

МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ
ДНІПРОПЕТРОВСЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ
імені ОЛЕСЯ ГОНЧАРА

В. Л. Булахов
О. Є. Пахомов

ФУНКЦІОНАЛЬНА ЗООЛОГІЯ

*Затверджено Міністерством освіти і науки України
як підручник для студентів біологічних спеціальностей
вищих навчальних закладів*

Дніпропетровськ
Видавництво ДНУ
2010

УДК 59(075.8)
ББК 28.6я73
Б 90

*Гриф надано Міністерством освіти і науки України
(лист № 1.4/18-Г-372 від 04.07.2006 р.)*

Рецензенти:

чл.-кор. НАН України, д. б. н., проф. **І. Г. Ємельянов**
(Інститут зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України)
д. б. н., проф. **А. В. Івашов**
(Таврійський національний університет ім. В. І. Вернадського)
д. б. н., проф. **М. М. Ярошенко**
(Донецький національний університет)

Булахов В. Л.

Б 90 Функціональна зоологія : підручник / В. Л. Булахов, О. Є. Пахомов. – Д. : Вид-во Дніпропетр. нац. ун-ту, 2010. – 392 с.

ISBN 978-966-551-334-6

У підручнику викладено матеріал, який висвітлює: місце тваринних організмів у структурній організації і функції біосфери й екосистем, класифікацію середовищевірної діяльності тварин у біогеоценотичних процесах; участь тварин у біологічному і геологічному кругообігу речовин і потоку енергії; роль тварин у біопродуційних процесах, ґрунтоутворенні, у створенні захисного блоку екосистем, в обмінних трансматерикових матеріально-енергетичних процесах, створенні різноманітних біотичних зв'язків у системі. Надаються рекомендації щодо використання різноманітної функціональної ролі тварин в охороні й оптимізації довкілля і екологічної реабілітації відпрацьованих промисловими підприємствами земель.

Для студентів біологічних спеціальностей вищих навчальних закладів.

УДК 59(075.80)
ББК 28.6я73

ISBN 978-966-551-334-6

© В. Л. Булахов, О. Є. Пахомов, 2010
© Видавництво ДНУ, оформлення, 2010

ЗМІСТ

ПЕРЕДМОВА.....	6
ВСТУП.....	9
1. ІСТОРІЯ РОЗВИТКУ ФУНКЦІОНАЛЬНОЇ ЗООЛОГІЇ	18
2. МІСЦЕ ТВАРИН У БІОГЕОЦЕНОЗАХ.....	28
2.1. Місце тварин у структурній організації біогеоценозу	29
2.2. Місце тварин у функціональній організації біогеоценозу.....	45
3. КЛАСИФІКАЦІЯ СЕРЕДОВИЩЕТВІРНОЇ ДІЯЛЬНОСТІ Й УЧАСТІ ТВАРИН У ФУНКЦІЯХ ЕКОСИСТЕМ.....	54
3.1. Загальні положення	54
3.2. Класифікація середовищевірної діяльності тварин	57
3.3. Класифікація участі тварин у функціях екосистем	66
4. ФУНКЦІОНАЛЬНА РОЛЬ ТВАРИН У КРУГООБІГУ РЕЧОВИН.....	72
4.1. Роль тварин у біологічному кругообігу речовин.....	72
4.2. Роль тварин у геологічному кругообігу речовин.....	85
5. РОЛЬ ТВАРИН В ЕНЕРГЕТИЧНОМУ БАЛАНСІ ЕКОСИСТЕМ.....	93
5.1. Трансформація тваринними організмами біотичної енергії.....	93
5.2. Потік енергії через тваринні організми	100
6. РОЛЬ ТВАРИННИХ ОРГАНІЗМІВ У ПРОДУЦІЙНИХ ПРОЦЕСАХ.....	103
6.1. Загальні положення	103
6.2. Роль тварин у створенні вторинної біологічної продукції	106
6.3. Особливості впливу тварин на продуктивність автотрофів	113
7. РОЛЬ ТВАРИН У ФОРМУВАННІ ПЕРВИННОЇ ПРОДУКЦІЇ ..	121
7.1. Загальні положення	121
7.2. Головні тваринні групи природних ворогів фітофагів.....	123
7.3. Зоогенне збереження первинної продукції автотрофів.....	143
7.4. Роль тварин у природному відтворенні автотрофів	146

8. ГРУНТОТВІРНА ФУНКЦІЯ ТВАРИН.....	164
8.1. Трофічна (споживча) діяльність тварин у ґрунтоутворенні	165
8.2. Видільна роль тварин у ґрунтовірних процесах	178
8.3. Роль рийної діяльності тварин у ґрунтовірних процесах.....	187
9. БІОТИЧНІ ЗВ'ЯЗКИ ЯК ОСНОВА ДЛЯ СТВОРЕННЯ ФУНКЦІОНАЛЬНИХ МЕХАНІЗМІВ ЕКОСИСТЕМ	213
9.1. Видові біотичні зв'язки	214
9.2. Системні біотичні зв'язки	217
9.3. Трансконтинентальні біотичні зв'язки	228
10. ПАРАЗИТАРНА ТА ЕПІДЕМІЧНА ФУНКЦІЯ ТВАРИН.....	232
10.1. Загальні положення	232
10.2. Системні утворення паразитарних зв'язків.....	235
10.3. Різноманіття паразитарних організмів.....	238
10.4. Роль паразитів у створенні екологічної рівноваги в екосистемах	281
11. РОЛЬ ТВАРИН У СТВОРЕННІ ЕКОЛОГІЧНОГО БУФЕРА ПРОТИ ЗАБРУДНЕННЯ ЕКОСИСТЕМ.....	288
11.1. Загальні положення	288
11.2. Біорізноманіття як функціональна основа стійкості і буферності екосистем	290
11.3. Середовищевірна функція наземних тварин як екологічний чинник захисного блоку екосистем.....	293
11.4. Середовищевірна функція водних тварин як екологічний чинник захисного блоку біогідроценозів і процесів самоочищення.....	307
12. ФУНКЦІОНАЛЬНА ЗООЛОГІЯ У ВИРІШЕННІ ПРОБЛЕМ ОХОРОНИ Й ОПТИМІЗАЦІЇ ПРИРОДНОГО СЕРЕДОВИЩА.....	318
12.1. Вплив людини на біосферу	318
12.2. Зооекологічні основи охорони лісових екосистем і створення штучних лісових насаджень в умовах степу і техногенних ландшафтів.....	322
12.3. Використання функціональної ролі тварин при екологічній реабілітації відпрацьованих земель	328

12.4. Використання функцій тварин в оптимізації водних екосистем.....	335
ПЕРЕЛІК КОМПЛЕКСНИХ КОНТРОЛЬНИХ РОБІТ З НАВЧАЛЬНОЇ ДИСЦИПЛІНИ «ФУНКЦІОНАЛЬНА ЗООЛОГІЯ».....	340
ПЕРЕЛІК РЕКОМЕНДОВАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ	348

ПЕРЕДМОВА

Науково-технічний прогрес викликав значну диференціацію різних наук. Як колись такі фундаментальні природничі науки як зоологія і ботаніка згодом послужили утворенню цілого комплексу похідних біологічних наукових галузей, що згодом дістали ранг самостійних, – гістологія, анатомія, фізіологія, морфологія, біохімія, генетика та інші, так і зараз реально виокремилась нова наукова галузь – *функціональна зоологія*. Особливістю цієї нової галузі є, насамперед, те, що вона зародилася в надрах двох наук – зоології та екології. Зоологія та екологія мають як свої характерні власні об'єкти, предмети і методи дослідження, так і загальні. Якщо зоологія вивчає будову, життєві відправлення, спосіб життя, поширення окремих тварин і різних тваринних угруповань, їх використання, то екологія – будову надорганізмних систем від біогеоценозів до біосфери, її функціональні прояви, цілісність і вирішує головні питання збереження природного середовища. Об'єктами екології є вивчення всіх живих і неживих об'єктів у їх тісній взаємодії, функціональних особливостей, спрямованих на утворення природних екосистем, їх функцію та гомеостаз. Екосистеми як складні надорганізмні системи включають безліч функціональних елементів, де кожен з них відповідає за особливу ділянку функціонального процесу і в загальному прояві забезпечує їх життєздатність та екологічну стійкість. Зооценоз як компонент системи складається з різноманітних функціональних зоологічних елементів і є важливою ланкою, яка забезпечує перетворення первинної біологічної продукції на вторинну, в поширенні та створенні органічної речовини, бере участь у біологічному і геологічному кругообігу й утворенні захисного механізму екосистем.

Пізнання функціональних особливостей зооценозу в цілому, функцій окремих видів і споріднених тваринних угруповань становить основу функціональної зоології. Її розвиток у сучасний період набув значної ваги, але вона посіла ще недостатньо відповідне місце в навчальному процесі, в підготовці кваліфікованих кадрів – екологів. Лише окремі теми та факти викладаються або в екології, або в зоології. В той же час необхідність створення самостійної навчальної дисципліни з курсу «Функціональна зоологія» вже давно назріла. Вона повинна об'єднати в суцільне ціле всю різноманітну функціональну участь зооценозу в складних біогеоценотичних і біосферних процесах. Це об'єднання важливе тим більше, що багато необхід-

них матеріалів, які великою мірою розвивають функціональну значимість різних систематичних та тваринних угруповань, містяться в численних наукових працях, які не завжди можуть бути в розпорядженні як студентів, так і викладачів. Тому поява такого підручника є актуальною і необхідною в процесі підготовки екологів для різних напрямків народного господарства. Це буде перший у навчальній літературі підручник, у якому найбільше уваги приділяється вивченню зооценозу як одного з головних біогеоценотичних компонентів, відповідальних за проявлення функцій як окремих екосистем, так і біосфери в цілому. Такі підручники відсутні як в Україні, так і на території СНД і далекого зарубіжжя. Навчальний посібник з однойменною назвою (И. К. Лопатин. Функциональная зоология. – Минск : Высшая школа, 2002. – 150 с.) ніяк не присвячений вивченню головних основ участі тварин у функціонуванні екосистем. Він лише вивчає клітинну будову, клітинний цикл організму на клітинному і мегаклітинному рівнях, фізіологію живлення і травлення, циркуляцію газів і рідини в організмі, дихання, кровообіг, розвиток, нервову регуляцію, поведінку тощо. Порівняно з класичною фізіологією тварин у даному підручнику наведено матеріали, які дещо виступають за її межі, але головним змістом яких є структурна організація і функція самого організму та систем органів, які перебувають на різних стадіях онтогенезу та філогенезу. В ньому зовсім не відображуються питання, характерні для власне функціональної зоології, тобто вивчення ролі тварин і тваринних угруповань у функціонуванні біосфери й екосистем.

У пропонованому підручнику багато уваги приділяється характеристиці місця тварин в екосистемах, їх участі в еволюції біосфери, в біологічному і геологічному кругообігу, продукційних процесах, біотичному і загальному потоці енергії, ґрунтовірних процесах, формуванні різного рівня біотичних зв'язків і в утворенні механізмів гомеостазу як у природних, так і в трансформованих системах, а також висвітлюється можливість використання функціональної ролі тварин в екологічній реабілітації екосистем, які зазнали шкідливого впливу промислових підприємств. Це зумовлює висновок про необхідне введення «функціональної зоології» в навчальні процеси з підготовки фахівців-природокористувачів біологічного напрямку (біологічних, сільсько-, лісо-, рибогосподарських, природоохоронних) як загального курсу і як спеціального курсу в технічних вузах.

Автори сподіваються, що підручник сприятиме більш повному розумінню складних процесів, що відбуваються в екосистемах і біо-

сфері, участі в них тваринних організмів і формуванню у майбутніх фахівців більш повного і цілісного сприйняття екології у вирішенні важливих сучасних проблем народного господарства, збереження природного довкілля і управління природними ресурсами.

Автори щиро вдячні за допомогу у технічній обробці та в оформленні матеріалу співробітникам кафедри зоології та екології факультету біології, екології та медицини ДНУ ім. Олеся Гончара: к. б. н., доценту Л. І. Фали, асистентам М. В. Шульман, В. О. Слинько, аспірантам Т. М. Коноваловій та К. О. Мороз.

Зауваження і побажання можна надсилати на адресу:

м. Дніпропетровськ, Дніпропетровський національний університет ім. Олеся Гончара, факультет біології, екології та медицини, вул. Казакова, 24, корп. 17, кафедра зоології та екології.

В. Л. Булахов, О. Є. Пахомов.

ВСТУП

Вивчення зооценозу як функціональної складової біосфери та її структурних підрозділів – екосистем є поряд з іншими компонентами основою сучасної екології та зоології. В теперішній час усе активніше формується погляд на екосистеми як на надорганізменую живу систему з необхідними для існування структурними функціональними елементами, які забезпечують її життєздатність і прояви загальних функцій. Правомірно тут порівняти існування окремого живого організму з надорганізменною системою. І в першому, і в другому випадках головним чинником їх існування є кругообіг речовин. В обох випадках життєздатність організменної та екологічної систем визначається здоров'ям окремих елементів і систем, у які вони входять, що забезпечує безперерйну і сталу роботу всього організму чи екосистеми. В цьому разі можливо образно порівняти компоненти й елементи з окремими системами та органами організму. Тому наші уявлення про біосферу чи екосистему повинні ґрунтуватися на пізнанні ролі окремих її складових елементів, які зумовлюють їх створення, перебудову, функцію, існування. Серед таких важливих і незамінних компонентів екосистем є зооценоз і безліч фауністичних елементів, що виконують певну роботу, від якої залежить доля всієї системи.

Завдання і значення функціональної зоології як науки. Функціональна зоологія як науковий напрям і навчальна дисципліна вивчає роль тваринних організмів і елементів у функціонуванні екосистем і біосфери. **Об'єктами вивчення** є різні види тварин і фауністичні угруповання, які беруть участь у різних біогеоценотичних процесах, а предметом вивчення – екосистеми. В найпростішому визначенні і розумінні функціональна зоологія є своєрідним поєднанням головних понять зоології, аутоекології і синекології і **вивчає такі питання**

– роль живих тваринних організмів в історичному і сучасному плані у процесі еволюції біосфери, у формуванні різних природних середовищ;

– значення і роль тварин в утворенні і формуванні різних біотичних зв'язків: консортивних, трансбіотичних, парцелярних, біогеоценотичних, міжекосистемних, трансконтинентальних і біосферних;

– участь фауністичних угруповань у біопродуційному процесі, в енергетичному балансі, в матеріальному й енергетичному обміні в екосистемах і біосфері;

- роль тваринних організмів в утворенні базового блоку екосистем – едафотопу і участь їх у ґрунтотвірних процесах;
- значення тваринних організмів і їх угруповань як механізмів го­мео­стазу в системах при різних антропогенних навантаженнях на еко­систему;
- можливість використання проявів функціональної ролі тварин у створенні людиною штучних екосистем, в екологічній реабілітації трансформованих екосистем, в різних очисних спорудах для очищення стічних вод промислових, сільськогосподарських та комунальних підприємств.

Розвиток у розширенні завдань функціональної зоології в багатьох випадках визначається стратегією взаємовідносин у системі «людина – природа» в процесі використання різних природних ресурсів, інтенсивність якого постійно зростає.

Значну роль функціональна зоологія відіграє в розробці прикладних галузей у зазначеному завданні екологічної реабілітації порушених екосистем внаслідок їх господарського використання: гірничі виробки, створення штучних екосистем (лісових насаджень, водосховищ, каналів), потреба в яких зростає з необхідністю оптимізації навколишнього середовища; визначення параметрів раціонального використання важливих функціональних зооелементів і промислових тварин з одночасним збереженням стабільного стану екосистем і перспектив розвитку, відтворення експлуатаційних видів тварин. Функціональна зоологія є важливою науковою складовою в розробці природоохоронних заходів і охорони довкілля.

Таким чином, функціональна зоологія має велике теоретичне і практичне значення. Теоретичне значення полягає в тому, що вона сприяє вивченню структури і функції екосистем, еволюції біосфери і біогеоценотичної роботи складових компонентів і елементів екосистем, встановлює роль тваринних організмів у функціонуванні екосистем і утворенні механізмів екологічної стійкості систем. Практичне ж значення функціональної зоології полягає в тому, що вона надає фактичний матеріал для розробки стратегії і тактики охорони природи, є інструментом в організації практичної роботи з визначення обсягів вилучення промислових об'єктів із природних середовищ з метою їх збереження та раціонального відтворення в екологічній реабілітації трансформованих систем, в управлінні експлуатацією природних ресурсів.

Місце функціональної зоології в системі наук і зв'язок з ними. Науковою і вихідною основою функціональної зоології є зоо-

логія та екологія. Зоологічні дослідження для функціональної зоології особливо важливі в напрямі вивчення видового різноманіття тварин, їх кількісного розвитку, структурної організації, біогеоценотичного розподілу, поширення, сезонних змін у фауністичних комплексах, міграцій, хвороб і паразитів. Екологія постачає матеріал щодо особливостей будови біосфери й екосистем, процесів біологічної продуктивності, кругообігу речовин, характеристик екологічних чинників і їх впливу на організм, формування і ролі різних біотичних зв'язків у створенні і функціонуванні екосистем.

Функціональна зоологія широко використовує дані багатьох загальнобіологічних наук: ботаніки, фізіології, біохімії, мікробіології, гідробіології, ензимології, радіобіології, ґрунтознавства, палеонтології, а також тісно пов'язана з геологією, кліматологією, хімією, фізикою, математикою, моделюванням. *Ботаніка* перш за все потрібна для визначення автотрофної частини екосистем і ролі окремих ботанічних елементів у біогеоценотичних процесах. Дані *фізіології* і *біохімії* безпосередньо використовуються для визначення процесів утворення вторинної продуктивності, фізіології та біохімії травлення, переробки об'єктів живлення, обмінних процесів. *Мікробіологія* як наука, що вивчає мікроорганізми, є предметом функціональної зоології, оскільки між тваринами і мікроорганізмами існують тісні взаємозв'язки, які забезпечують у багатьох аспектах участь у ґрунотвірних процесах. Тварини значною мірою є вірусоносіями. Тому функціональна зоологія тісно пов'язана і з *вірусологією*. *Гідробіологія* по суті є екологією водних екосистем, тому зв'язок функціональної зоології з цією наукою часто визначається на рівні із загальною екологією і вивченням ролі гідробіонтів у функціях водних систем. *Ензимологія* пояснює значення ферментів у біогеоценотичній роботі систем і роль тварин в утворенні механізмів ферментативної активності ґрунтів. *Ґрунтознавство* дає основи пізнання ґрунотвірних процесів і визначення місця в них різних тваринних угруповань на підставі їх середовищотвірної діяльності. *Палеонтологія* дозволяє дати оцінку середовищотвірній ролі тварин у минулому і пізнати еволюційний напрямок у розвитку біосфери й екосистем. *Геологія* допомагає визначити участь тварин у геологічному кругообігу, а *кліматологія* – в біотичному формуванні мікроклімату та зоонаноклімату. *Хімія* є основним визначником як оцінки участі тварин у кругообігу, так і впливу тварин на формування хімічних особливостей ґрунтів і міграції хімічних елементів. *Фізика* дозволяє оцінити середовищотвірну діяльність тварин у формуван-

ні фізичних властивостей ґрунтів – щільності, твердості, аерації, вологості, водопроникності тощо. *Математика* не тільки є важливим інструментом для визначення якісних характеристик впливу діяльності тварин на різні показники біогеоценотичної роботи в системах, а й може дати оцінку масштабу ефективності їх функціональної дії в екосистемах. Методи моделювання дозволяють змодельовати складні біогеоценотичні процеси в системах. Таким чином, функціональна зоологія у своїх зв'язках із різними науками відображає складну систему взаємовідносин, що формуються у процесі біогеоценотичної роботи екосистем.

