

ТРОФОТОП ЯК ОБ'ЄКТ ТЕОРІЇ СТЕПОВОГО ЛІСОЗНАВСТВА, ҐРУНТОЗНАВСТВА ТА ЗАГАЛЬНОЇ ЕКОЛОГІЇ

Криворізький державний педагогічний університет

Запропоновано розширене теоретичне розуміння трофотопу як складової едафотопу. Висвітлено місце трофотопу серед інших підсистем екотопу.

Ключові слова: біогеоценоз, екотоп, трофотоп.

L. V. Shanda

Kriviy Rig State Pedagogical University

TROPHOTOP AS OBJECT OF THEORY OF STEPPES FORESTRY AND SOIL SCIENCE AND GENERAL ECOLOGY

As part of edafotop can extend the in theory limited understanding of trofotop to the level of other systems of ekotop.

Keywords: biogeocenoses, ecotop, trofotop.

У теорії степового лісознавства та ґрунтознавства, у типології лісових угруповань трофотоп розглядається як компонент едафотопу. Н. А. Белова та А. П. Травлєєв (1999) провели достатньо широкий ретроспективний огляд, етимологічний аналіз поняття «едафотоп» та особливостей його використання в лісовому ґрунтознавстві, виклали сучасні уявлення про едафотоп, зіставили погляди різних учених.

Визначення едафотопу (Бельгард, 1950) як певної єдності трофотопу та гіротопу, що виражає міру родючості ґрунту, на наш погляд, обмежує суть трофотопу як сукупності трофічних умов, трофічних ресурсів біогеоценозу, які складаються в його підземній і надземній частині. Принцип деталізації компонентів лісового біогеоценозу А. П. Травлєєва (1973) дозволив розгорнути подібний підхід до екотопів аренних соснових лісів (Шанда, 1999) і відповідно до цього звернутися до суті трофотопу та його складових.

Мета нашого дослідження полягала в обґрунтуванні можливості розширення уявлень про трофотоп у складі екотопу лісового (взагалі будь-якого) угруповання організмів на основі загальнонаукової методології.

РЕЗУЛЬТАТИ ТА ОБГОВОРЕННЯ

У сучасній екології угруповань учення про екотоп окреслене рядом основоположних праць – від загальних схем до конкретної деталізації його компонентів (Бельгард, 1950; Травлєєв, 1973).

Екотоп, біотоп, біогеоценотичне середовище, екологічний простір угруповання тощо характеризують всю сукупність умов певного, відносно однорідного, відчленованого простору, який займає угруповання організмів.

Ці поняття в значній мірі відповідають цілком об'єктивному відповідному реальному розумінню екотопу як ємкості, вмістища, яке має певне горизонтальне та вертикальне відмежування від інших угруповань з різними виразами перехідних зон в їх просторово-часові рухомості чи суміщення. У різних схемах організованості екотопу виділяється стан основних середовищ життя, захоплених організмами угруповання за їх основними характеристиками, але не акцентується, що вони обумовлені угрупованням. Наприклад, в аренних соснових лісах Присамар'я на піщаних, оголених і зайнятих трав'яною, деревною, чагарниковою рослинністю ділянках прослідковуються істотні відмінності збалансованості абіотичних, біотичних і біогенних факторів. Отже, екотоп

слід вважати не вихідним, а похідним угрупованням, а незалежні, відчленовані, однорідні ділянки тери чи акваторії визначати як проекотопи.

Екотоп є такою стереоструктурою, обриси якої мають сезонну, річну та багаторічну динаміку залежно від особливостей функціонування, розвитку та взаємодії угруповання організмів з іншими угрупованнями й властивими йому специфічними ендогенними явищами та процесами.

В ученні про екотоп недостатньо опрацьованими є уявлення про роль біотичних і біогенних факторів, біохімічне середовище, порівняльну біогеохімічну роль компонентів біоценозу в розвитку екотопу, уявлення про його сіткову структуру, формування трофотопів, екотонотопів, деталізацію взаємодії компонентів абіотичної, біокосної, біогенної природи.

