висоті. Більшість з 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 і дуже засмічений однорічними бур’янами, травостій, у той час як поряд після безлюцернового попередника в цьому ж масиві утворився густий, інтенсивно зелений, високорослий люцерновий травостій, урожайність якого становила 467 ц/га зеленої маси при урожайності її після люцерни 97 ц/га висіяної культури.

Послаблені рослини люцерни після повторних її пересівань інтенсивніше пошкоджувалися хворобами і шкідниками, вирізнялися помітною хлоротичністю, що згідно з дослідженнями Е. Райса [21] можна пов’язати з пригніченням фенолами фіксації і нітрифікації азоту симбіотичними й асоціативними мікроорганізмами при збереженні попередніх темпів денітрифікації його в ґрунті, 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 ґрунтовтоми з метою виживання у рослинному покриві біогеоценозів. У автотрофів вони реалізуються не лише на генетико-фізіологічному та консортивних рівнях у трофічних ланцюгах піраміди, а й на фітоценотичному, до яких у першу чергу відносяться: 1) наявність розвитку в багатьох видів бобових трав у 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 стані; 3) набуття фітоценозами рухливої анізотропності на рівні мікропарцелярних структур; 4) переміщення рослин від центру первинного їх поновлення (кущів) з найвищим алелопатичним 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 їхньої реалізації необхідно враховувати як параметри середовища, його зміни впродовж сезону й за роками, так і параметри живих організмів і особливо автотрофів – зелених рослин. В ідеалі, як зазначає А.М. Гродзинський [7], „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 їхньої середовища перетворювальної дії у ценозах, для зазначених цілей можливе використання показників екологоценобіотичного статусу видів [2,4,9]. Вони дають змогу 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, встановлювати типи фітоценозів та ступінь у них віолентності компонентів або, як зараз прийнято за

вченням Раменського-Грайма [15], називати стратегіями виживання видів. Розширення та поглиблення досліджень у зазначеному напрямі сприятиме детальніше теоретично усвідомити досліджувану проблему і, 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 їхньої 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 автотрофних рослин – 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 у еколого-трофічних ланцюгах піраміди біогеоценозів, спрямованість трансформаційних і міграційних процесів та об'ємів 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 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 і інших. Комплексне вивчення зазначеної проблеми дасть змогу глибше з'ясувати еволюційні процеси, розробити найефективніші підходи й методи прогнозування та оптимізації функціонування природно-територіальних комплексів в умовах постійної флуктуаційної й еукцесійної змінності та різного ступеня їх синантропізації.

1. Александрова, Л.Н. О механизме образования гумусовых веществ в процессах превращения их в почве / Л.Н. Александрова // Гумус и биологическая аккумуляция элементов в почве: записки Ленингр. с.-х. ин-та. – Л., 1966, т.105, вып. 1. – С. 3-29.

2. Бельгард, А.Л. Лесная растительность Юго-востока УССР. / А.Л. Бельгард – К.: Изд-во КГУ, 1950. – 246 с.

3. Боговін, А.В. Морфометричні особливості багаторічних трав та їх роль у формуванні вертикальної структури лучних фітоценозів / А.В. Боговін, О.М. Давидюк // Зб. наук. праць Ін-ту землеробства УААН. – Київ: Фітосоціоцентр, 2001. – Вип.2. – С.47-52.

4. Боговін, А.В. Екологічний аналіз рослинності природних біогеоценозів (фізіогномічні та флористико-індивідуалістичні аспекти аналізу в екології) / А.В. Боговін та інші // Екологія та ноосферологія. – 2003. – Т.13, №1-2.