Структура функціональної зоології як науки. Структура і зміст функціональної зоології як складової частини екології і класичної зоології повинні бути спрямовані на визначення ролі окремих видів і фауністичних угруповань у важливих функціях біосфери та екосистем. Виходячи з цього вона складається з таких структурних розділів і їх змісту:

1. Структурна організація зооценозу
 - 1.1. Структура зооценозу як функціонального блоку екосистем
 - 1.2. Просторова структура – приватна, біогеоценотична, парцелярна
 - 1.3. Популяційна структура:
 - 1.1.1. Мегаспопуляційна
 - 1.1.2. Мікропопуляційна
 - 1.1.3. Статова
 - 1.1.4. Вікова
 - 1.1.5. Розмірна
 - 1.1.6. Репродукційна
 - 1.1.7. Екологічна
 - 1.4. Типи розвитку популяцій в історичний період і сучасному антропогенезі
2. Функціональна структура зооценозу
 - 2.1. Зооценоз як складова частина біорізноманіття
 - 2.2. Зоорізноманіття як функціональний елемент екосистеми і формування біотичних зв'язків
 - 2.3. Зооценоз як екологічний інструмент гомеостазу системи
 - 2.4. Трофічна структура зооценозу
 - 2.5. Біопродукційна роль зооценозу (захист первинної продукції і утворення вторинної продукції)
 - 2.6. Зооценоз як складова функціональна структура в кругообігу речовин і потоці енергії

2.7. Зооценоз у структурній організації первинної ланки в формуванні екосистем

2.8. Зооценоз як екологічний чинник ґрунтоутворення

2.9. Зооценоз як екологічний механізм природного лісовідновлення

2.10. Зооценоз у формуванні хімічних і фізичних властивостей екосистем

2.11. Зооценоз у системі міжбіогеоценотичних зв'язків

2.12. Форична (зоохорійна) функція зооценозу

3. Прикладна структура функціональної зоології

3.1. Зооценоз як екологічний функціональний чинник у створенні захисного блоку проти техногенного тиску на природні системи

3.2. Зооценоз як діючий елемент самоочищення водних природних систем і використання його елементів в очищенні промислових стоків

3.3. Зооценоз як структурний компонент у утворенні вторинних екосистем у порушених системах

3.4. Зооценоз як функціональний компонент в екологічній реабілітації і біологічній рекультивативації трансформованих систем

3.5. Функціональна структура зооценозу як основа раціонального використання тваринних ресурсів.

Методологія і методи функціональної зоології. Методологічною основою функціональної зоології є системний підхід, що визначається вивченням найскладнішої системи нашої планети – біосфери та її складових структурних підрозділів – екосистем і біогеоценотичних блоків і функціональних компонентів. Роль кожного компонента чи елемента в системі залежить від складних взаємовідносин організмів, що вступають у безпосередні прямі або опосередковані зв'язки. Біосфера – особлива термодинамічна відкрита оболонка землі, речовина, енергетика й організація якої зумовлені взаємодією її біотичних і абіотичних компонентів. За В. І. Вернадським (1926), «...біосфера – це область розповсюдження життя, яка включає поряд з організмами і середовище їх існування, або, іншими словами, – це життя і все те, що підлягає життю, зроблене життям, та плівка земної кулі, розвиток якої зумовлений розвитком життя». Верхня межа біосфери пролягає на висоті 15 – 20 км (охоплює всю тропосферу і нижню частину стратосфери). В нижній частині біосфера обмежена відкладами на дні океанів і глибиною проникнення в надра Землі організмів і води в рідинному стані. Підстилкова літосфера, верх-

ня стратосфера, іоносфера і космічний простір слугують біосфері середовищем.

Головне енергетичне джерело, яке забезпечує функціонування біосфери – промениста енергія сонця. Робочими одиницями біосфери є біогеоценози, або, простіше – екосистеми. Вони здатні трансформувати речовину й енергію відповідно до своєї структури і динаміки та є відкритими системами. Кожний біогеоценоз складається з екотопу та біоценозу. До екотопу входять кліматоп (сонячна енергія, клімат) та едафотоп (в наземних екосистемах), або гідротоп (у водних). Біогеоценоз включає такі важливі компоненти як фітоценоз (продуценти, або автотрофна частина системи), зооценоз (консументи, або гетеротрофна частина системи) і мікроценоз (редуценти і частково консументи (сапрофаги), або редуцентна частина системи).

Тваринні угруповання, таким чином, входять у біоценоз як важливий функціональний компонент. Зооценоз виконує складну біогеоценотичну роботу, зумовлену його складними зв'язками з усіма компонентами системи. Він складається з різних видів тварин і фауністичних угруповань, споріднених або середовищем, або загальною функцією в системі. В першому випадку тварин об'єднує місце або стація мешкання (наприклад, ґрунт, крона, стовбур дерева тощо). В другому – незалежно від систематичного стану – тварини об'єднуються проявами схожої функції у подібних біогеоценозах чи їх підсистемах – блоках, синузіях, парцелах. Такі організми звуться вікарувальними. Отож, біосфера й екосистеми є складними системами і їх вивчення завжди пов'язане з системними дослідженнями.

Головним загальним методом функціональної зоології є порівняльний метод, в основу якого ставлять комплексні дослідження. Порівняльний метод полягає у визначенні тієї чи іншої ролі виду чи вікарувальних організмів у фауністичних угрупованнях шляхом підбору контрольних і експериментальних ділянок в екосистемах чи підсистемах в абсолютно ідентичних екологічних умовах, узгоджених у просторі і часі. Експериментальні ділянки характеризуються або виключенням об'єкта (об'єктів) вивчення, або розміщенням на ділянці похідних продуктів життєдіяльності організмів. Ділянками дослідження також можуть бути місця впливу того чи іншого організму (наприклад, місця пориїв тварин, або місця знаходження екскрецій і т. п.) порівняно з місцями, де вплив тварин відсутній (контрольні ділянки). Виключення об'єкта (об'єктів) вивчення виконується ізоляцією частин системи чи блоку, які не дозволяли б цим об'єктам прони-

кати до експериментальної ділянки. Наприклад, для вивчення ступеня впливу трофічної діяльності птахів на розвиток кількісного складу фітофагів і збереження продукції автотрофа підбирають декілька модельних дерев одного виду, віку і розмірів, які ростуть в одних і тих же умовах. Частину модельних дерев (або частину дерева) ізолюють сіткою (найбільш економічними є використані сіткові риболовні знаряддя), аби не допустити птахів на це дерево. Другу частину модельних дерев залишають вільними від ізоляції і доступними для птахів, які служать як контрольні.

Порівняння кількісного складу комах на ізольованих і на контрольних деревах являє собою матеріал, що характеризує вплив птахів на їх кількісний склад. Також порівняльний аналіз приросту по довжині гілок, висоті стовбура, по діаметру стовбура чи гілок у різних ділянках дерева, біомаси листя і деревини дозволить визначити вплив трофічної діяльності птахів на розвиток і продуктивність автотрофа, що досліджується.

Таку ізоляцію можна зробити на ділянці травостою і т. п. Для визначення ролі трофічного впливу ґрунтових ссавців у ґрунтових блоках системи ізолюється ділянка шляхом огорожування її пластиковими або шиферними шматками, які, залежно від виду, що досліджується, закопують частково в ґрунт (до 20 – 40 см), залишивши на поверхні 10 – 20 см. У таких ізольованих ділянках протягом декількох днів виловлюють різними пастками об'єкти дослідження.

Далі проводять порівняльний аналіз процесу, який перебуває під впливом об'єкта. При організації досліджень одночасно відбирають відповідні проби (за кількістю, біомасою; розмірні, хімічні або фізичні показники середовища) в контрольних і експериментальних ділянках для урахування вихідних умов. Потім на цих ділянках, залежно від поставлених завдань, через визначений проміжок часу (днів, місяців, років) відбирають такі ж самі проби.

Часто в природі дуже важко або навіть неможливо ізолювати на ділянках деякі тваринні організми без порушення природного процесу в біогеоценозі. В цьому випадку проводять лабораторні експериментальні роботи з розміщенням, наприклад, ґрунту з об'єктами досліджень і без них, з іншими однаковими умовами, як у вихідному стані, так і протягом усього періоду. Вивчення різних зоологічних організмів з різноманітною функціональною дією, особливостей того чи іншого об'єкта, чи конкретних показників об'єктів і середовища, на які впливають тваринні організми, зумовлює постановку та вибір порівняльного методу.

Для визначення ролі тваринних організмів у різних біогеоценотичних процесах необхідно володіти різними окремими методиками вивчення середовища, його характерних складових частин і зоологічних об'єктів. Здебільшого одному досліднику це зробити важко, бо він не може володіти численними методиками. Як правило, такі дослідження проводяться комплексно, за участі відповідних спеціалістів (ботаніків, гідробіологів, ґрунтознавців, кліматологів, хіміків, педозологів, паразитологів, ентомологів, малакологів, іхтіологів, герпетологів, орнітологів, теріологів тощо). Тільки комплексними дослідженнями за участі відповідних спеціалістів, з використанням відповідних методик можливе вивчення того чи іншого функціонального значення тваринних організмів у системах. Відповідно до цілей і завдань дослідник повинен володіти багатьма методиками, або включати в групу дослідників різних фахівців: для вивчення особливостей ґрунтоутворення – фізичних і хімічних властивостей ґрунту – ґрунтознавців, для вивчення біологічної активності ґрунту – мікробіологів, ензимологів, різних спеціалістів-зоологів тощо. Першочерговим завданням дослідника є: по-перше – визначитися з об'єктами та предметом дослідження, по-друге – визначити, яка саме функціональна роль тварин буде досліджуватися; по-третє – підібрати відповідну методику та основні прийоми дослідження, по-четверте – оволодіти відповідними методиками (як вивчення зоологічних об'єктів, так і вивчення характерних властивостей предмета чи процесу) або залучити відповідних спеціалістів, які б брали участь у деяких етапах або у всьому процесі дослідження. Найвагоміший результат досягається при організації комплексних екологічних і зоологічних досліджень за участі відповідних спеціалістів.

У сучасній науці і, особливо, при вивченні функцій біосфери, екосистем, а також участі окремих компонентів і елементів в їх функціях (в т. ч. ролі зооценозу) все більшого значення набувають дослідження шляхом моделювання. Вирішальну роль у точній роботі моделей відіграє методика відбору проб фактичного матеріалу. При цьому важливо враховувати спосіб закладки пробних ділянок, визначення об'єктів і тип їх впливу на середовище, терміни відбору проб, урахування сезонної динаміки об'єктів, перерахування даних аналізів на одиницю об'єкта, кількісного складу та біомаси функціональних об'єктів, кількісного складу структурних елементів і характеристик предмета досліджень.

Важливим моментом у вивченні ролі зоологічних об'єктів у різних біогеоценотичних процесах є визначення ефектив-

ності їх дії. Ефективність визначається як якісна фактична, так і загальна екосистемна. Фактична ефективність визначається в місцях безпосередньої діяльності тварин або на експериментальній ділянці і виражається у фактичних вимірах (мг, г, кг і т. п.), або відносно в індексах чи відсотках за формулами:

$$Env = E_v \times 100/a; Ezv = Ezv/a \times 100; E_v = v_i/a; i = v_i/a;$$

$$Ezv = Axa + B_x v_i - a/100,$$

де E_v – фактична ефективність впливу, v_i – показник параметра елемента дослідження, який перебуває під впливом чинника, a – показник параметра цього елемента в контролі, i – індекс порівняного впливу, Env – порівняльна відносна ефективність на місці безпосереднього впливу (місце впливу, або на експериментальній ділянці) – у %; Ezv – загальна ефективність впливу (у фактичних одиницях виміру на площі 1 га); a – площа території, яка не задіяна фактором впливу (у %); v_i – площа території, охопленої фактором впливу (в %); Ezv – загальна порівняльна ефективність фактора впливу в системі.

Для одержання характеристики загальної ефективності функціональної роботи того чи іншого зоологічного об'єкта чи угруповання необхідно мати дані про масштаби цієї роботи, тобто визначити обсяги охоплення території екосистеми (в розрахунку на га, м³). Наприклад, у визначенні ролі рийної діяльності крота у збільшенні вологості в ґрунті необхідно мати дані про фактичну ефективність і відповідну величину порушеного ґрунту в системі на 1 га.

Всі організаційні структури взаємопов'язані і визначають загальний прояв різної життєдіяльності тварин у різних проявах біосфери. Центральною організаційною структурою є консументна трофіка – споживання первинної продукції автотрофів, переробка її на вторинну біологічну продукцію і розсіювання органічної речовини у просторі, участь у кругообігу і енергетичному балансі. Всі інші організаційні структурні розділи і підрозділи зооценозу є похідними й утворюються в результаті необхідності забезпечення тварин необхідними умовами існування.

ІСТОРІЯ РОЗВИТКУ ФУНКЦІОНАЛЬНОЇ ЗООЛОГІЇ

Функціональна зоологія, яка виникла в процесі інтенсивного розвитку зоологічних і екологічних досліджень і сформувалась у самостійний науковий напрям, як і інші науки, має свої витoki й історію. Її окремі поняття виникали і формувалися спонтанно в тісному взаємозв'язку з розвитком людського суспільства. Постійно спілкуючись із природою, її тваринним населенням, яке становило матеріальну базу для існування людини, остання інтуїтивно розуміла, що тварини є не тільки джерелом її існування, а й невід'ємною частиною самої природи. Це пояснює виникнення різних релігійних канонів про так званих священних тварин, різних «табу» в стосунках людини з тваринами. Спостерігаючи за тваринами, за їх поведінкою, способом життя, впливом одних тварин на інших, на рослини і природу в цілому, людина поступово формувала погляд на розвиток власних особливостей взаємин із природою – зокрема, в розвитку землеробства, тваринництва та мисливства. Спонтанні спостереження за життєдіяльністю тварин, місцями їх перебування в природному середовищі, спорудженням ними різних сховищ і гнізд, привели людину до висновку про вплив тварин на формування ґрунту, врожайності тощо. Ці спостереження і висновки привели людину до поступового розвитку землеробства й агрономії, яке з історичних часів ґрунтується на оранці, культивуванні і внесенні добрив. Саме ці елементи в життєдіяльності тварин ніби лежали на поверхні – рийна, розпушувальна й екскреторна діяльність. Цю роботу виконують багато ґрунторийних тварин і, в першу чергу, що було доступним для спостереження, – рийна діяльність кротів, сліпаків, нориць, а також надходження великої кількості екскрецій як цінних добрив. На деякі аспекти цієї діяльності звернув увагу ще у IV столітті до нової ери засновник зоологічної і багатьох інших наук Аристотель, вперше описуючи будівельну діяльність тварин, яка в сучасний період формулюється як конструктивна або фабрична діяльність.

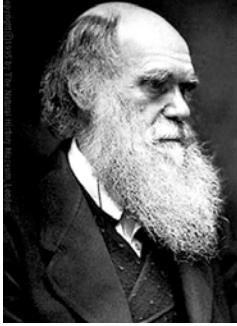
Поступово, з розширенням угідь, де людина вирощувала різні рослини для свого споживання, виникли умови для масового розвитку різних фітофагів. Це спонукало зробити висновки щодо корисності чи

шкідливості тварин. Поступово людина накопичувала матеріал про характер та об'єкти живлення різних тварин. З давніх часів вона намагалася різними шляхами приваблювати птахів до садиб для боротьби з різними шкідниками. У сучасних уявленнях людина використовувала трофіку птахів як прояв їх функціональної ролі в утворенні гомеостазу в системі. Поступово почали накопичуватися матеріали спостережень і досліджень у вивченні значення тварин в антропогенних (так званих культурбіогеоценозах) і природних екосистемах.

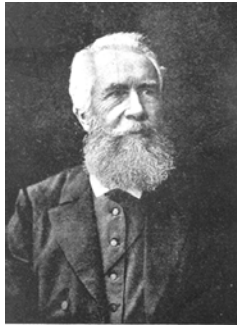
Спочатку питання, які згодом увійшли до функціональної зоології, входили як складова частина класичної зоології і визначали «корисність» або «шкідливість» того чи іншого виду або групи тварин на основі вивчення їх біологічних характеристик – особливо живлення і паразитизму. На першому етапі цього підходу головна увага приділялась трофіці зоооб'єктів як конкурентів самої людини в споживанні природних ресурсів (рослинних і тваринних організмів). Так, для забезпечення екологічної стабільності в городах, садах, агроценозах, а пізніше – у лісових насадженнях і інших природних екосистемах, на основі переважання в живленні різних шкідників, тварини оголошувалися корисними і рекомендувалися для приваблення. Список таких корисних видів постійно зростав і був доповнений комахоїдними ссавцями та комахами-зоофагами. До корисної дії окрім птахів були також зараховані комахоїдні ссавці і комахи-зоофаги. Паралельно з цим пильну увагу дослідники звернули на тварин, спроможних завдати відчутної шкоди здоров'ю самої людини, спричиняючи різні захворювання. Згодом виник цілий самостійний науковий напрям, а далі і самостійна наука – *паразитологія*. За своєю сутністю різні тварини-паразити є тією ланкою в екосистемі, яка створює і забезпечує захисний блок для запобігання гіперфункцій якихось фіто- чи зооелементів і, отже, для збереження збалансованих зв'язків у системах. Таким чином, виникнення паразитологічного напрямку також стало початковим «камінцем» у подальшому розвитку функціональної зоології. Однак спочатку напрям паразитарних досліджень мав приватний характер, де основна увага приділялася паразитарному захворюванню людини і сільськогосподарських тварин, боротьбі з цими захворюваннями і лікуванню, але не відображала системи понять структурної організації і функцій екосистеми в біосфері.