Ці компоненти складають разом з усією сукупністю організмів, продуктами їх життєдіяльності та посмертного розкладання складне двофазне (відповідно над- і підземній частині) просторове тіло біогеоценозу, тобто аеротоп і едафотоп. За фазовою структурованістю в усій товщі та об'ємі біогеоценозу мають місце специфічні та контрастні вирази світлового, енергетичного, фізико-польового, термічного, газового, вологісного, геохімічного, трофічного, біохімічного режимів, які описують сутність екотопу як такого.

Звуження трофності екологічного простору лісового угруповання степу до родючості ґрунту, на нашу думку, є насамперед методологічним засобом та одним із основних принципів їх типології, як це розумів О. Л. Бельгард (1950). Трофотоп лісового угруповання, у широкому та прямому етимологічному розумінні, це – підсистема угруповання (ценозу) у цілому та екотопу (зокрема), яка забезпечує споживання різного роду енерготрофічних ресурсів, трофічну спеціалізацію організмів.

М. Бігон, Дж. Харпер та К. Таузенд (1989) визначають ресурси організмів як речовини, з яких складаються їх тіла, як енергію, що залучається в процес життєдіяльності, а також місця, де проходять ті чи інші фази їх життєвих циклів.

Як ресурси ними виділяються різні види випромінення (в їх багатофакторіальній обумовленості та динаміці), у тому числі світло, та неорганічні молекули, вода, мікро-, макроелементи мінерального живлення, кисень, нітроген, організми на основі їх деструкції, органофагії (хижацтво), а також простір.

На наш погляд, ресурси – це такі складові (елементи, компоненти, тіла неживої та живої природи або їх похідні (біогенні та біокосні), які споживаються, забезпечують існування та еволюцію організмів.

Серед ресурсів, що забезпечують існування організмів, є заміщувані та незаміщувані, відновлювані та невідновлювані, вичерпні та невичерпні. Така характеристика ресурсів є сутнісно екологічною, відзначається специфічними видовими потребами організмів різних царств живої природи та охоплює їх різні взаємозв'язки, в тому числі трофічні, з відповідними ланцюгами та сітками.

Аеротоп (приземні шари атмосфери) та едафотоп (ґрунт, субстрат) як особливі біокосні тіла є підсистемами трофотопу біогеоценозу. Їм властиві неоднакові якісні та кількісні характеристики трофічних ресурсів, річні нестабільність та циклічність, синхронність та асинхронність трофічних явищ і процесів. Їх динаміка має різні вирази.

Аеротоп є невичерпним резервуаром сонячної енергії, нітрогену, кисеню, диоксиду карбону. У ньому забезпечуються накопичення, трансформація і міграція сонячної енергії у вигляді речовин у трофічних ланцюгах і сітках, біогенна міграція хімічних елементів, геохімічні цикли.

Едафотопу властиві:

1) зосередження органічної речовини, енергії, елементів живлення;

2) забезпечення постійного, тимчасового або періодичного життєвого простору тваринним організмам (або їх онтогенетичним формам) і підземним частинам рослин. Едафотоп є динамічною системою, в якій явища і процеси збіднення та збагачення його ресурсів постійно змінюються на фоні абіотичних і біотичних умов, участі в циклах карбону, кисеню, нітрогену та інших біофільних і небіофільних елементів.

Біологічна фіксація атмосферного нітрогену в природі здійснюється частково вільноіснуючими бактеріями (несимбіотично) і частково бактеріями, співіснуючими з рослинами (симбіотично). Найважливішими мікроорганізмами, здатними несимбіотично фіксувати нітроген, є:

а) синьозелені водорості – *Anabaena*, *Anbosira*, *Nostos muscorum*, *Tolypothrix sp.*, *Aulosira fertilissima* та ін.;

б) бактерії – *Azotobacter vinelandii*, *Clostridium pasteurianum*, *Aerobacter aerogenes*, *Chromatium sp.* та ін.;

в) гриби – *Aspergillus flavus*, *Mycogone nigra*, *Alternagia tenuis* та деякі ін..