5. Вернадский, В.И. Живое вещество / В.И. Вернадский – М.: Наука, 1978. – 358 с.
6. Гродзинский, А.М. Химическая природа почвенных токсинов / А.М. Гродзинский // Аллелопатия растений и почвоутомление: избр.тр. – Киев: Наукова думка, 1991. – С. 276-291.
7. Гродзинский, Д.М. Изучение физиологических и биохимических процессов в растительных сообществах / Д.М. Гродзинский // Аллелопатия растений и почвоутомление: избр.тр. – Киев: Наукова думка, 1991. – С. 197-203.
8. Грюммер, Г. Взаимное влияние высших растений. Аллелопатия / Г. Грюммер – М.: Изд-во иностр. лит., 1957. – 261 с.
9. Екофлора України: Т.1 / Я.П. Дідух, та інші – К.: Наук. думка, 1976. – 191 с.
10. Єфремова, Г.В. Аллелопатична активність фенольних сполук у бобово-злакових травостоях / Г.В. Єфремова // Зб. наукових праць Ін-ту землеробства УААН. – К.: ЕКМО, 2005. – Вип.1-2. – С.113-117.
11. Єфремова, Г.В. Вплив підсівання бобових трав на продуктивність лучних угідь у північному Лісостепу України: автореф. дис... канд. с.-г. наук: 06.01.12. / Г.В. Єфремова – К. 2007. – 242 с.
12. Кононова, М.М. Важнейшие итоги исследования почвенного гумуса / М.М. Кононова // Почвоведение. – 1957. – №11. – С.43-61.
13. Кононова, М.М. Органическое вещество почвы / М.М. Кононова – М.: Изд-во АН СССР, 1963. – 314 с.
14. Кузнецова, Г.А. Растения – источники биологически активных веществ / Г.А. Кузнецова – Журн. общ. биологии. – 1982. – 43, №1. – С. 64-67.
15. Миркин, Б.М. Современная наука о растительности / Б.М. Миркин, А.Г. Наумова – М.: Лотос, 2001. – 204 с.
16. 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.
17. Наумова, А.Н. Некоторые токсические вещества в сероземной почве под культурой люцерны и влияние их на микрофлору / А.Н. Наумова // Микробиология на службе сельского хозяйства. – М.: Сельхозгиз, 1959. – С.39-43.
18. Орлов, Д.С. Гумусовые кислоты почв / Д.С. Орлов – М.: Изд-во МГУ, 1974. – 333 с.
19. Пианка, Э. Эволюционная экология / Э. Пианка – М.: Мир, 1981. – 400 с.
20. Работнов, Т.А. Луговое луговое луговое луговое / Т.А. Работнов – М.: Изд-во Московского ун-та, 1974. – 384 с.
21. Райс, Э. Аллелопатия / Э. Райс – М.: Мир, 1978. – 398 с.
22. Самцевич, С.А. Взаимоотношения микроорганизмов почвы и высших растений / С.А. Самцевич // Микроорганизмы почвы и растение. – Минск: Наука и техника, 1972. – С.24-33.
23. Стефанский, К.С. Определение аллелопатической активности аминокислот / К.С. Стефанский // Круговорот аллелопатически активных веществ в биогеоценозах. – К.: Наукова думка, 1992. – С.147-154.
24. Сукачев, В.Н. О некоторых современных проблемах изучения растительного покрова / В.Н. Сукачев // Бот. журнал. – 1956. – Т.41, №4. – С.476-486.
25. Фокин, А.Д. Почва, биосфера и жизнь на Земле / А.Д. Фокин – М.: Наука, 1986. – 170 с.

26. Чернобривенко, С.И. Биологическая роль растительных выделений и межвидовые взаимоотношения в смешанных посевах / С.И. Чернобривенко – М.: Сов. наука, 1956. – 193 с.

27. Molisch, H. Der Einfluss Pflanze auf die andere Allelopathie / H. Molisch – Jena, 1937. – 102 S.

В статті узагальнені результати вивчення взаємовідносин рослин в рослинних угрупованнях. Показана їхня роль у флоро- та фітоценогенетичних процесах надорганізованих систем, формування консортивних і асоціативних зв'язків у еколого-трофічних ланцюгах піраміди біогеоценозів. Висвітлені найзагальніші механізми реалізації взаємодії фітобіоти на різних ієрархічних рівнях організації екосистем.

В статтє обобщены результаты изучения взаимоотношений растений в сообществах. Показана их роль во флоро- и фитоценогенетических процессах надорганизменных систем, формирования консортивных и ассоциативных связей в эколого-трофических звеньях пирамиды биогеоценозов. Освещены наиболее общие механизмы реализации взаимодействия фитобиоты на разных иерархических уровнях организации экосистем.

The article generalizes the results of the study of plant interrelations in communities. Their role in flora – and phytocenogenetical processes in the superorganism systems, the consortive and associative bond formation in ecological and trophic links of biogeocenosis pyramid is shown. The most general mechanisms of phytobiota interrelation realization at different hierarchical levels of the ecosystem organization are highlighted.