Вирішальну роль у формуванні функціональної зоології відіграли два важливі етапи у розвитку біологічної науки, які стали невід'ємною частиною в ідеології і соціології суспільства. Це еволюційне вчення,

основоположником якого був Чарльз Дарвін (1859) і виникнення нового екологічного напрямку в біології та розвитку нової науки – екології, основу якої заклав Ернст Геккель (1866).



ДАРВІН
Чарльз Роберт
(1809 – 1889)



ГЕККЕЛЬ
Ернст
(1834 – 1919)

В основу еволюційного вчення було покладено поняття про природний відбір, головним механізмом якого є боротьба за існування. Вивчення цього механізму дало можливість для вивчення різноманітних зв'язків біотичних елементів, які і формують функціональні прояви природних систем у цілому. Запропоноване нове екологічне мислення різноманітних зв'язків біотичних елементів як між собою, так і з навколишнім природним середовищем відкрило шлях для з'ясування ролі різних біотичних елементів, у тому числі і тваринних організмів, у функціонуванні екосистеми.

Як правило, основоположником вчення про роль тварин у прояві функцій екосистеми та її окремих блоків вважається Ч. Дарвін. Початок цьому напрямку було покладено знаменитою працею про роль дощових черв'яків в утворенні і функції одного з найважливіших блоків наземних екосистем – ґрунту. В 1837 році в доповіді «Про утворення рослинного шару», прочитаній на засіданні Лондонського геологічного товариства, Дарвін уперше висловив думку про утворення гумусу дощовими черв'яками, а пізніше в праці про дощових черв'яків (1881) виклав результати своїх багаторічних спостережень і дослідів.

Учений довів, що дощові черв'яки прискорюють руйнування рослинних залишків, і припустив, що, пропускаючи ці рештки через органи травлення, переробляють їх не тільки механічно, а й хімічно, і створюють особливі гумусові речовини. Встановивши копрогенний характер лугових і лісових ґрунтів Англії, Дарвін дійшов висновку, що поверхневий шар ґрунту за багато років не раз пройшов через кишковий відділ черв'яків.

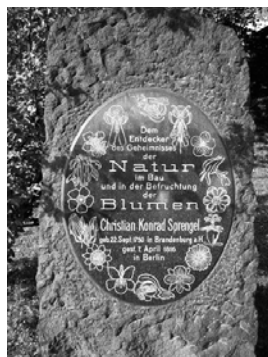
Однак ці праці та ідеї, що були викладені, слід вважати лише основоположенням розвитку зоогенного ґрунтоутворення.

Перші докази участі тварин у значних функціональних проявах екосистем (продукційних і репродукційних) були закладені скромним учителем латинської мови в Шпандау (Німеччина) Конрадом Шпренгелем, який уперше встановив роль комах в запиленні рослин, тобто визначив у сучасному розумінні роль тварин у формуванні конкретних біотичних зв'язків, спрямованих на біопродуцційні і відтворювальні процеси у фітоценозі. Його оригінальні спостереження і висновки були викладені в праці «Розкрита таємниця природи» (1793).

Як і значна більшість великих відкриттів, це не було сприйняте сучасниками і було охрещене як «пусте базікання», або «безглузде фантазерство». Лише через 100 років побачить геніальність Шпренгеля один із відомих ботаніків Роберт Браун.

Заради справедливості слід зазначити, що ще за 25 років до публікації праці Шпренгеля про цю ж таємницю природи натякав російський натураліст агроном Андрій Тимофійович Болотов, який оприлюднив своє відкриття на сторінках журналу «Економічний магазин», але воно залишилося в той час не поміченим.

Ще до Дарвіна французький натураліст Жорж Кюв'є (1769 – 1832) у своїх багатьох працях повідомляв, що живі організми можуть існувати лише завдяки обміну речовин із навколишнім середовищем. Знаменитий французький натураліст Жан Батіст Ламарк (1744 – 1829) у своїй книзі «Гідрогеологія» присвятив цілий розділ впливу живих організмів на земну поверхню. Він писав: «...у природі існує особлива сила, могутня і по-



ШПРЕНГЕЛЬ
Христіан Конрад
(1750 – 1816)
(меморіальна дошка в ботанічному саду Берліна)



ЛАМАРК
Жан Батіст
П'єр Антуан
(1744 – 1829)



ДОКУЧАЄВ
Василь Васильович
(1846 – 1903)



КОСТИЧЕВ
Павло Андрійович
(1845 – 1895)

стійно діюча, яка володіє здатністю утворювати поєднання, примножувати, різноманітнити їх, впливаючи на речовини, які містяться на поверхні земної кулі, і утворює її зовнішню кору. Цю силу складають різні істоти, нескінченно різноманітні і численні, що з поколіннями безперервно змінюються, і покривають поступово своїм накопиченням усі ділянки поверхні земної кулі».

Таким чином, початок розвитку функціональної зоології був покладений працями Ж. Б. Ламарка, Ж. Кюв'є, А. Т. Болотова, К. Шпренгеля та Ч. Дарвіна наприкінці XVIII – у середині XIX сторіччя.

В їхніх працях були висвітлені ідеї та факти участі тварин у кругообігу речовин, біопродуктивності і ґрунтоутворенні – у головних напрямках функціональних проявів екосистем. Трохи пізніше величезний вклад у розвиток цього наукового напрямку внесли І. Леваківський у 1871 році, В. Докучаєв (1883), П. Костичев (1889) та І. І. Мечников у 1887 році. Праці цих учених не тільки подавали значний фактичний матеріал про роль різних систематичних груп тварин (ґрунтових безхребетних, комах, ссавців) у процесах ґрунтоутворення, а й формували загальне наукове поняття про структурно-функціональну основу екосистем і участь у них функціонального компонента – зооценозу.

Значним імпульсом для розвитку функціональної зоології послужили роботи німецького натураліста К. Мебіуса.

У 1877 році, вивчаючи так звані «устричні банки» (устричні біоценози) в Північному морі, він першим висловив поняття про угруповання як про елементарні одиниці у функціональних проявах екосистем, і вперше ввів термін «біоценоз», а також довів його значення як функціонального блоку, що в подальшому було використано як важливу частину біогеоценозу.

Розвиток цих ідей було відображено в 1913 році В. Шелфордом і С. О. Зерновим у працях з вивчення біотичних угруповань у наземних і водних системах, які значно розширили наші знання про структурно-функціональну організацію екосистем.

Фундаментальною основою для розвитку функціональної зоології послужило вчення про біосферу В. І. Вернадського (українського знаменитого вченого, першого президента Академії наук Української РСР) і роль різних тваринних організмів у її утворенні. У 20-х роках ХХ сторіччя в працях В. І. Вернадського було розроблено і обґрунтовано уявлення про біосферу як глобальну одиницю в системі земної планети, де весь хід геохімічних, енергетичних перетворень визначається життям.

Ідеї В. І. Вернадського надовго визначили стан сучасної йому науки і певною мірою були оцінені лише в другій половині ХХ сторіччя, після виникнення і розвитку концепції екосистем. Більшість процесів, які змінюють протягом геологічного часу обрис нашої планети, розцінювались раніше як чисто фізичні, хімічні або фізико-хімічні явища.

В. І. Вернадський вперше вказав і обґрунтував геологічну роль живих організмів, довівши, що діяльність живих істот (в т. ч. значною мірою тварин) є головним чинником перетворення земної кори. Тридцяті і сорокові роки ХХ сторіччя відзначилися розвитком системного підходу до вивчення природи в цілому і окремих природних угруповань. Англійський вчений А. Тенслі в 1935 році сформулював поняття про екосистеми. В 1942 році російський академік В. М. Сукачов обґрунтував учення про біогеоценоз, яке більш повно і більш досконало характеризує складову біосфери з указівкою на автотрофні кордони біогеоценозу, в рамках якого функціонує вся система з повночленним складом його компонентів – кліматопу, едафотопу, фітоценозу, зооценозу і мікробоценозу.



МЕЧНИКОВ
Ілля Ілліч
(1845 – 1916)



ЗЕРНОВ
Сергій Олександрович
(1871 – 1945)



ВЕРНАДСЬКИЙ
Володимир Іванович
(1863 – 1945)

У водних біогеоценозах (Ф. Д. Мордухай-Болтовської) едафотоп замінено гідротопом, а водні екосистеми одержали назву біогідроценози. Вчення про біогеоценоз (біогідроценоз) та екосистему стали основою в розвитку сучасної екології, де на передній план висунулися такі наукові проблеми як структурна організація систем та особливості її функціональних проявів. Розвитку цих проблем сприяли праці російського вченого Г. Г. Вінберга (1936) і американського вченого Р. Ліндемана (1942), які не тільки розвинули ідеї про єдність кругообігу речовин і потоку енергії у водних і наземних системах, а й розробили методи розрахунку енергетичного балансу.



СУКАЧОВ
Володимир
Миколайович
(1880 – 1967)

Важливе місце у вивченні ролі тварин як середовищеперетворювальних елементів мали роботи О. М. Формозова і А. Г. Воронова, які розкрили сутність біогеоценотичних і функціональних зв'язків тварин і рослин в аридних екосистемах.

Відправною точкою в подальшому розвитку функціональної зоології, починаючи з 50-х років XX сторіччя, стали роботи академіка М. С. Гілярова та його численної школи. Він започаткував новий напрям – ґрунтову зоологію, де головним стрижнем було вивчення всього комплексу ґрунтової фауни як структурно-функціонального компонента едафотопу й участі педофауни в ґрунотвірних процесах.

Розвитку біогеоценологічних досліджень, в межах яких активно вивчається функціональна роль тварин, сприяла створена в 1964 році під егідою ЮНЕСКО Міжнародна біологічна програма (МБП), яка об'єднала зусилля вчених більшості країн світу щодо вивчення біологічної продуктивності систем, де значне місце відводилося ролі тваринних організмів у продукційних та інших біогеоценотичних процесах. Виконані в рамках МБП П. Е. Родіним і Н. І. Базилевич роботи з

динаміки органічної речовини та її біологічного кругообігу в екосистемах послужили теоретичним і фактичним матеріалом для визначення ролі тварин у важливих біогеоценотичних процесах різних екосистем.

На хвилі розвитку цих ідей організується ряд наукових конференцій і нарад, повністю присвячених вивченню ролі тварин в екосистемах: «Структура та функціонально-біогеоценотична роль тваринного населення суші» (Москва, 1967), «Середовищетвірна діяльність тварин» (Москва, 1970), «Роль тварин у функціонуванні екосистем» (Москва, 1975), «Біорізноманіття і роль зооценозу в природних і антропогенних екосистемах» (Дніпропетровськ, 2001, 2003, 2005, 2007, 2009 рр.) Крім того, за окремими напрямами зоології відбулися численні з'їзди, конференції, наради за участю теріологів, орнітологів, герпетологів, гідробіологів і, особливо, конференції з проблем ґрунтової зоології, де обов'язковим розділом були виділені «Екологія і роль у природних системах визначених груп тварин». Проведення таких конференцій сприяло розвитку наукових досліджень, спрямованих на вивчення функціональної ролі тварин в екосистемах.

Велике значення мали роботи Ю. І. Ісакова, який встановив загальні закономірності впливу тварин на природні середовища, Г. Є. Королькової та А. А. Іноземцева – з вивчення впливу птахів на продуктивність деревостану і розвиток організмів-фітофагів, Б. Д. Абатурова, В. Л. Булахова, О. Є. Пахомова – з вивчення ролі хребетних в екосистемах, Б. Р. Стриганової і Н. М. Чернової, Л. С. Козловської, І. Ф. Курчевої, Ю. Гельцера – ролі безхребетних у ґрунтовірних процесах (структура, локомоторна, деструктивна, біопродукційна функції найпростіших, мікроартпод, мезофауни).

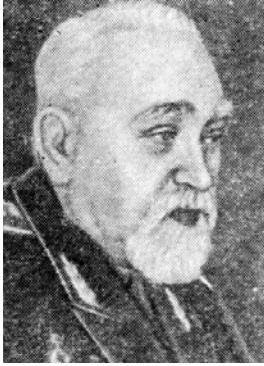


ФОРМОЗОВ
Олександр
Миколайович
(1899 – 1973)



ГІЛЯРОВ
Меркурій
Сергійович
(1912 – 1985)

Значне місце посіли праці Р. І. Злотіна і К. С. Ходашової у вивченні ролі тварин у біологічному кругообігу в лісостепових екосистемах.



ПАВЛОВСЬКИЙ
Євген Никанорович
(1884 – 1965)

З іноземних дослідників слід відзначити значний вклад В. Тішлера, Ю. Одума, Р. Дажо, Р. Рікфлекса, які в узагальнених працях з екології значне місце відводили характеристики ролі тварин у кругообігу речовин і в енергетичних процесах.

У процесі вивчення паразитарних тварин і шляхів їх інвазії до людини були встановлені біотичні зв'язки цих тварин у природі (хазяїн – проміжна ланка розвитку паразита – хазяїн), що послужили основою для накопичення фактичного матеріалу для розвитку функціональної зоології. Ще в 1937 році Є. Н. Павловський вказав, що паразити утворюють особливі «паразитоценози». У 70-х роках ХХ сторіччя на основі цього матеріалу під проводом українського вченого О. П. Маркевича почала успішно розвиватися так звана паразитоценологія, яка і відображає важливі питання функціональної зоології.



МАРКЕВИЧ
Олександр
Прокопович
(1905 – 1999)

В 1970-х роках була класифікована середовищевірна роль хребетних (праці В. Л. Булахова). У 1970 – 1980-х – розроблена методика визначення загальної ефективності функціональної ролі тварин в екосистемах і вперше встановлена роль хребетних у формуванні біологічної активності ґрунтів (В. Л. Булахов, О. Є. Пахомов).

Великий вплив на розвиток функціональної зоології мали праці з вивчення ролі тварин у формуванні консортивних зв'язків у системах (В. М. Беклемішев, В. В. Мазінг, І. А. Селіванов, А. А. Тішков, П. М. Рафес, В. Л. Булахов, В. І. Гаранін). Консорції були визначені як первинні ланки в організації екосистем та їх функцій.

Велика увага приділялася вивченню ролі тварин як біотичних елементів у міжбіогеоценотичних зв'язках. В. Л. Булаховим були встановлені нові трансбіотичні зв'язки у формуванні консорцій.

У 1990-ті роки і на початку ХХІ сторіччя у функціональній зоології були розроблені нові напрями з вивчення ролі тварин у створенні захисного блоку систем у стресових екологічних ситуаціях, викликаних техногенним тиском на природні процеси. Були відкриті окремі здатності личинок земноводних до очищення забруднених стічних вод від важких металів (В. Л. Булахов, А. М. Місюра, Ю. П. Бобильов) і визначена роль середовищотвірної діяльності тварин у блокуванні важких металів при промисловому забрудненні екосистем і відновленні екологічних функцій забруднених ґрунтів промисловими викидами (В. Л. Булахов, О. Є. Пахомов, О. В. Міхеєв), встановлена участь тварин у дезактивації поверхневих шарів ґрунтів, забруднених радіонуклідами (І. Н. Верховський, Д. А. Криволуцький, А. В. Биков, В. Є. Соколов, А. І. Ільєнко, Б. В. Гальченко).

На сучасному етапі розвитку функціональної зоології сприяло вивчення міжнародної програми дослідження біорізноманіття. Стійкість і гомеостаз будь-якої екосистеми зумовлені біорізноманіттям, яке відповідає за утворення і формування комплексу різноманітних біотичних зв'язків та їх компліментарність (І. Г. Ємельянов, В. Л. Булахов).

Функціональна зоологія на сучасному етапі розвитку науки і суспільства посідає гідне місце серед фундаментальних природничих наук, у вирішенні фундаментальних теоретичних питань і переживає період становлення її прикладних розділів, спрямованих на розробку засобів охорони природи і екологічну реабілітацію відпрацьованих промисловими підприємствами земель.



БЕКЛЕМІШЕВ
Володимир
Миколайович
(1928 – 1983)

МІСЦЕ ТВАРИН У БІОГЕОЦЕНОЗАХ

У сучасний період сформувалася парадигма: все живе, що населяє простір, разом із неживими компонентами в тому ж середовищі, складає нерозривну діалектичну взаємодіючу єдність. Ця єдність була визначена термінами «екосистема» (екологічна система за Тенслі, 1935) та «біогеоценоз» (за В. М. Сукачовим, 1940, 1942). Як показав досвід екологічних досліджень, термін «біогеоценоз» у своєму визначенні більш обсяжний, оскільки враховує взаємодію всіх компонентів, які складають живу оболонку планети, тобто біосферу. За останнім визначенням В. М. Сукачова, «біогеоценоз – це сукупність на певному протязі земної поверхні однорідних природних явищ (атмосфери, гірської породи, рослинності, тваринного світу і світу мікроорганізмів, ґрунту, гідрологічних умов), що мають свою особливу специфіку взаємодії цих складових і компонентів, свою особливу структуру і визначений тип обміну їх речовиною та енергією між собою і з іншими явищами природи, та являє собою внутрішню суперечливу діалектичну єдність, яка перебуває в постійному русі та розвитку». Це формулювання дає уявлення про біогеоценоз як природну систему, передбачає всі її головні характеристики: склад, структуру і функцію компонентів та розвиток системи в часі і просторі. Сам В. М. Сукачов відзначив, що поняття «біогеоценоз» близьке, хоча і не зовсім тотожне терміну «екосистема». Екосистема може охоплювати простір будь-якої протяжності – від краплі ставкової води до всесвіту. Біогеоценоз має визначений обсяг. Біогеоценози охоплюють частину земної або водної поверхні, однорідної за топографічними, мікрокліматичними, ґрунтовими, гідрологічними і біотичними умовами, і мають визначені кордони. Тому термін «біогеоценоз» більш виважений. У наземних умовах він визначається кордонами фітоценозу, а у водних – латеральними і вертикальними просторами та гідрологією. Разом із тим у багатьох публікаціях і вжитку науковців і практиків, особливо зарубіжних, між цими термінами не роблять різниці або сприймають з умовними допусками про тотожність. Обидві концепції – екосистема і біогеоценоз – насправді доповнюють і збагачують одна одну, що дозволяє розглядати більш досконало мозаїчну структуру біосфери, її різноманіт-

ні функціональні прояви біотичних угруповань навколишнього природного середовища. Тому в підручнику ці обидва терміни вживаються широко, відображаючи різні природні системи.