Здатними до симбіотичної фіксації нітрогену є бактерії роду *Rhizobium*, які проникають у кореневі волоски бобових рослин і утворюють бульбашки. Рослина-хазяїн забезпечує умови, які сприяють прояву такої властивості бульбашкових бактерій. Бактерії-ендосимбіоти, що фіксують атмосферний нітроген, властиві деяким видам комах (Білай, 1980; Стейниер, Едельберг, Ингрэм, 1979).

Едафотоп виконує сорбуючі, очисні, сигнальні функції, може стимулювати або гальмувати життєві процеси організмів, регулювати склад і будову біогеоценозів, зв'язки організмів, запускати механізми сукцесій. Едафотоп в основному є середовищем детритних трофічних ланцюгів і сіток. Едафотопу, його трофності належить визначальна роль в існуванні, продуктивності, розвитку рослинних угруповань. Едафон як комплекс живих організмів за джерела енергії та живлення має живі організми або їх частини, рештки та органічну речовину (гумус, детрит) ґрунту. Він виконує функції деструкції, переміщення, мінералізації органічних решток, впливає на живлення рослин. Трофофункціональні та деструктивні стани едафотопів можуть активно, цілеспрямовано регулюватися людиною на ранніх етапах розвитку лісових культурфітоценозів і агрофітоценозів, при внесенні органічних і мінеральних добрив і зрошенні. Проте може викликати такі негативні наслідки як агрохімічна розбалансованість, засолення, підтоплення ґрунтів, зміни в едафоні.

Проблема трофотопу в теоретичному плані та в практичній екології біогеоценозів є достатньо гострою, ускладненою наявністю невизначених контурів не тільки у структурі екотопу (зокрема) та біогеоценозу (як цілого), але й міжбіогеоценотичними зв'язками. У цілому трофотоп є такою підсистемою біогеоценозу, значущість якої виходить за межі поняття екотопу.

Осмыслиючи всю проблематику живлення організмів, використання життєвих ресурсів, до трофотопу як складової екотопу та біогеоценозу слід віднести всі умови, що забезпечують існування організмів на фоні неперервних циклічних рухів і біогенної міграції хімічних елементів, потоків енергії та речовин на трофічних рівнях, їх накопичення, трансформації, витрати, втрати, залучення до циклічної організованості біогеоценозів.

Отже, трофотоп як матеріальна сутність являє собою таку складову біогеоценозу, що забезпечує споживання організмами енергії та речовин різної природи – біотичної, біогенної, біокосної та косної.

О. М. Уголев (1987) з позицій загальної трофології розглядає всю біосферу як трофосферу, що складається з різних трофоценозів з їх ланцюгово-розгалуженими трофічними зв'язками, які визначають циклічність речовин і енергії, дозволяють підтримувати екологічну рівновагу. Трофологія, за О. М. Уголевим, у вузькому розумінні є наукою про живлення, сприймання та засвоєння: по-перше, енергії у вигляді сонячної (та іншої) радіації або речовин, які складають тіла живих організмів, їх решток і детриту; по-друге, хімічних елементів та сполук неорганічної й органічної природи, які необхідні для підтримання життєдіяльності та розмноження організмів усіх царств живої природи. Фізіологічній сутності трофології О. М. Уголев (1987) надає екологічного контексту та екстраполуює (певною мірою цілком обґрунтовано) її положення на популяційний, біоценозний, біогеоценотичний і біосферний рівні.

Разом з тим, розглядаючи вчення про екотоп як екотопологію, можна деталізувати її напрями згідно із складовими екотопу для спрямування та зосередження теоретичних і практичних досліджень. Відповідно до цього трофологія в складі екотопу-

логії однозначно визначається як учення про трофотоп, незалежно від його вузького чи широкого розуміння.

Таке визначення трофології має інтегрувати її екологічний, широкий і спеціальний фізіологічний зміст.

Трофологія спрямована на пізнання закономірностей асиміляції життєво необхідних речовин на всіх рівнях організованості біотичних і біокосних систем від клітини, органу, організму до відповідних міжпопуляційних, біогеоценотичних та біосферних зв'язків.