2.1. Місце тварин у структурній організації біогеоценозу

Прийнято вважати, що структура являє собою інваріантний аспект системи. В це поняття включаються і елементи останньої, і відносини між ними. Структура в прямому значенні походить від латинського слова – будова, устрій, тобто розташованість частин (елементів) і характеристика зв'язків між ними. Найбільш наочно ми можемо уявити собі лісовий біогеоценоз як сукупність предметів (матеріальних явищ), які характеризуються специфічним просторовим розташуванням у зв'язках один з одним. Головні складові частини цього біогеоценозу: ґрунт як фундамент системи, який визначає особливості рослинного покриву, рослинність і атмосфера, що циркулює під лісовим пологом і пов'язана з повітряними масами та тісно оточує ліс над кронами і з боків, далі – тваринні організми, які мешкають у ґрунті, на його поверхні і на рослинності, а також у повітряних потоках. А на всіх них, як зовні, так і всередині, поселяються різні мікроорганізми.

Ґрунт являє собою об'ємний субстрат як особливе середовище для існування більшості тваринних організмів, рослинність – величезну сукупність поверхностей і обсяг тканин, заселених тваринами і деякими рослинними організмами. Атмосфера підтримує організми, що літають або пасивно переносяться повітряними потоками і є головним вмістилищем кисню, необхідного рослинним, тваринним організмам і більшості мікроорганізмів. Така в найпростішій уяві просторова структура лісового біогеоценозу. Водойми, що часто розташовані тут, вміщують деяку товщу води, насиченої особливими організмами, котрі певною мірою взаємодіють із наземними системами. Загальна схема біогеоценозу показана на рисунку 1.

Наведені схеми біогеоценозу чітко вказують на місце тваринних угруповань, які одержали тут назву *зооценозу* (рис. 1, А), чим відображається структурна сутність складової частини як компонента системи, або *к о н с у м е н т і в*, характеризуючи їх функціональну сутність (рис. 1, Б). Зооценоз згідно з наведеними схемами тісно пов'язаний із фітоценозом (рослинні угруповання – продуценти) і мікробоценозом (мікроби,

гриби і деякі тваринні організми – редуценти), від яких він сам залежить і впливає на них. Через біоценотичне утворення (біоценоз) або безпосередньо зооценоз тісно пов’язаний також з екотопом і його складовими.

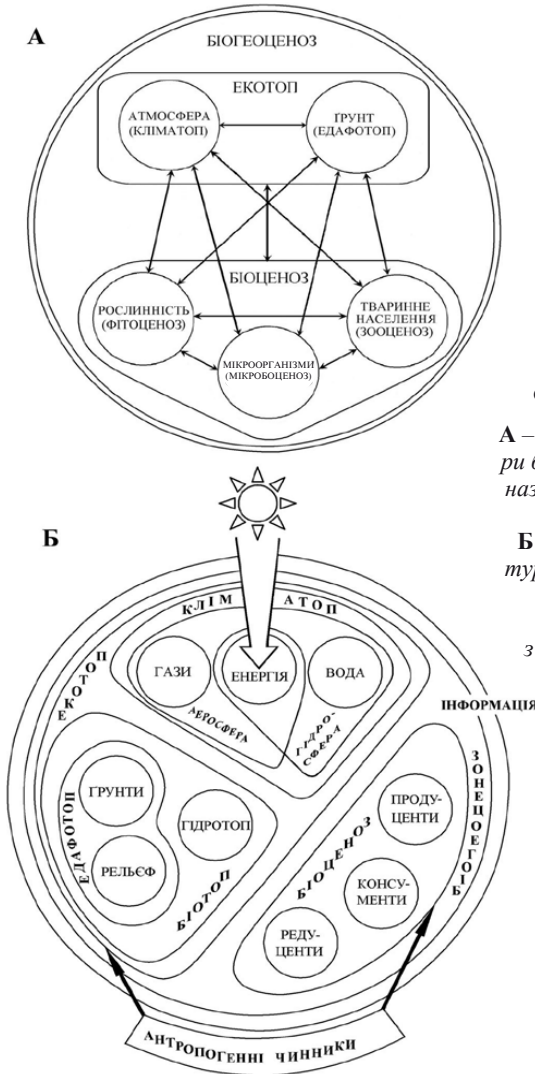


Рис. 1. Різні схеми структури біогеоценозу:

А – узагальнена схема структури біогеоценозу (переважно для наземних систем) (за В. М. Сукачовим, 1964);

Б – ускладнена схема структури біогеоценозу для всіх екосистем (за М. Ф. Реймерсом) з оригінальними доробками

Таким чином, біогеоценоз має два важливі системні розділи – еко-топ і біоценоз. Еко-топ складається з двох компонентів – кліматопу і біо-топу, або, за визначенням В. М. Сукачова, – едафотопу.

Найважливішим чинником кліматопу є промениста сонячна енергія, яка зумовлює всі найважливіші біогеоценологічні процеси. Крім енергії важливу роль у житті всього біогеоценозу відіграють такі компоненти кліматопу як аеросфера і гідросфера, зумовлюючи формування і функцію найрізноманітніших екосистем та забезпечуючи їх газми і водою.

У різних структурних елементах і блоках системи формуються особливі аерокліматопи, гідрокліматопи, термокліматопи та інші. У свою чергу, едафотоп розчленовується на термоедафотоп (сполучення променистої і теплової енергії сонця) і частково внутрішню енергію Землі, гіроедафотоп (грунтова вологість), аероедафотоп (газовий склад ґрунтів). Деталізована схема лісового біогеоценозу і взаємовідношень його компонентів і блоків наведена на рисунках 2, 3. Структурні частини кліматопу й едафотопу утворюють елементи біогеоценозу, які відіграють важливу роль у формуванні різноманітного середовища існування і особливих екологічних угруповань. Структурними елементами зооценозу є різні систематичні групи, які об'єднуються в різні топічні і трофічні комплекси, що забезпечують більшість біогеоценологічних зв'язків у системі (рис. 4).

Біоценоз включає три царства живих організмів – рослинність, тваринний світ і мікроорганізми.

Рослинність як структурна частина біогеоценозу, що вже вказувалось вище, визначається терміном «фітоценоз» і являє собою найрізноманітніші рослинні угруповання від одноклітинних до вищих рослин. У функціональному відношенні фітоценоз характеризується як сукупність організмів – автотрофів, що за допомогою сонячної енергії із неорганічних речовин синтезують первинну органічну речовину. Тому цей компонент у складі загальної системи ще одержав назву *продуценти*. До цього компонента також входять і деякі мікроорганізми, які для синтезу органічних сполук використовують енергію, що вивільняється під час перетворення неорганічних; їх називають ще хемотрофами. Зооценоз включає всі тваринні організми – гетеротрофи, які не здатні синтезувати органічні речовини із неорганічних, а лише споживають їх, тобто споживачі – *консументи*. Крім тваринних організмів сюди входять частини мікроорганізмів, паразити і комахоїдні рослини. Мікробоценоз – це компонент, що в основному складається

з мікроорганізмів і виконує деструкційну функцію – функцію розкладання створеної органічної речовини на елементарні неорганічні, тобто – біодеструктори – *редуценти*; він також включає бактерії, гриби і деякі тваринні організми, які в основі належать до сапрофагів. Таким чином, назва компонентів біоценозу на систематичній основі живих організмів деякою мірою має відносний, або умовний характер – за переважанням тієї чи іншої систематичної групи організмів. Тому правильніше буде називати ці компоненти за їх головними напрямками роботи в біогеоценозі – продуценти, консументи і редуценти. Ці назви дещо порушують систематичний принцип, але точніше відображають функціональне значення.

Наземні і водні біогеоценози мають як загальні ознаки (які в принципі об'єднуються як систематичними, так і функціональними угрупованнями), так і ті, що їх різнять. Головними відмінностями цих двох головних системних утворень є наявність або відсутність кордонів, які обмежують біогеоценоз, і різниця в середовищі, яке оточує живі організми. В наземних системах це повітря і ґрунт, у водних – вода і біоценозна система – донний мул. Ці відмінності показані на рисунку 5, де наведена порівняльна схема розміщення компонентів і елементів систем.

У наземних біогеоценозах чітко виділяються два основні топічні надблоки – надземний (супраадафотопний) і ґрунтовий (педотопний). Між ними, як правило, розташований проміжний блок, який об'єднує обидва головні – підстилковий блок, який ще називають мертвопокровним (у лісових біогеоценозах) або – калданим (у степових біогеоценозах). Тверді субстрати першого блоку служать топічною основою для існування багатьох фауністичних угруповань, що належать до різноманітних систематичних груп тварин. Це поверхня ґрунту, надземні органи рослинності (травостій, деревостан), підстилка, пеньки тощо. Внутрішні частини другого і проміжного блоків утворюють місця перебування так званих ґрунтових або підстилкових угруповань тварин. Газоподібні і рідинні середовища в цих блоках містяться в просторах, які утворюються між твердими тілами. В надземному блоці максимальна частина простору заповнена атмосферним повітрям, ґрунтового – твердими мінеральними і частково органічними частинами і так званою ризосферою (коріння).

Проміжний підстилковий (калданий) блок складається, в основному, з мертвих органічних речовин і є буферним просторовим шаром, де можуть існувати тварини крім підстилкових форм, а також надземні і ґрунтові форми.

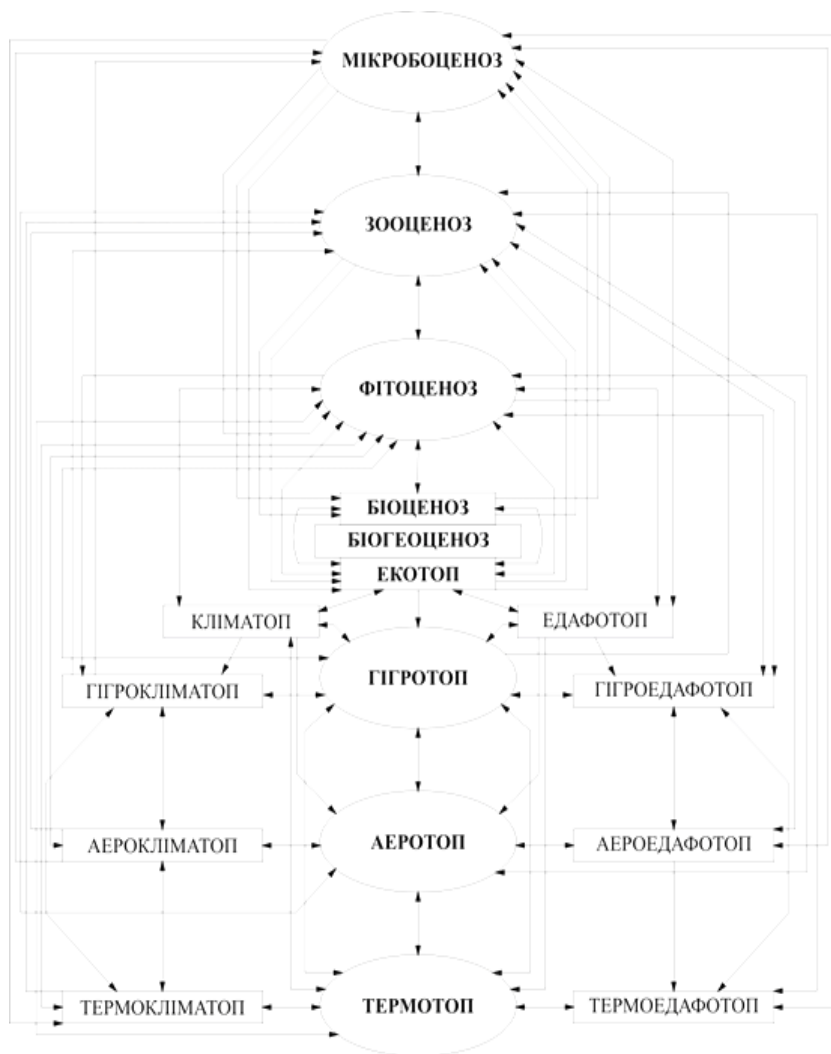


Рис. 2. Деталізована схема лісового біогеоценозу (за Л. П. Травлєсвим та А. П. Травлєсвим (1979), з авторським допрацюванням)

В цих останніх блоках складовими частинами є також у незначній кількості газів і вода, які разом із головними складовими частинами утворюють гідро- й аероєдафотоп.

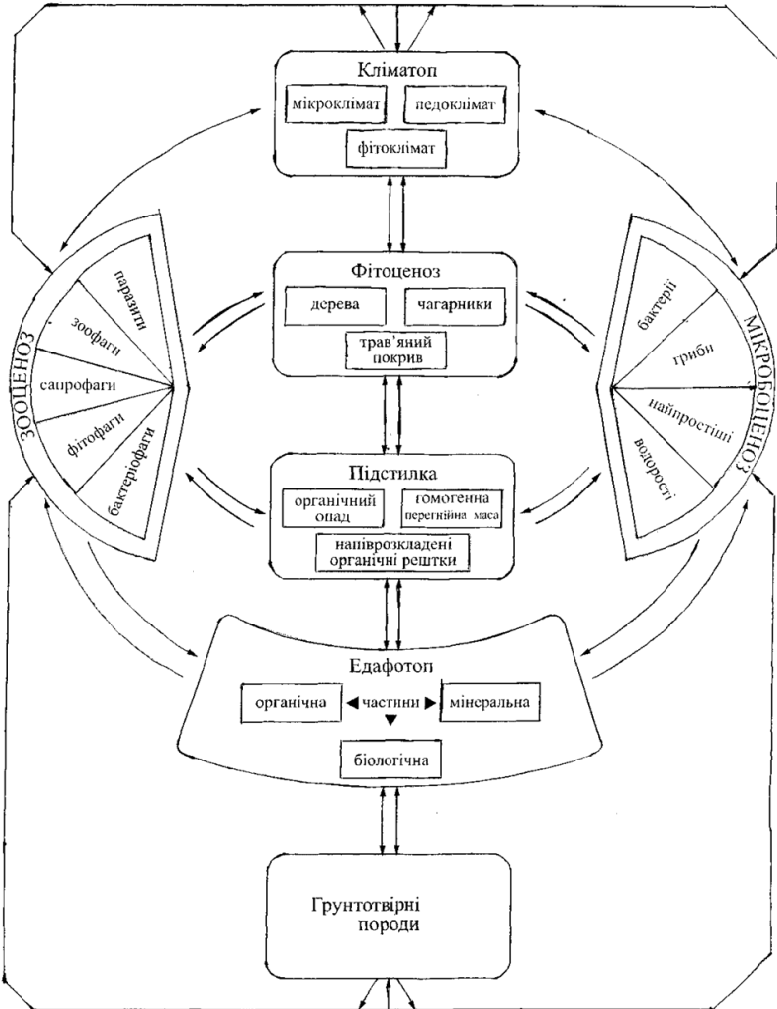


Рис. 3. Деталізована схема взаємодії компонентів лісового біогеоценозу та їх структурних елементів (за А. П. Травлєсвим, 1973, із допрацюванням)

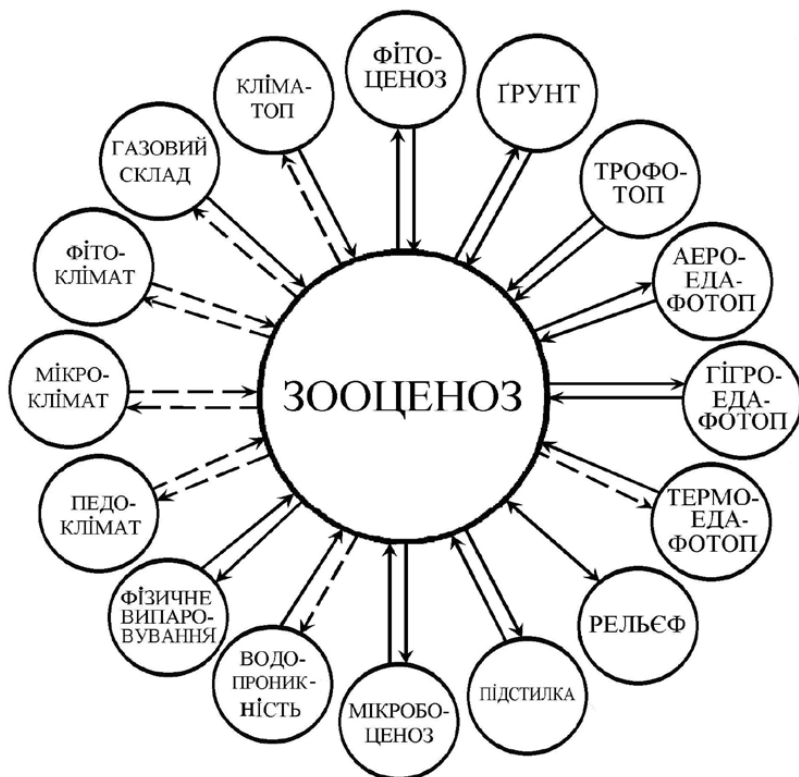


Рис. 4. Взаємозв'язок зооценозу зі структурними компонентами і елементами в наземному біогеоценозі

У надземному (супраедафотопному) блоці відбуваються фотосинтетичні процеси, накопичується і трансформується жива органічна матерія, де головними трансформаторами її є тваринні організми. У ґрунтовому блоці головним чином відбуваються ґрунотвірні процеси, де поряд із фізичними, хімічними і мікробними агентами важливу роль відіграють тваринні організми (локомоційна, трофометаболічна діяльність). В підстилковому блоці відбувається, здебільшого, редуційний процес із концентрацією організмів – редуцентів, серед яких трапляється багато тварин.

Наземний біогеоценоз має вертикальну і латеральну структуру. Вертикальна структура, за Ю. П. Бялловичем (1973), розподіляється на так звані біогеогоризнти, латеральна ж структура (Дылис и др., 1964) – на парцели та синузії, представлені більшою мірою характерним видовим складом організмів, споріднених еколого-біологічною єдністю і мікросередовищем, що становлять частину системи відповідного фітоценозу. Головні принципи просторового розподілу наземного біогеоценозу показані на схемах (рис. 6, 7).

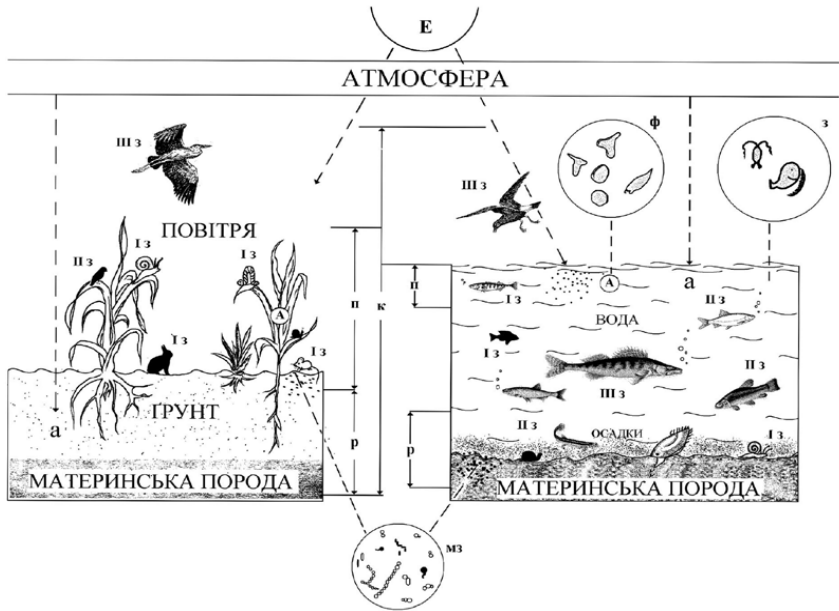


Рис. 5. Порівняльна схема розподілу функціональних компонентів і елементів і місце в них тваринного населення у наземних і водних екосистемах (за Одумом, 1986, з оригінальним допрацюванням):

Е – енергія сонця; *А* – автотрофи; *П* – продуценти; *К* – консументи; *Р* – редуценти; *І з* – консументи першого порядку – фітофаги; *П з* – консументи другого порядку – сапрофаги, зоофаги першого рівня (споживачі фітофагів і сапрофагів); *Ш з* – консументи третього порядку – зоофаги другого рівня (споживачі консументів I–III рівнів). *Ф* – фітопланктон; *З* – зоопланктон; *М з* – мікроорганізми і найпростіші тварини; *а* – активна зона аерації; ---→ – вплив на середовище; ---- – розшифровка зображення

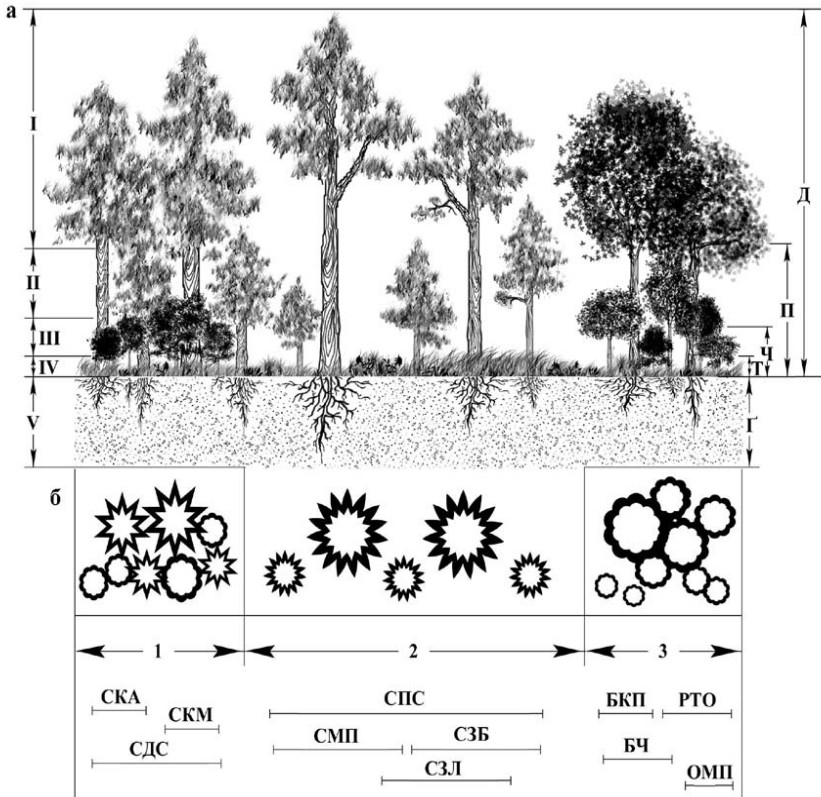


Рис. 6. Принципи розчленування просторової структури лісового біогеоценозу (на прикладі аренних лісів Присамар'я):

а: Вертикальне розчленування. Взаємовиключні елементи структури (горизонти): I – верхній полог або крона-деревний полог, II – полог підросту, III – чагарниковий полог, IV – трав'яний покрив, V – едафотонний горизонт.

Перекривні елементи – яруси: Д – деревний, П – підростовий, Ч – чагарниковий, Г – трав'яний, Г – ґрунтовий.

б: Горизонтальне розчленування. Взаємовиключні елементи структури (парцели): 1 – сосново-чагарникова, 2 – соснова, 3 – березо-осикова.

Перекривні елементи – синузії: СКА – сосново-конвалієва, СДС – сосново-дубова, СПС – сосново-підростова, СМП – сосново-мертвопокровна, СЗБ – сосново-зубрівкова, СЗЛ – сосново-злакова, БКП – березо-орляко-папоротева, РТО – різнотравно-осикова, ОМП – осико-мертвопокровна

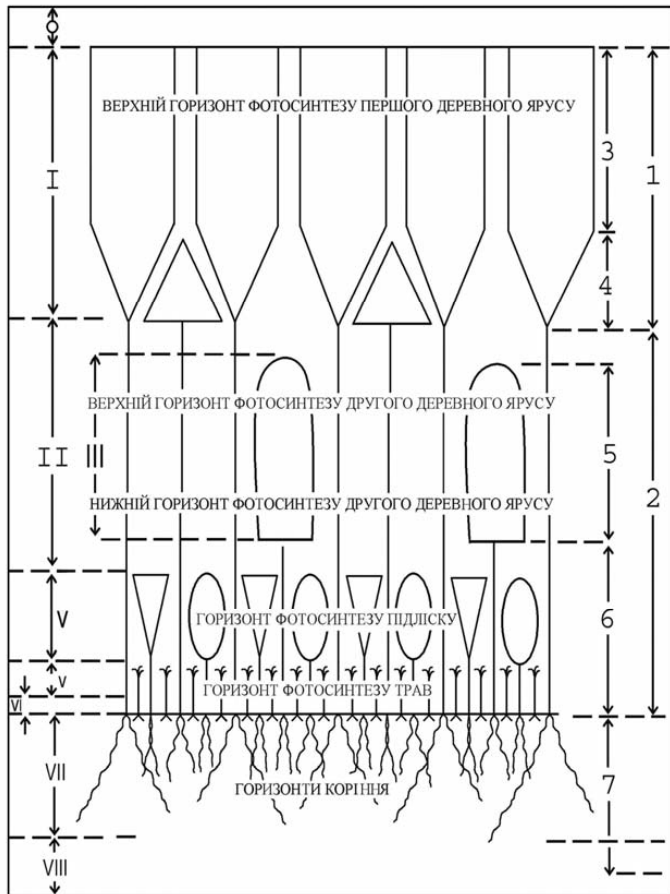


Рис. 7. Біогоризонтальне розчленування лісового біогеоценозу (за Н. Ф. Реймерсом, 1980, з оригінальним допрацюванням):

Меротопи: 0 – надкронний повітряний меротоп, I – меротоп листя першого деревного ярусу; II – стовбурний меротоп, III – меротоп листя другого деревного ярусу; IV – меротоп листя підліску, V – трав'яний меротоп, VI – мертвопокритий меротоп, VII – кореневий меротоп, VIII – меротоп материнських порід.

Пологи: 1 – листяний полог першого деревного ярусу, 2 – стовбурний полог другого деревного ярусу, 3, 4 – верхній і нижній підпологи листяного полог першого деревного ярусу, 5 – листяний підполог підросткового горизонту, 6 – листяний підполог чагарникового підліску, 7 – ґрунтовий полог

Відповідно до просторової структури наземного біогеоценозу виділяють такі тваринні угруповання (безхребетні і хребетні): *едафобіонти* – комплекс тваринних організмів, які мешкають у ґрунтовому блоці; *герпетобіонти* – мешканці проміжного блоку – підстилкового; *хортобіонти* – тварини трав'яного ярусу; *еремобіонти* – мешканці поверхневих щільних глинястих ґрунтів; *псамобіонти* – мешканці піщаних ґрунтів; *петробіонти* – населення кам'янистих ділянок з розрідженою рослинністю або без; *тамнобіонти* – комплекси тваринних угруповань чагарникового ярусу; *дендробіонти* – різноманітні тварини деревостану; *ксилобіонти* – мешканці стовбурів і великих гілок (в середині), *аеробіонти* – тварини, здатні літати (вони складаються з різних систематичних груп і попередніх біотичних угруповань надземного блоку).

Окрему групу складають так звані паразитарні *ендо-* і *ектобіонти*, які відповідно паразитують всередині рослинних і тваринних організмів (ендопаразити) і на зовнішніх ділянках тіла і органів тварин (ектопаразити). Такий розподіл тварин пов'язаний з різними ярусами і стаціями. В різних структурних підрозділах системи в тій чи іншій сукупності вони можуть траплятися в межах однієї системи.

Також розрізняють комплекси тваринних угруповань, характерних для конкретного біогеоценозу: *пустельні, степові, узлісні, лісові, водно-болотяні* та інші.

Перехідними екосистемами між наземними і водними є болотяні. Вони представлені різними болотами, які відрізняються місцем розташування і режимом трофності: низинні, верхові й оліготрофні, евтрофні і мезотрофні. Низинні болотяні екосистеми утворюються по долинах річок і в місцях виходу джерел; верхові – на рівнинних вододілах. Це надмірно зволожені ділянки землі, в яких відбувається накопичення нерозкладених органічних речовин. Вони зосереджені, в основному, в лісовій зоні північної півкулі і в вологих екваторіальних районах. Ці системи утворюються внаслідок перезволоження ґрунту або заростання водойм. Це досить складна екосистема з особливим набором як рослинних, так і тваринних організмів, де серед останніх переважають із редуцентів найпростіші (особливо безкольорові джугтиконосці, коловертки та інші, а з консументів – найбільш поширені різноманітні водно-болотяні птахи – кулики, качки, гуси, журавлі та різні безхребетні – комарі, гедзі та інші.

Водні екосистеми відрізняються від наземних значними масами води замість атмосферного повітря, гідрологією і особливою зональною структурою, кожна з яких може складати окрему особливу вод-

ну екосистему. Крім того, вони сильно різняться між собою трофічно (як і болотяні системи), солоністю і масштабами. За гідрологічними характеристикам вони поділяються на водні системи з течією і стоячою водою, за солоністю – прісноводні, солонуватоводні і морські системи. До прісноводних належать різного масштабу річки – малі, середні, великі; озера і штучно створені водойми – водосховища, ставки. До солонуватоводних – дельтові лимани річок із впливом морських систем. Морські водойми за своїм масштабом поділяються на звичайні морські, які, як правило, омивають суходіл континентів, і океанічні, розташовані між континентами. Як і у наземних біогеоценозах, у континенті водних середовищ можна виділити внутрішньооднорідні водні маси і донні території, розділені зонами з більш різкими градієнтами екологічних чинників, що утворюють різноманітні водні біотопи, де формуються специфічні біоценози. Такі біогеоценози утворюють різноманітні водні екосистеми, тісно пов'язані між собою процесами водообміну, гравітаційним транспортом і активною міграцією організмів через проміжні зони – так звані екотони. Однак обмінні процеси всередині екосистем відрізняються замкненістю і стійкістю. Все різноманіття водних систем поділяється на дві групи біотопів: берегової зони, або шельфу (літораль і мілководдя) та екосистеми відкритих вод. Закономірне сполучення екосистем у межах цих біотопів утворюють прибережні і пелагічні екосистеми.

У структурній організації водних систем (озерних і морських) велике значення має так звана вертикальна екологічна зональність, у кожній з яких утворюються особливі системи. В річкових екосистемах завдяки наявності течії та високого ступеня перемішування водних мас вертикальна структура не виражена. По поперечному профілю в них чітко розрізняють прибережну зону – рипаль і відкриту – медіаль. В рипалі швидкість течії більш сповільнена і для неї характерні зарості водних макрофітів – вищих водних рослин. Супраліторальна зона характеризується покриттям сезонними повеннями. Озерні екосистеми мають різні масштаби – від незначних (1 – 2 га) до кількох сотень квадратних кілометрів, морські – найбільш масштабні з величезними глибинами і наявністю радіальних течій (припливи та відпливи) і подовжніх, викликаних великими температурними різницями в меридіанному відношенні.

Біогеоценотична вертикальна зональність у прісних водоймах найчіткіше проявляється в озерах помірних широт (рис. 8).

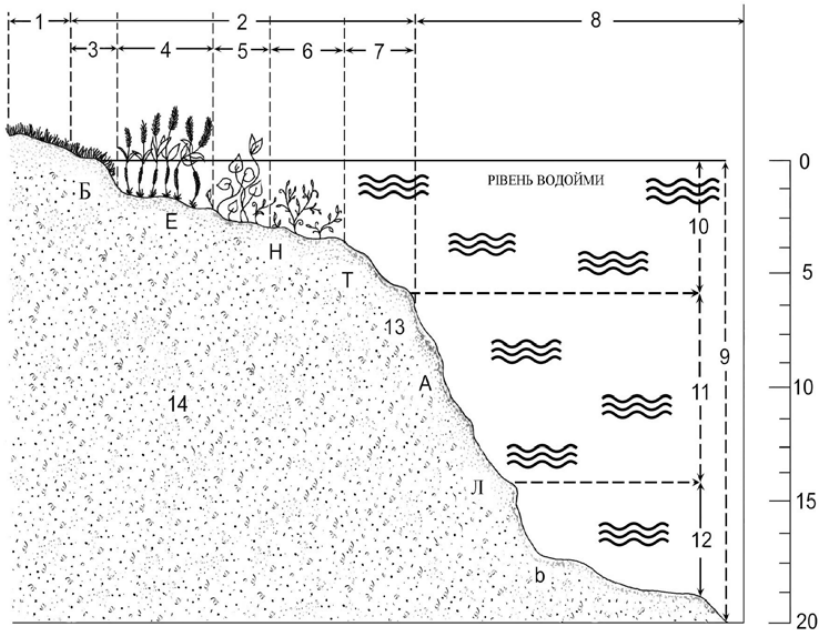


Рис. 8. Вертикальний розріз екосистем озера:

1 – супралітораль, 2 – літораль, 3 – мілководна макрофітна зона, 4 – зона напівводних макрофітів, 5 – зона плаваючих макрофітів, 6 – зона занурених макрофітів, 7 – сублітораль, 8 – профундаль, 9 – пелагіаль, 10 – пелагіаль активного фотосинтезу (епілімніон), 11 – пелагіаль загальмованого фотосинтезу (металімніон), 12 – пелагіаль відсутнього фотосинтезу (гіполімніон), 13 – бенталь (дно), 14 – материнська порода

У водній масі – так званій пелагії – як середовищі мешкання багатьох систематичних і екологічних груп тварин можуть бути виділені три горизонти: води поверхневих шарів (5 – 8 м) – пелагіаль активного фотосинтезу (епілімніон), середні шари (8 – 14 м) – пелагіаль загальмованого фотосинтезу (металімніон) і нижні шари (14 – 20 м) – пелагіаль відсутнього фотосинтезу (гіполімніон). В епілімніоні вода влітку добре прогрівається і інтенсивно перемішується під дією вітру і конвекційних течій. Ця зона здебільшого представлена продуцентами і різними консументами. При охолодженні епілімніону в осінньо-зимовий період температура води спочатку вирівнюється

ся з гіполімніоном, а потім стає холоднішою. З весни до літа відбувається зворотний процес. Це зумовлює просторове переміщення консументів у мета- і особливо гіполімніон. В металімніоні відбувається перепад температур і за всіма показниками він являє собою перехідну екологічну зону. Гіполімніон бідний на кисень. Тут відсутні автотрофні організми. Тваринне населення бідне й одноманітне, де переважають редуценти. У латеральному плані озерні екосистеми поділяються на супраліторальну, літоральну і профундальну зону. У літоралі розрізняють мілководну макрофітну зону, зону напівводних макрофітів, зону плаваючих макрофітів і зону занурених макрофітів. Різноманітні сполучення вертикальних і латеральних зон зумовлюють формування своєрідних озерних екосистем.

Найвиразніше розмежування як по вертикалі, так і по латералі проявляється в морських екосистемах (рис. 9). Як і в озерних екосистемах, для формування тваринних угруповань значну роль в них відіграє бенталь з донним населенням (зообентос) і товща води – пелагіаль з різними планктонними організмами. В бентосі виділяють супралітораль – зону заплесків та шторму, літораль – припливно-відпливну зону, сублітораль – зону шельфу (до 200 – 500 м), батіаль – зону континентального схилу (500 – 300 м), абісаль – зону океанічного ложа (3 – 6 км) і ультраабісаль (понад 6 000 м). У латеральному відношенні виділяють неретичну й океанічну області. Неретична характеризується глибинами до 500 м і протяжністю від берега до 200 км. Вона відзначається найбільш продуктивними процесами і найбільшим біорізноманіттям. Пелагіаль охоплює всю товщу води і розподіляється на епіпелагіаль (0 – 200 м), мезопелагіаль, батипелагіаль, абісальну пелагіаль (або абісаль), ультраабісальну пелагіаль (ультраабісаль). Крім цього, вертикаль поділяється на евфотичну зону, яка охоплює глибини до 300 м із проникненням сонячних променів, і афотичну – де сонячні промені відсутні.

Відповідно до просторового розподілу водних систем на латеральні і вертикальні зони і горизонти як основні біогеоценотичні екотопи, тваринні організми займають певне положення і їх систематизують за місцем, яке вони займають в системі, на групи. Перш за все виділяють найбільш масштабні водні групи організмів: *прісноводні, солонуватоводні і морські*. Найпростіші просторово-екологічні угруповання відмічаються в перших двох групах. У групі прісноводних тварин виділяють *реофільні*, або *річкові* – тварини водойм із течією води, *лімнофільні* – мешканці водойм зі стоячою водою (ставки, озера). Без-

хребетних планктонних реофільних організмів часто називають *потамопланктоном*, риб – *реофілами*. Відповідно лімнофільні угруповання називають *лімнопланктоном* і *лімнофілами*. Солонуватоводні і прісноводні тваринні організми поділяються на *пелагофілів* (планктонні організми – дрібні тваринні організми – *зоопланктон*, великі тваринні організми (риби) – *нектон*) і *батофілів* (бентосні організми – *мікрозообентос*, *мезозообентос* і *макрозообентос*). В макрофітних асоціаціях утворюється так звана фауна (здебільшого різні безхребетні) рослинних обростань (*макрофітофіли*).