Теоретичними проблемами трофології є взаємозв'язки і регуляція трофічних зв'язків у біогеоценозах, механізми передачі енергії та речовин уздовж трофічних ланцюгів, значущість трофічних процесів у циркуляції речовин у біогеоценозах і біосфері, трофічні проблеми еволюції видів, біогеоценозів і біосфери (як трофосфери) у цілому.

В. В. Ковальський (1974) звертає увагу на суттєво важливу властивість біосфери – єдність геохімічного середовища та життя, що склалася в процесі еволюції. Міра накопичення хімічних елементів організмами визначається геохімією середовища, вибірковою, видовою, специфічною, поглинальною здатністю та іншими особливостями організмів, а також геохімічними трофічними ланцюгами, в яких мікроелементи гірських порід через ґрунт, повітря та воду проникають у живі організми.

На основі трофологічного підходу до організованості живої природи та згідно з екологічними (не тільки фізіологічними) ідеями О. М. Уголева (1987) є можливість провести паралелі з біогеоценотичним характером структури живої природи. У цьому плані трофоценоз можна розглядати як аналог біоценозу, а трофотоп – як аналог екотопу. Поняття «трофотоп», за О. М. Уголевым (1987), на наш погляд слід відносити не тільки до екотопу, але до всього біогеоценозу в цілому, маючи на увазі такі біокосні тіла, як приземний шар атмосфери та едафотоп, які відзначаються неоднаковими, специфічними та значними ємностями життєво важливих ресурсів для організмів. Трофоценоз є сукупністю автотрофних і гетеротрофних організмів як елементів різних царств живої природи. Таким чином трофотоп можна розглядати як модифіковану функціонуванням трофоценозу єдину енерготрофічну факторіально-ресурсну систему «аеротоп – едафотоп». Зводити сутність трофоценозу до трофічних пасовищних, детритних, інтегрованих і біохімічних ланцюгів і сіток є звуженням його розуміння. Багато видів живих організмів лише абстрактно пов'язані з трофічними залежностями. Не всі трофічні зв'язки можна визначати як трофічні ланцюги з послідовними рядами фаготрофів в пасовищних і детритних ланцюгах і сітках. Рослинні угруповання на основі взаємопроникнення, близького контактування та зростання підземних органів можуть характеризуватися як одна трофофункціональна, метаболічна система, де поглинання та виділення водорозчинних речовин різної хімічної природи та біологічної активності підземними (насамперед) і надземними частинами (а також леткі біологічно активні речовини надземних органів) забезпечують їх існування, обмінні процеси та продуктивність, що було достатньо доведено в дослідках з кореневими виділеннями та міграцією радіонуклідів (Иванов, Якобсон, 1969; Рахтеєнко, 1966; Гродзинський, 1973; Верховская, Вавилов, Маслов, 1972).

Трофотоп для рослин – це простір фотосинтетично активної радіації (геліоенерготрофотоп, або трофофототоп), газовий склад повітря з наявністю в приземних шарах діоксиду карбону (трофоаеротоп), біологічно активних легких речовин рослин, грибів, тварин, мікроорганізмів у ґрунті та на його поверхні, у повітрі, тобто біохімічне середовище (трофобіохіміотоп), органічної речовини в ґрунті та на його поверхні, особливо в лісовій підстилці (трофодетритотоп), забезпечення водопостачання (трофогідротоп) і мінеральними речовинами ґрунту – трофоедафотоп (Шанда, 1999).

Трофотоп як трофічні умови лісового угруповання (біогеоценозу як цілого), включає всю сіткову структуру життя, яка забезпечує живлення (трофічні ланцюги, трофічні сітки) та біохімічні зв'язки детритних і пасовищних трофічних ланцюгів і сіток, що визначає також споживання та використання активних речовин біогенного походження. Трофічні пасовищні та детритні ланцюги та сітки інтегруються в одну

систему біохімічними (алелохімічними, алелопатичними ланцюгами) сітками та на їх основі складають єдину систему взаємообумовленого існування (Шанда В., 1990).