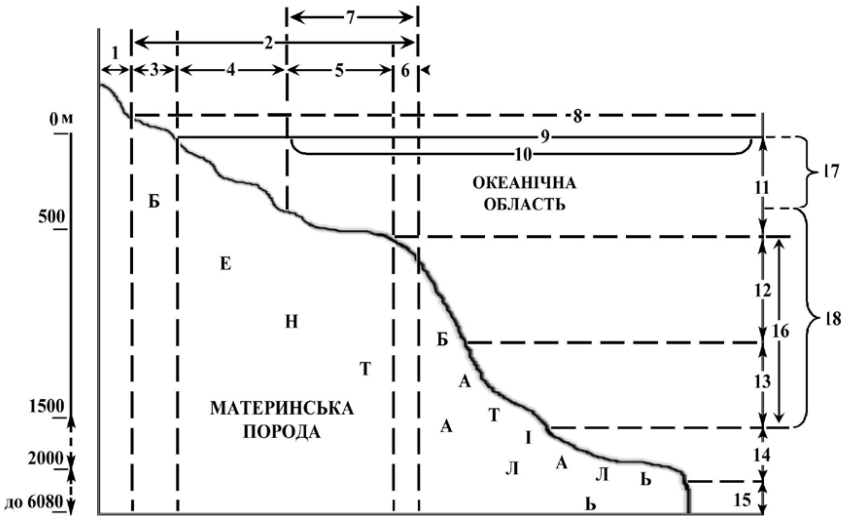


Рис. 9. Вертикальний розріз океану і його головні екосистеми (за О. С. Оуеном, 1973, з оригінальними допрацюваннями):

1 – супралітораль, 2 – літораль, 3 – евлітораль, 4 – верхня частина субліторалі, 5 – нижня частина субліторалі, 6 – інфралітораль, 7 – неретична зона, 8 – найвищий рівень води, 9 – рівень океану, 10 – пелагіаль, 11 – епіпелагіаль, 12 – мезопелагіаль, 13 – батипелагіаль, 14 – абісаль, 15 – ультраабісаль, 16 – батіальна зона, 17 – евфотична зона, 18 – афотична зона

У морських екосистемах просторово-екологічні фауністичні угруповання більш різноманітні. У латеральному відношенні вони поділя-

ються на *неретичні* й *океанічні* угруповання. У вертикальному – тваринні та бентосні організми. Серед пелагічних організмів виділяються такі угруповання: *Плейстон* – напівводні (напівзанурені) поверхові форми, в яких частина тіла перебуває на поверхні води. До них, наприклад, належать сифонофори як пасивно плаваючі форми поверхневих шарів. *Нейстон* – сукупність організмів, які мешкають на самій поверхні води. Включають як пасивно плаваючих, так і активно бігаючих по поверхні води (наприклад – клопи галобатеси). *Гіпонеїстон* – угруповання тварин, які мешкають у підповерхневому шарі води і ведуть пасивний спосіб плавання. *Планктон* – тваринні комплекси з пасивним способом плавання в евфотичній зоні. *Нектон* – активно плаваючі пелагічні організми в евфотичних і верхніх шарах афотичної зони. До пелагічних груп організмів належать різні за розмірами тварини – мікропланктон (найпростіші, коловертки), мезопланктон (в основному дрібні ракоподібні та ін.), макропланктон (різні ракоподібні, кишковопорожнинні та ін.), мегапланктон – найкрупніші тварини з самостійним активним рухом. Глибоководні шари водних мас, які знаходяться в афотичній зоні морів і океанів, населяють абісальні групи організмів, представлених, в основному, консументами другого – четвертого рівнів. Донне населення тварин має назву *бентосу*, який підрозділяється на: *інфауністичні* донні угруповання (населення товщі ґрунтів (поліхети, спікуліди та ін.), *онфауністичні* угруповання (мешканці поверхневих шарів ґрунту), *епіфауністичні* угруповання – на поверхні ґрунту чи інших утворень, які, здебільшого, ведуть прикріпленій спосіб життя (губки, актинії, двостулкові молюски та ін.), *нектобентос* – організми, які плавають поблизу дна і періодично опускаються на дно (креветки, голотурії, придонні риби).

Наведена характеристика тваринного населення водних систем у прісноводних, солоноводних і морських водоймах свідчить як про загальні для них топічні тваринні організми, так і про тих, що мають свої особливості і, в основному, зумовлені масштабом водних мас і глибинами.

На відміну від середовищ наземних біогеоценозів, для яких характерним є майже рівномірний розподіл хімічних параметрів, у водних середовищах хімічні показники (насамперед солоність, насиченість води киснем) розподіляються дуже нерівномірно. Тому тварин ще поділяють за відношенням до солоності – *евригалінні* форми, які пристосувалися до різноманітного рівня солоності води – від прісноводних до дуже солоних, і *стеногалінні*, які існують у вузькому діапазоні

солоності. За відношенням до кисню – *мегаоксифільні*, *мезоксифільні* і *олігоксифільні*, які відповідно спроможні існувати в середовищі з максимальним насиченням киснем у воді (у річках, у зоні прибою), середньонасичені і слабонасичені (у товщі мулових і донних відкладів).

2.2. Місце тварин у функціональній організації біогеоценозу

Біогеоценоз чи екосистема являє собою сукупність природних явищ, які характеризуються взаємодією його компонентів і елементів і певним типом обміну речовиною та енергією між собою та іншими компонентами. Взаємодію компонентів і елементів, які здійснюють вказаний обмін, прийнято називати біогеоценотичним процесом. Атмосфера, гідросфера, материнська гірська порода, вода атмосфери і гідросфери, ґрунти є первинним матеріалом певного біогеоценозу. Рослинні, тваринні і мікроскопічні організми є трансформаторами обміну речовин і енергії. Наслідком взаємодій компонентів є біологічний кругообіг, який безпосередньо супроводжується потоком і перетворенням енергії.

Найменування кругообігу речовин біологічним базується на поглинанні сонячної радіації і трансформації її всіма компонентами біогеоценозу. Тому біогеоценотичний процес – це інтеграція потоку енергії і кругообігу речовин. Уявлення про біологічний кругообіг базується на діалектичній єдності біогеоценозу – незмінному складі його компонентів і елементів і постійному русі та взаємодії їх у процесі обміну речовиною і енергією. Цикл трансформації починається фотосинтетичним процесом, в якому за допомогою енергії світла і за його рахунок зв'язується вуглець з одночасним його відновленням у процесі дихання. В результаті частина поглинальної енергії запасається у хімічних зв'язках органічної кислоти. Головну масу зольних елементів і азоту рослини втягують у кругообіг у результаті вторинних перетворень. Загальний цикл закінчується відмиранням органічної речовини і мортмаси (підстилка, детрит, рештки тварин тощо) та їх мінералізацією, що втягується через редуцентний блок для живлення продуцентів. Трансформація в подальшому відбувається у процесах росту і живлення організмів, причому кожен трофічний рівень забезпечує наступний. Починаючись перетворенням сонячної енергії у процесі фотосинтезу на біотичну, утворена енергія через трофічні зв'язки протікає в різних біогеоценотичних процесах, забезпечуючи головний по-

казник функціонування екосистеми – кругообіг речовин і потік енергії. Кожен біогеоценоз виконує характерну функцію, перерозподіляючи біотичну енергію. Отже, в основі всієї біогеоценотичної роботи виступають трофічні зв'язки, які зумовлюють кругообіг і потік енергії.

Серед різних біотичних елементів зооценоз як компонент екосистеми посідає важливе місце. Перш за все тварини входять до гетеротрофного блоку системи: *біотрофи*, які споживають живу масу, мортотому як органічні залишки, *сапротрофи*, які їх мінералізують. Розподіл різних трофічних рівнів у системі і місце в них тваринних угруповань показано на рисунку 10. Потік енергії за участю різних зоокомпонентів відбувається у двох напрямках. Перший напрямок серед екологів одержав назву *п а с о в и щ н о г о* потоку енергії, де консументний блок, який складається головним чином із різних систематичних груп тварин, представлений консументами першого порядку – *фітофагами* (споживачами живої рослинної маси), потім консументами другого порядку – *зоофагами* першого рівня (авертебратофагами – різними тваринами, які споживають різних безхребетних: комах, павуків, червів тощо); консументами третього порядку – зоофагами другого рівня (хижаками, або міофагами), що споживають зооеlementи першого і другого порядку консументів; консументами четвертого порядку – різні організми, які паразитують на тваринах.

Другий напрямок – *детритний*, або *редуцентний* потік енергії, представлений тваринами, які беруть активну участь у розкладі залишків органічної речовини – тобто мертвого покриву – мортотому (підстилка, калдан, залишки тварин, їх екскреторний опад). Зооеlementи цього редуцентного блоку разом із мікродеструкторами через детритний потік енергії забезпечують мінералізаційний процес, швидкість якого залежить від степового, лугового чи лісового кругообігів речовин і потоків енергії в біогеоценозі.

Біологічний кругообіг речовин і біотичний потік енергії являють собою трофічний цикл (рис. 11). Він, перш за все, складається з організмів трофічного рівня першої групи, який, перетворюючи сонячну енергію на біотичну і споживаючи мінеральні елементи, являє собою фундамент, на якому формуються інші трофічні рівні і системи. Далі в нього входять II–V трофічні рівні, на яких відбувається перетворення первинної біологічної продукції на вторинну за допомогою консументів-зооеlementів на різних рівнях трофічних зв'язків, а також трансформація органічної речовини в системі.

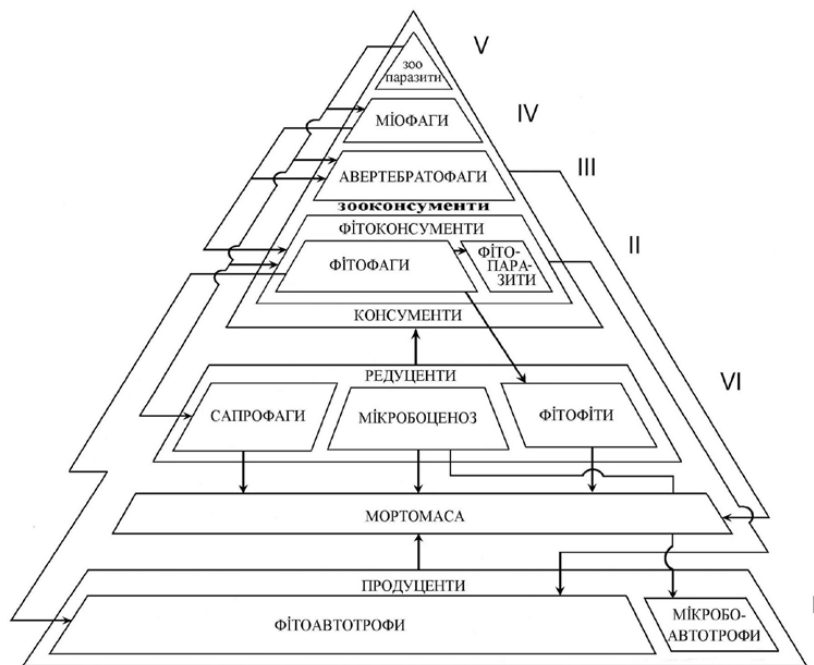


Рис. 10. Схематичне зображення взамовідносин функціональних трофічних елементів в екологічній піраміді в наземному біогеоценозі і місці зооценозу в забезпеченні потоку біотичної енергії:

*I-V – трофічні рівні в пасовищному потоці енергії,
VI – детритний, або редуцентний трофічний потік енергії*

VI – останній трофічний рівень – замикає кругообіг речовин, звільняючи хімічні елементи з мертвої органічної маси, і вводить їх у живлення до першого трофічного рівня. В трофічному циклі, таким чином, формується кругообіг речовин і потік енергії, де крім трофічного процесу беруть участь багато фізичних (роздрібнення, перенесення, агрегація, терміка, вологість) і хімічних (анаболічних, катаболічних) процесів.

Біогеоценоз можна охарактеризувати як систему, де відбувається розподіл енергії і речовин на її послідовних рівнях, а також значними потоками цих величин, які трансформуються з одного рівня на

інший. Ці величини відрізняють екосистеми одну від іншої. Частина енергії, фіксованої для виробництва органічної речовини або загальної продукції, розсіюється в процесі дихання або не використовується.

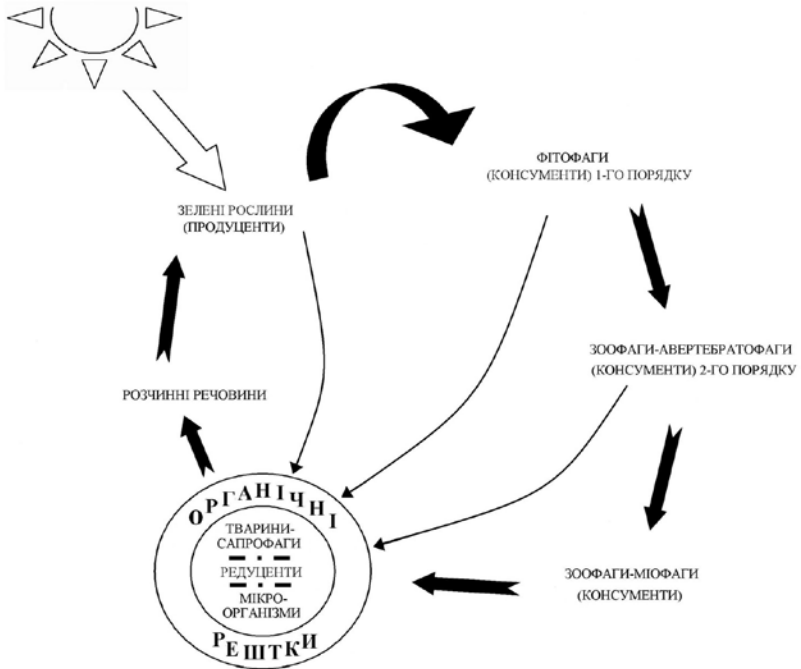


Рис. 11. Схематичне зображення ролі тварин у циркуляції енергії всередині наземного біогеоценозу (за Ж. Лене, 1975)

Енергія, яка залишається – так звана чиста продукція, може використовуватися консументами (жива біологічна продукція) і редуцентами (органічні рештки) і складає приблизно половину загальної продукції (рис. 12). Відношення цієї продукції до сонячної енергії в певному регіоні має назву первинної ефективності. Продуценти використовують лише частину сонячної енергії (до 1 % – у наземних системах, до 0,2 % – у морських (океанічних), до 0,1 – 0,7 % – у прісноводних системах). Передача потенціальної енергії (біотичної) до консу-

ментів різних трофічних рівнів більш ефективна і складає 8 – 15 %. У процесі життєдіяльності консументів частина енергії витрачається на кожному рівні (дихання, рух та інші процеси). При переході у трофічному ланцюзі з одного рівня на інший загальна продукція живої маси (біомаси) постійно зменшується. В редуційному блоці, на противагу тваринам-фітофагам і тваринам-зоофагам, зоодеструктори мають більш високу метаболічну активність, витрачаючи значну кількість енергії.

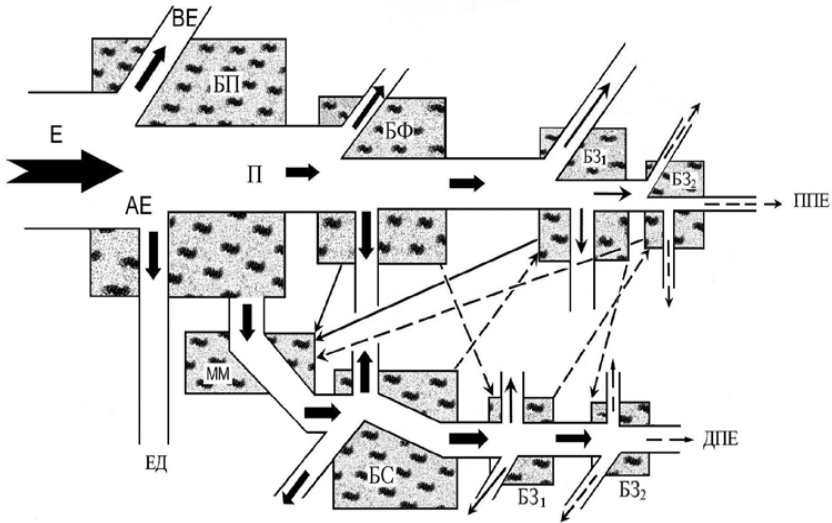


Рис. 12. Узагальнена спрощена схема потоку енергії в наземній екосистемі (масштаби умовні):

E – енергія поглинання, VE – втрата енергії, AE – асимільована енергія, П – продукція, ED – затрати енергії на дихання, БП – біомаса продуцентів, БФ – біомаса фітофагів, БЗ₁ – біомаса зоофагів першого рівня (ентомофаги, вермефаги, арахнофаги тощо), БЗ₂ – біомаса зоофагів другого рівня (міофаги), БС – біомаса сапрофагів, ММ – мортмаса (мертва органічна маса), ППЕ – пасовищний потік енергії, ДПЕ – детритний потік енергії

Кількісний розподіл енергії і речовин на наступних рівнях, а також масштаби зумовлюються типом екосистем. Унаслідок взаємодії енергетичних явищ у трофічних ланцюгах і залежно від метабо-

лізму різних розмірів особини формуються у функціональне угруповання. Кожне функціональне угруповання визначає трофічну структуру, яка служить характеристикою типу екосистем. Трофічну структуру і трофічну функцію можна зображати графічно у вигляді екологічних пірамід. Екологічні піраміди можна віднести до трьох основних типів: піраміда чисельності (відображає чисельність окремих організмів), піраміда біомаси (характеризує загальну суху масу, калорійність або іншу міру загальної маси живої речовини), піраміда енергії (вказує на величину потоку енергії).

Найпоказовішими є дві останні екологічні піраміди. Для визначення ролі функціонального угруповання використовують показники біомаси й енергії. Екологічна піраміда чисельності може бути зворотною, оскільки зоологічні елементи, що входять до угруповання, дуже різні за розмірами. Тому чисельність тварин часто визначають не в загальному угрупованні, а в споріднених систематичних групах, де мова йде про роль конкретних організмів у певному біогеоценологічному процесі.

Порівняльна характеристика екологічних пірамід біомас і енергії відрізняється показниками, але віддзеркалює загальний процес кругообігу і потоку енергії (рис. 13). В обох випадках співвідношення біомас і потоку енергії, відображаючи трофічні рівні, завжди буде зривуватись доверху від продуцентної основи за умови врахування усіх джерел трофічної маси і енергії в системі.