Трофофіто-, зоо-, мікро-, мікробо-, детрито-, ценотопи охоплюють трофічні зв'язки продуцентів, консументів, біоредукентів різної природи та трофічної спеціалізації. Трофотоп є широким екологічним поняттям, яке можна тільки умовно звужувати до рівнів родючості та зволоження ґрунтів. Це простір і ємність екологічно обумовлених споживання ресурсів і трофічних зв'язків із виявами нейтралізму, негативних і позитивних ефектів одно-, дво- та багатосторонніх впливів.

Таким чином, складність трофічних умов будь-якого біогеоценозу можна розглядати в плані багатфакторно взаємообумовленого існування організмів та деталізації компонентів екотопу.

ВИСНОВКИ

1. Обмеження суті трофотопу такими категоріями як родючість та зволоження ґрунтів (або субстратів) є методологічним засобом побудови типологічних схем лісових та інших біогеоценозів.

2. Приземні шари атмосфери (аеротопу) та едафотоп є такими біокосними тілами різної природи, складовими трофотопу, що відзначаються різною ресурсно-факторіальною ємністю.

3. Трофотоп лісового біогеоценозу є складною підсистемою біогеоценозу, що визначає його функціональну організованість.

4. Трофоценоз як сукупність автотрофних і гетеротрофних організмів своїм функціонуванням модифікує систему «аеротоп – едафотоп», тобто трофотоп.

5. Трофотоп виявився таким складним за структурою та зв'язками, що його можна деталізувати для подальших поглиблених і диференційованих досліджень.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

- Белова Н. А., Травлев А. П. Естественные леса и степные почвы. – Д.: ДНУ, 1999. – 348 с.
- Бельгард А. Л. Лесная растительность юго-востока УССР. – К.: КГУ, 1950. – 264 с.
- Бельгард А. Л. Степное лесоведение. – М.: Лесн. пром-сть, 1971. – 336 с.
- Бигон М., Харпер Дж., Таузенд К. Экология: В 2 т. – М.: Мир, 1989. – Т. 1. – 667 с.
- Билай В. И. Основы общей микологии. – К.: Вища шк., 1980. – 360 с.
- Верховская М. Н., Вавилов П. П., Маслов В. И. Радиоэкологические исследования в природных биогеоценозах. – М.: Наука, 1972. – С. 243-257.
- Гродзинський А. М. Основы хімічної взаємодії рослин. – К.: Наук. думка, 1973. – 206 с.
- Иванов В. П., Якобсон Г. А. Биохимическая роль корневых выделений во взаимоотношениях растений в ценозе // Физиолого-биохимические основы взаимодействия растений в фитоценозах. – К.: Наук. думка, 1969. – Вып. 1. – С. 40-49.
- Ковальський В. В. Геохимическая экология. – М.: Наука, 1974. – 299 с.
- Рахтеенко И. Н. Взаимовлияние корневых систем древесных растений в растительных сообществах // Физиолого-биохимические основы взаимовлияния растений в фитоценозе. – М.: Наука, 1966. – С. 187-198.
- Стейниер Р., Эдельберг Э., Ингрэм Дж. Мир микробов. – М.: Мир, 1979. – Т. 3. – 485 с.
- Травлев А. П. Опыт детализации структурных компонентов лесного биогеоценоза в степи // Вопросы степного лесоведения. – Д.: ДГУ, 1973. – Вып. 4. – С. 6-18.
- Уголев А. М. Естественные технологии биологических систем. – Ленинград: Наука, 1987. – 317 с.
- Шанда В. И. Теоретические аспекты структуры культурфитоценозов степной зоны // Антропогенные воздействия на лесные экосистемы степной зоны. – Д.: ДГУ, 1990. – С. 10-21.
- Шанда Л. В. До теорії екотопів соснових арених лісів // Екологія та ноосферологія. – 1999. – Т. 6, № 1-2. – С. 218-223.

Надійшла до редколегії 19.07.05