Трофічні співвідношення зоологічних елементів у системі і сам характер живлення їх зумовлює також і інші особливості їх ролі у функціонуванні екосистем. Трофічна спеціалізація різних тваринних організмів, способи добування поживних об'єктів, звільнення залишків уживання об'єктів після їх фізіологічно-біохімічного травлення зумовлюють різний вплив тварин на формування абіотичних і біотичних характеристик системи.

Перш за все трофічні зв'язки тваринних організмів є важливим чинником у формуванні екологічної стійкості системи за рахунок утворення своєрідного механізму регуляції чисельності різних елементів, збалансовуючи їх рівновагу у системі. По-друге, перетворенням первинної біологічної продукції на різноманітну вторинну забезпечується природна кормова база для існування безлічі тваринних організмів, які утворюють фауністичне біорізноманіття екосистем, забезпечуючи множинність функціональних зв'язків у системі та її цілісність.

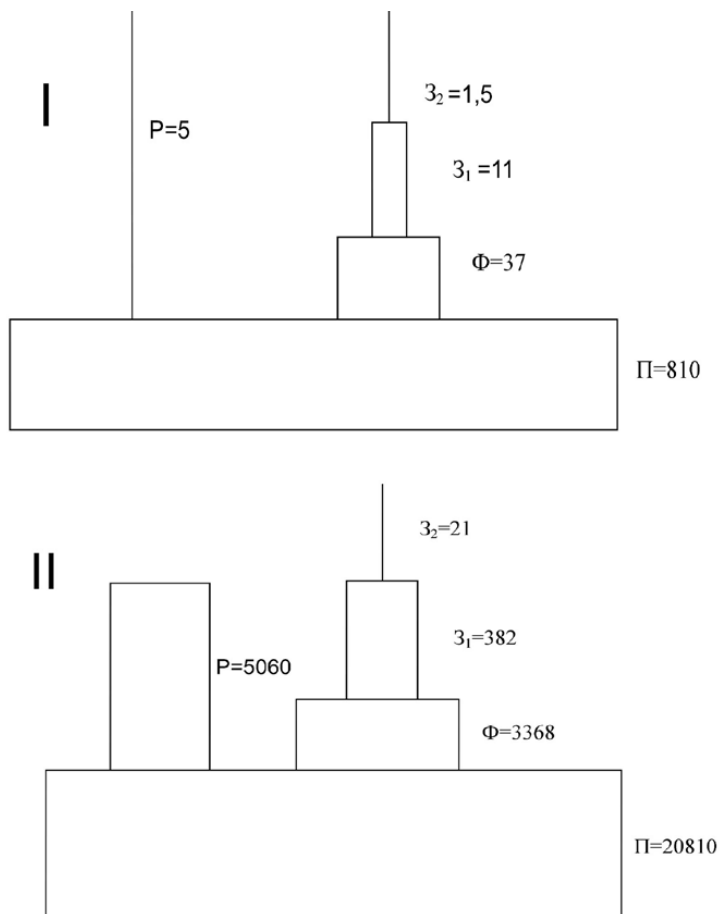


Рис. 13. Схематичне зображення піраміди біомас (I) і енергії (II) в екосистемі озера (за Одумом, 1982):

*Біомаса виражена в г сухої речовини на 1 м², енергія – в ккал на 1 м² за рік;
 П – продуценти, Р – редуценти, Φ – фітофаги, Z₁ – зоофаги першого трофічного рівня, Z₂ – зоофаги другого трофічного рівня*

Добування об'єктів живлення на різних стадіях розвитку в різних екосистемах забезпечує біотичні міжблокові, міжпарцелярні та

міжекосистемні зв'язки в обміні речовиною і енергією. Прокладання підземних «шляхів» різними ґрунториями в пошуках їжі і «внесення» трофометаболітів у ґрунт всім комплексом тварин сприяє інтенсифікації ґрунтотвірних процесів, які за своїми масштабами і ефективністю дії часто відповідають заходам агрономічних прийомів у сільському господарстві. Опилування рослин у період добування їжі численними тваринними організмами забезпечує репродуктивні процеси і рівень продуктивності автотрофів. Поряд із цим важко переоцінити значення зоохорійного розповсюдження рослинних об'єктів, яке зумовлює їх природне відтворення, навіть формування нових рослинних угруповань і виникнення нових стацій та екосистем (рис. 14).

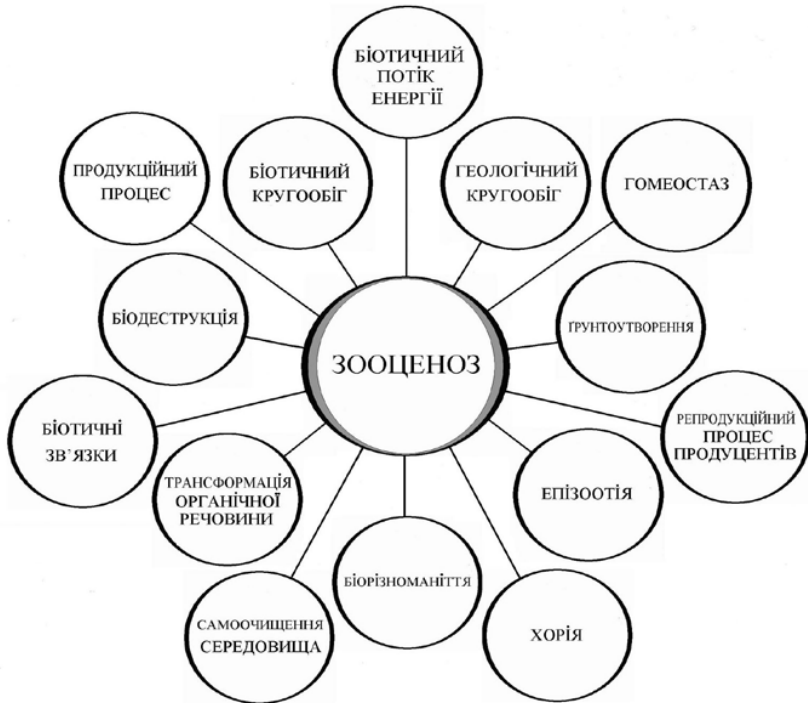


Рис. 14. Схема участі тварин у головних функціональних проявах екосистем як в історичному, так і в сучасному часовому просторі формування фізико-хімічного, ландшафтного і біологічного режимів на планеті

Наведені приклади ролі трофіки тварин у формуванні різних функціональних особливостей, особливо тих, які впливають на структурну організацію і функцію в системі, прийнято називати середовищетвірною, або середовищеперетворювальною діяльністю тварин. Перетворюючи середовище, тварини перш за все створюють умови для свого особистого існування, що в комплексі забезпечує формування екологічних умов, здатних задовольнити екологічні умови багатьох рослин, тварин і мікроорганізмів. В результаті спільного еволюційного розвитку це приводить до формування особливих біотичних зв'язків – консортивних, трансбіотичних, біогеоценотичних, міжбіогеоценотичних і навіть трансконтинентальних, або транскеанічних.

Таким чином, зооценоз у цілому як компонент системи, споріднені фауністичні угруповання і окремі численні види як елементи системи, є важливими структурно-функціональними підрозділами в організації різноманітних екосистем і біосфери в цілому. Різноманітні їх екологічні, етологічні, фізіолого-біохімічні, локомоційні особливості зумовлюють всебічну біогеоценотичну роботу різних блоків систем, екосистем і біосфери, забезпечуючи як в історичному, так і в сучасному часовому просторі формування фізико-хімічного, ландшафтного і біологічного режиму на планеті.

КЛАСИФІКАЦІЯ СЕРЕДОВИЩЕТВІРНОЇ ДІЯЛЬНОСТІ Й УЧАСТІ ТВАРИН У ФУНКЦІЯХ ЕКОСИСТЕМ

3.1. Загальні положення

Екологічна стійкість екосистем і нормальне їх функціонування залежить від дії кожного біотичного компонента, що утворюють складні біотичні зв'язки, які формують біогеоценотичну структуру та біогеоценотичні процеси, зумовлюючи біологічний кругообіг. Від нормальної біогеоценотичної структури і функції системи в цілому та її складових залежить стан окремих екосистем і природного довкілля. Тваринні організми як гетеротрофна частина системи є вищим щаблем еволюційного процесу органічного світу, що і зумовлює їх особливу роль у формуванні консортивних, біогеоценотичних і міжекосистемних зв'язків, утворюючи механізми гомеостазу та біопродуктивність різних рівнів біоти.

Головним екологічним ядром функцій екосистеми є утворення органічної речовини – біологічної продукції. Тваринні організми у загальному продукційному процесі беруть участь у таких напрямках:

- у створенні вторинної біологічної продукції, яка відіграє роль в подальшому формуванні складних трофічних зв'язків, за рахунок яких утворюється різноманіття цієї продукції, створюючи екологічний базис для багатьох елементів фіто-, зоо- та мікробоценозу;

- у створенні екологічного механізму захисту первинної продукції автотрофів, що зумовлює загальну стійкість екологічних систем;

- у розповсюдженні первинної та вторинної продукції за межі консорцій, парцел, біогеоценозів і навіть континентів, забезпечуючи внутрішньо- та міжекосистемні процеси обміну речовин та потоку енергії;

- у створенні екологічного каналу потоку біотичної енергії в екосистемах;

- у створенні важливої ланки у загальному ланцюгу біологічного кругообігу як основи життя системи.

Наступною важливою ланкою у прояві функцій екосистеми є створення і формування екологічного середовища для багатьох компонентів фіто-, зоо- і мікробіоценозу. Це так звана середовищевірна або середовищеперетворювальна функція. Кожен елемент зооценозу при своєму існуванні та реалізації способу життя пристосовує середовище під себе, забезпечуючи як загальний процес утворення або перетворення середовища, так і підтримання його існування. Цим також забезпечуються сприятливі екологічні умови для багатьох інших елементів зоо-, фіто- та мікробіоценозу, сприяючи утворенню багатого біорізноманіття. Отже, участь тваринних організмів у різних проявах функцій екосистеми тісно пов'язана з їх середовищевірною діяльністю.

Згідно з концепцією мозаїчно-циклічної організації екосистем, біоценотичний покрив є ієрархією видових і популяційних мозаїк таксономічних угруповань. Механізмом, який інтегрує цю різноманітну мозаїку і спричиняє формування біотичної складової екосистем як видових множинностей (сукупності), виступає видове життя найбільш могутніх середовищеперетворювачів-*едифікаторів*, чи ключових видів – у значенні «наймогутніші середовищеутворювачі». Середовищеперетворювальний ефект ключових видів визначається їх кількісним розвитком і спрямованістю діючого впливу. Зміни абіогенного і біогенного середовища ключовими видами забезпечують стійке існування підлеглих видів (*асектаторів*). Ключові види й утворюють різноманітні функціональні групи тварин.

Ефективність середовищевірної діяльності тваринних організмів залежить від різноманіття різних функціональних груп і спрямованої дії різних елементів на конкретну функцію системи. Функціональна група визначається сукупністю зооелементів чи видів, які або демонструють схожу відповідь на зміни в навколишньому середовищі, або проявляють схожий вплив на екосистему чи її складові компоненти та біогеоценотичні процеси. Під функціональним різноманіттям розуміється множинність і кількісний прояв ознак організмів, які впливають на ту чи іншу функцію або властивості екосистеми. Воно може бути представлене різними способами:

- числом і відносним багатством функціональних груп;
- множинністю взаємодій з екологічними елементами;
- поєднанням різних видів за функціональними важливими ознаками.

Участь тваринних організмів у прояві функцій різних блоків екосистем часто пов'язана з явищем *конвергенції* – наявності множин-

ності угруповань тварин різних систематичних груп, споріднених між собою спрямованістю середовищотвірної діяльності, тобто імітуючих одне одного в певному обсязі, незважаючи на розповсюдження в різних географічних зонах і материках. Представники різних видів, родів, родин, рядів і навіть класів часто виявляються зовні схожими і ведуть у багатьох відношеннях однаковий спосіб життя, виконують близькі функції в різних системах. Таку схожість можна назвати «функціональним вікаріатом», за яким один вид може замінюватися іншим в іншій зоогеографічній області, але таким, що виконує схожу функцію – тобто його функціональною «копією». Такі види, або угруповання, що заступають одне одного, виникають в результаті еволюції, яка відбувається у схожому напрямку відповідно до типу середовища і його функціональних проявів. Дія природного добору здійснюється під безпосереднім впливом екологічного середовища, який надає певний напрямок процесу, відкидаючи всі непристосовані форми.

Шлях, яким відбувалася творча діяльність добору, привів до широкого розповсюдження і викликав сполучену еволюцію багатьох тварин, які пристосувалися до конкретних умов існування, добування їжі, переміщення, місць сховищ та розмноження тощо.

Якщо порівняти таких ссавців як гофери (родина *Geomysidae*), які мешкають у преріях і напівпустелях Північної та Центральної Америки, туко-туко (родина *Stenomidae* – туко-тукові), землекопових (родина *Bathyergidae* – землекопові з відкритих просторів Африки) – мешканців аридних районів Перу і Болівії, сліпачків (родина *Cricetidae* – хом'якові), які зустрічаються в степовій зоні Європи та Азії, та інших сліпачів (родина *Spalacidae* – сліпакові), що населяють степи України, – можна легко переконатися в разючій схожості всіх наведених видів гризунів (ряд *Rodentia*) різних родин. Форма тіла, кінцівок, хвоста, вушних раковин, невеликі розміри очей або їх відсутність, характер покриву, спосіб риття за допомогою дуже розвинених різців у зубній системі – майже однакові. Іншим таким ілюструючим прикладом можуть бути кроти, широко розповсюджені в лісовій і лісостеповій зонах Євразії, та зіркорил – мешканець заболочених ґрунтів Південно-Східної Канади та північно-східної частини США (родина *Talpidae* – кротові), золотокроти – з Південної Африки (родина *Chrysochloridae* – золотокротові) – з ряду комахоїдних (*Insectivora*), а також цокори (родина *Geomysidae* – цокорові) – мешканці степів Сибіру, Монголії і Китаю – із ряду гризунів (*Rodentia*); сумчасті кроти (родина *Notoryctidae* – сумчасті кроти) – мешканці рівнинної і пагорбистої Пів-

денної Австралії – із ряду сумчастих (Marsupialia), а також широковідомий шкідник городніх культур – капустянка (клас Insecta – комахи, ряд Orthoptera – прямокрилі, родина Gryllotalpidae – вовчкові). Головним знаряддям риття цих тварин є кінцівки, особливо – передні.

Великий інтерес викликають вузькоспеціалізовані групи птахів – нектарососів, які включають сотні видів у тропічних і екваторіальних зонах, майже на всіх континентах. В цьому відношенні добре відомі різні колибри (родина Trochilidae) – із Південної Америки, псевдонектариці (родина Philepittidae – філіпові – із ряду горобцеподібних, підряду Climatores – одноголосих горобцевих), нектарки (родина Nectariniidae) – з Африки та Азії, медососи (родина Meliphagidae), які населяють Австралію, Південну Африку і острови Тихого океану, квіткарниці (Coerebidae) – мешканці Південної і Центральної Америки, всі родини підряду Oscines – співочих горобцевих – ряд горобцеподібних (Passeriformes) і багато інших. Усі вони є функціональними вікаріатами, що беруть участь у репродукційній функції багатьох квіткових рослин (перенесення пилку і запліднення квітів рослин). До них також можна віднести і деяких рукокрилих (ряд Chiroptera, клас Mammalia) – особливо таких представників як листоніс довгоязикий, списоніс Томаса, листоніс довгоносий і багато інших (родина Phyllostomatidae), а також деякі представники з родини приматів. До цієї вікарувальної функціональної групи відносять численних представників класу комах.

Узагальнюючи дію різноманітних функціональних груп тваринних організмів в екосистемах, функціональне значення тварин можна подати у вигляді двох схем – середовищетвірної ролі тварин у екосистемах і в участі тварин у функціональних проявах системи, які безпосередньо або опосередковано витікають з їх середовищетвірної діяльності.

3.2. Класифікація середовищетвірної діяльності тварин

На основі різних проявів способів життя, що визначаються конкретним місцем мешкання, добуванням їжі, обладнанням сховищ, гнізд, гніздових камер, просторових перемішень тощо, виділяють чотири типи середовищетвірної діяльності тварин з такими класами: **трофічний тип** діяльності – з *поживним* і *видільним* класами; **механічний**

тип – з рийним і витоптувальним, **конструктивний тип** – з будівним і деструктивно-створювальним і **міграційний** – з трансмісивно-епізootичним і трансмісивно-розповсюджувальним класами.

Всі ці чотири типи та їх класи різко між собою не відособлені і мають ряд перехідних моментів. Так, рийна діяльність часто пов'язана із трофічним (добування кормових об'єктів) і конструктивним (влаштування комор для збереження кормових запасів) типами діяльності тварин. У кожному класі виділяють специфічні за своїми ознаками впливу на середовище види середовищетвірної діяльності тварин.

У трофічному типі середовищетвірної діяльності всі види мають велике значення. Клас споживчої діяльності визначається у вилученні великої кількості первинної (фітопродукції) і вторинної (зоопродукції) органічної продукції в екосистемах. Це найважливіший у біоценотичному відношенні вид діяльності, за яким раніше (і в багатьох випадках у сучасний період) визначали ступінь корисності чи шкідливості того чи іншого виду тварин. В результаті цієї діяльності або утворюється вторинна продукція, або відбувається її переробка і перерозподіл у просторі. Ця вторинна продукція збільшує загальну продуктивність системи на різних її рівнях. В організмі тварин акумулюється низка рідкісних біогенних елементів і їх сполук (фосфор, фтор, йод). Іншим важливим наслідком споживчої діяльності є утворення на її основі захисного механізму екосистем. Через споживання різних груп організмів у таксономічному і функціональному відношенні виникають специфічні стосунки між окремими групами тварин, які здійснюють контроль за розвитком однієї трофічної групи відносно іншої, забезпечуючи своєрідний гомеостаз. Крім того, пряме вилучення біомаси в процесі споживання їжі виступає першою ланкою участі тварин у розкладанні рослинних організмів, при цьому безпосередньо до споживання (особливо споживання рослинних об'єктів) іде лише 20 – 60 % вилученої маси, решта у вигляді невикористаних решток залишається в системі. Це так звані побічні втрати. Так, для мишоподібних гризунів співвідношення прямого і побічного вилучення складає 1 : 4, для ратичних – 1 : 2. Побічні втрати органічної маси при споживчій діяльності швидше включаються в редуційний цикл.

Клас видільної діяльності (який ще називають трофометаболічним) охоплює абсолютно всі види тварин і своїми масштабами часто поступається лише продукції автотрофів. Біомаса, яка в результаті трофіки тварин після травлення виділяється у вигляді екскрецій, сечовини та газів, відіграє важливу роль у збагаченні ґрунтів чи водних

систем на поживні речовини (добрива) і виступає як біотичний катализатор у розвитку редуцентної мікрофлори, що в кінцевому рахунку прискорює процес мінералізації в системі.

Клас деструктивної діяльності трофічного типу пов'язаний здебільшого з добуванням корму. Для розшуку і добування кормових об'єктів тварини часто порушують цілісність дерев, ґрунту тощо. Так, наприклад, дятли, добуваючи їжу, порушують кору і стовбури дерев. Олені і кабани порушують ґрунтовий покрив. Гризуни, комахи-ксилофаги, мурахи і деякі молюски руйнують деревину і дерев'яні споруди тощо.

Клас розповсюджувальної діяльності пов'язаний з рознесенням і запасанням їстівних об'єктів (перш за все рослинних – насіння, плоди тощо) у різних місцях – у спеціально споруджених підземних коморах-камерах, під підстилкою чи у верхніх шарах ґрунту, в межах і за межами місць мешкання тварин. Тваринні організми – мурахи, гризуни, птахи запасують кормові об'єкти, які не повністю використовуються в їжу. Таким чином, багато таких рослинних залишків із так званих запасників поступово мінералізуються або навіть проростають, що позначається і на відтворювальному процесі, поширюючи його на значні відстані від місць мешкання продуцента.

Клас рийної діяльності механічного типу багатогранний і широко розповсюджений у природі. Він відіграє значну роль в різних біогеоценотичних процесах і перш за все – у ґрунотвірних. Це одна з поширених і діючих форм механічної роботи, яку виконують тварини у природі. Вона викликає переміщення хімічних елементів по ґрунтових горизонтах, змінює фізичні та хімічні властивості ґрунтів, утворюючи нанорельєфний і мікрорельєфний ландшафт, зумовлює формування біологічної активності ґрунтів, викликає абразію берегової зони водойм тощо. Серед тварин-ґрунторіїв трапляються представники багатьох систематичних груп, куди входять черви, мікроартроподи, павукоподібні, комахи, земноводні, плазуни, птахи, ссавці. Серед них зустрічаються як ґрунтові тварини, так і наземні. Найбільш поширеним видом серед рийного класу діяльності виступає *пронизувальний вид* діяльності. Ґрунтова фауна і так звані тварини-норники в результаті рийної дії пронизують ґрунт густою мережею численних, різних за формою і розміром нір, віднірків, ходів, розташованих у різних напрямках по горизонталі і вертикалі, утворюючи пустоти і порожнини. Іншим поширеним видом рийної діяльності є *виносний* або *перевідложний* вид. Пронизуючи ґрунт норами і ходами, різні твари-

ни (черви, мурахи, комахоїдні, гризуни) викидають його на поверхню з більш глибоких горизонтів. Ці викиди утворюють на поверхні купи ґрунту, які зветься мурашинами, мишовинами, байбачинами, кротовинами залежно від назви виду чи групи тварин. Винесення ґрунту сприяє утворенню особливого мікрорельєфу, перерозподілу міграції хімічних елементів і збагаченню їх на органічні речовини.

Багато тварин при розшукуванні кормових об'єктів розорюють поверхню ґрунтового покриву від 5 до 25 см – кабани, лисиці, борсуки та інші. В розпушених ділянках інтенсифікується аерація ґрунтів, уповільнюється випаровування, з ґрунтом перемішується підстилка, екскреції і трав'яний покрив, сприяючи прискоренню їх мінералізації. Такий вид рийної діяльності називається *розпушувальним*. Деякі тварини – птахи, ссавці – утворюють так звані «купальні», де вони позбавляються різних ектопаразитів. У таких місцях ґрунт розсипається в пил, який здебільшого розвіюється вітром і таким чином порушується найбільш родючий ґрунтовий покрив, що горизонтально мігрує в просторі. Це так званий *купальний* вид діяльності.

Наземні тварини здійснюють значні переміщення в просторі. В пошуках їжі та місць укриття вони протягом доби переходять з однієї системи в іншу, або переміщуються в межах системи, здійснюючи так звані добові міграції, часто користуються одними і тими ж шляхами або стежками – пляями. При цьому відбувається значний механічний вплив на ґрунт, трав'яний покрив і тваринні угруповання. Це так званий *витоптувальний* клас діяльності. Найбільше він пов'язаний або з життєдіяльністю стадних і колоніальних тварин (ратичні, ластоногі, птахи – мартини, гуси, баклани тощо), або з утворенням і систематичним використанням стежок поодинокими тваринами (лось, сарна, хижі тощо). У зв'язку з характером переміщення в цьому класі діяльності поширений *плайовий* вид. Різні види поодиноких (не більше 2–3) тварин прокладають і постійно користуються однією і тією ж стежкою. Дуже часто одними стежками користуються різні види. В результаті багаторазового використання стежок протягом сезону, року або навіть і декількох років утворюються ущільнення ґрунту. Ще одним поширеним видом витоптувального класу діяльності є *стадно-перемісний*. Він здійснюється тваринами, які живуть стадами (олені, кабани). Шляхи переміщення стад бувають як одноразові, так і постійні. Тварини, які утворюють колоніальні поселення, як правило, витоптують місця їх розміщення, порушуючи ґрунтові блоки системи, де, крім ущільнення ґрунту, накопичується величезна маса трофоме-

таболітів (баклани, чаплі, мартини і багато інших). Цей вид діяльності одержав назву *скопищного*. Різновидом витопного класу діяльності виступає ще так званий *лігво-лежковий* вид, при якому тварини (особливо ратичні) одноразово використовують місце відпочинку, з руйнуванням підстилки і верхнього шару ґрунту.

Конструктивний тип середовищетвірної діяльності пов'язаний, як правило, з активним поєднанням різних матеріалів, зібраних у середовищі (найчастіше з різних екосистем) для утворення якісно нових об'єктів і відіграє велику роль у розмноженні, захисті і запасанні кормів. Ця діяльність властива майже всім птахам, багатьом видам ссавців і комах (перетинчастокрилі), які збирають і концентрують листя, стебла, гілки, ґрунт, пір'я, волосся тощо. Крім того, вона є важливим інформаційним сигналом про відповідність даного району екологічним вимогам виду (забезпеченість сховищами і сприятливими умовами розмноження для багатьох інших тварин (комах, птахів, ссавців та ін.). В цьому типі діяльності виділяються будівельний і деструктивно-створювальний класи. До першого класу належать різноманітні гнізда птахів, які розміщуються в різних біогеогоризонтах – у кроні дерев, чагарниках, на скелях, землі, у ґрунті і т. п. Гнізда будують різні ссавці (майже всі рийні гризуни, вовчки, миші-житняки тощо). Рийні ссавці у ґрунтових горизонтах створюють гніздові і кормові камери. Тут конструктивний тип діяльності перегукується з рийним типом. До другого класу відносять утворення птахами дупел. При утворенні дупла дятли порушують дерева. Ці порушення пов'язані з деструкцією деревостану і утворенням мережі так званих фаутичних дерев. Дупла дятлами використовуються одноразово і лише як місце гніздування. В той же час створення широкої мережі дупел у лісових екосистемах сприяє утворенню нормальних умов існування для 12 різних видів птахів-дуплогнізників, ссавців і багатьох артропод.

Міграційний тип середовищетвірної діяльності пов'язаний із сезонними переміщеннями і кочуванням тварин. Особливо масштабні міграції здійснюють птахи і кажани. В результаті цієї діяльності розповсюджуються на великому просторі рослинні та тваринні організми, мікроорганізми і віруси, що часто викликають різні паразитарні та інфекційні захворювання. В цьому типі діяльності виділяють форичний або трансмісійно-розповсюджувальний і трансмісійно-паразитарно-інфекційний класи. Перший клас пов'язаний із розповсюдженням насіння, яке найчастіше прикріплюється до пір'я чи шерсті тварин. Часто птахи заносять ікру риб, земноводних у сусідні та розташовані на

Таблиця 1

Загальна класифікація середовищевірної діяльності тварин

Тип середовищевірної діяльності	Клас діяльності	Вид діяльності	Головні форми участі в утворенні та перетворенні середовища
Трофічний	Споживчий	Вилуччий	Вилучення біомаси, її зміни, первинний розлад, утворення механізму гомеостазу
		Трофічно-форичний (розповсюджувальний)	Стратифікація в органах травлення ягід, розповсюдження в системі й утворення рослинних асоціацій
	Видільний (метаболический)	Екскреторний	Надходження органічних речовин, збагачення ґрунту комплексом NPK, каталізація мінералізаційного процесу, формування хімічних і фізичних властивостей ґрунту, інтенсифікація біологічної активності ґрунту. Збагачення сапротрофної фауни, участь в утворенні механізмів самоочищення ґрунтів від люотантів
		Сечовидільний	Надходження у ґрунт азоту і мінеральних речовин
Репродуктивний	Газовидільний	Газовидільний	Надходження в екосистему вуглекислого газу, метану, сірководневих сполук
		Опилувально-заплідний	Опилення рослин
	Деструктивний (руйнівний)	ґрунторуйнівний	Порушення підстилки і верхніх шарів ґрунту. Зменшення маси підземної ризосфери
Дереворуйнівний		Прокладання стовбурових і підкорових ходів. Порушення стовбурового блоку деревостану	
Механічний	Рийний	Проникний	Зменшення твердості і щільності ґрунтів, збільшення аерації, вологості, водопроникності, зміни терміки, формування хімічних властивостей ґрунту, каталіз хімічних процесів, інтенсифікація біологічної активності ґрунтів, збільшення біорізноманіття і перестрою функціонального складу біоти

Продовження таблиці 1

Тип середовищевірної діяльності	Клас діяльності	Вид діяльності	Головні форми участі в утворенні та перетворенні середовища
Механічний	Рийний	Виносний (перевідкладний)	Виведення на поверхню глибинних горизонтів ґрунтів і підґрунтового матеріалу, змішування різних генетичних рівнів ґрунтового покриву, утворення елементів нано- і мікрорельєфу, структуривання ґрунту, перерозподіл вологи, міграція хімічних елементів, збагачення верхніх шарів легко розчинними сполуками, утворення своєрідних середовищ для існування педозооти
		Розпушувальний	Перемішування верхніх шарів ґрунту, переміщення гумусу в більш глибинні горизонти, перемішування ґрунту з підстилкою, ексекреціями, рослинністю. Прискорення процесу мінералізації, підвищення ступеня біологічної активності ґрунтів, перебудова функціональних груп ґрунтової фауни
		Плайовий	Ущільнення ґрунтового покриву, зменшення аерації, перерозподіл вологи у ґрунті, зниження водопроникності, мацерація трав'яного покриву і підстилки, зміни біологічної активності ґрунтів
	Витоптувальний	Стадно-перемісний	Порушення підстилки і ґрунтового покриву. Посилення процесів вивітрювання і ерозії, ущільнення ґрунту
		Скопищний	Ущільнення і руйнування ґрунту, знищення трав'яного покриву, накопичення трофометаболітів
		Лігвіщний, лігвовий	Порушення підстилки, незначе ущільнення верхнього шару ґрунту, зниження інтенсивності хімічних процесів. Надходження у ґрунт виділень шкірних покривів тварин

Продовження таблиці 1

Тип середовищевірної діяльності	Клас діяльності	Вид діяльності	Головні форми участі в утворенні та перетворенні середовища
Конструктивний	Будівний	Гніздобудівний	Переміщення рослинного і тваринного матеріалу, утворення механізмів, міжкосистемних і мікларцеллярних зв'язків, інформацийна роль, утворення специфічного середовища для існування багатьох видів тварин
Конструктивний	Деструктивно-створювальний	Грунтокамеробудівний Грунтодеструктивний Дереводеструктивний	Утворення підземних камер різного призначення – гніздових і кормових комор. Концентрація значної кількості фітомаси. Репродукційна роль. Утворення середовища для значної кількості видів пелотофауни Порушення верхніх шарів ґрунту і підстилки. Знищення значної кількості ризосфери. Сприяння лісовідновленню і відтворенню трав'яної рослинності. Формування фізичних і хімічних властивостей ґрунтів Порушення внутрішньої частини рослини, знищення камбіального шару. Послаблення продукційного процесу, прискорення випаду деревостану і чагарнику
Міграційний	Трансмсивно-епізootийний	Дуплостворювальний Трансмсивно-паразитарний	Утворення широкої мережі дупел, які використовуються як сворідні середовища для репродукції значної кількості птахів і ссавців, і поселення різних безхребетних і кажанів; загалом сприяє збільшенню біорізноманіття Поширення паразитарних організмів. Перенесення різних екто- і ендopазитів на значні відстані і утворення паразитарних зв'язків між континентами
		Трансмсивно-інфекційний	Поширення інфекційних хвороб. Трансконтинентальне перенесення загрозливих в епізоотічному відношенні вірусів

3. КЛАСИФІКАЦІЯ СЕРЕДОВИЩЕТВІРНОЇ ДІЯЛЬНОСТІ Й УЧАСТІ ТВАРИН У ФУНКЦІЯХ ЕКОСИСТЕМ

Закінчення таблиці 1

Тип середовищевірної діяльності	Клас діяльності	Вид діяльності	Головні форми участі в утворенні та перетворенні середовища
Міграційний	Трансмівно-епізотійний	Трансмівно-паразитарний	Поширення паразитарних організмів. Перенесення різних екто- і ендопаразитів на значні відстані і утворення паразитарних зв'язків між континентами
	Трансмівно-розповсюджувальний	Трансмівно-інфекційний	Поширення інфекційних хвороб. Трансконтинентальне перенесення загрозливих в епізотійному відношенні вірусів
		Зоофоричний	Перенесення ікри риби, земноводних і яєць деяких гідробіонтів у різні водні системи в межах континенту і з охолодження різних компонентів. Участь у формуванні біорізноманіття у штучно створених водних системах
	Фітофоричний	Розповсюдження насіння і різних ягід за допомогою зовнішніх покривів і ексреторної функції тварин. Утворення різних рослинних угруповань у різноманітних ландшафтах на значному територіальному просторі.	

великих відстанях водойми, включаючи різні континенти. Так, у водоймах степової зони України з'явилися сонячні окуні, батьківщиною яких є Північна Америка. Другий вид міграційного типу діяльності пов'язаний із розповсюдженням різних паразитарних і вірусних організмів, які створюють міжконтинентальні осередки однотипних масових інфекційних захворювань. Прикладом такого міжконтинентального поширення інфекції є занесення вірусу пташиного грипу H5N1, який викликає великі медичні і соціальні проблеми.

Крім наведеної класифікації існують ще спеціальні класифікаційні системи, пов'язані з якоюсь специфічною функцією тваринних організмів чи окремих груп тварин. Серед таких окремих класифікацій відома розробка В. Л. Булахова (1973), присвячена систематизації середовищевірної діяльності хребетних тварин у лісових біогеоценозах, і О. Є. Пахомова (1998) – діяльності ссавців у ґрунтотвірних процесах.

Загальна схема класифікації середовищевірної діяльності тварин з деталізацією всіх її особливостей показана в таблиці 1.

3.3. Класифікація участі тварин у функціях екосистем

Середовищевірна діяльність тварин є екологічним фундаментом, який зумовлює участь тваринних організмів у функціонуванні як екосистем, так і всієї біосфери. Вплив різних типів такої діяльності тварин на формування блоків систем, компонентів і елементів, які виконують різноманітну біогеоценологічну роботу, являє собою основу для систематики участі зооелементів у функціональних проявах системи. Найбільш дієвою силою, яка, з одного боку, забезпечує умови існування виду, а з іншого – зумовлює майже всі функціональні прояви системи, є трофічний тип. Цей тип охоплює всі види тваринних угруповань і є найбільш масовим. Споживча діяльність фауністичних угруповань сприяє формуванню восьми типів функціонального процесу в системі (продукційний, захисний, енергетичний, кругообіговий, зв'язкотвірний, розподільний, ремедіаційний, епізоотичний); видільна – чотирьох (продуктивний, захисний, кругообіговий, ґрунтотвірний). Серед механічного типу середовищевірної діяльності найбільш впливовим є рийний клас впливу. Він здійснюється різними ґрунтовими екологічними формами тварин різних систематичних груп, які свої трофічні і локомоторні функції проявляють рийною ді-

Таблиця 2

Класифікація участі тварин у функціонуванні екосистем

Основні типи функціонального процесу	Види участі тварин у прояві функцій системами	За рахунок якої середовищевірної діяльності
Продукційний	Сприяння утворенню первинної продукції	Форична діяльність
	Утворення вторинної продукції	Споживча діяльність трофічного типу
	Утворення кормової бази для зоофагів	Споживча діяльність трофічного типу
	Інтенсифікація продуктивності автотрофів	Видільна діяльність трофічного типу; рийна діяльність механічного типу
	Запліднення автотрофної частини системи (опилення)	Споживчий і форичний вид діяльності трофічного типу
Відтворювальний (репродукційний)	Генеративне розмноження автотрофів	Стадно-перемісна діяльність механічного типу і зоофорична – міграційного типу
	Хімічна стратифікація насіння автотрофів	Споживча і видільна діяльність трофічного типу
	Вегетативне розмноження автотрофів	Трофічна діяльність. Рийна і вигоптувальна діяльність механічного типу
	Утворення умов для розмноження гетеротрофної частини системи	Конструктивна і рийна діяльність

Продовження таблиці 2

Основні типи функціонального процесу	Види участі тварин у прояві функцій системами	За рахунок якої середовищевірної діяльності
Кругообіговий	Інтенсифікація біологічного кругообігу речовин	Видільна діяльність трофічного типу, пронизуючий і виносний види рийної діяльності
	Інтенсифікація геологічного кругообігу речовин	Пронизуючий і виносний види рийної діяльності
Енергетичний	Захист редуційного блоку системи	Споживча і вилучна діяльність консументів другого трофічного рівня
	Захист відтворювальної функції автотрофів	Рийна діяльність механічного типу
	Трансформація біотичної енергії в системі	Трофічний тип діяльності
	Участь у загальному енергетичному потоці в системі	Трофічний тип діяльності
Захисний (гомеостатичний)	Захист автотрофного компонента системи	Споживча і вилучна діяльність трофічного типу консументів другого трофічного рівня
	Захист гетеротрофного компонента системи	Споживча і вилучна діяльність консументів третього трофічного рівня

Продовження таблиці 2

Основні типи функціонального процесу	Види участі тварин у прояві функцій системами	За рахунок якої середовищевірної діяльності
Розподільний	Внутрішньосистемний розподіл органічної речовини	Трофічний тип діяльності, стандартно-перемінний вид механічного типу діяльності, будівний вид конструктивного типу діяльності
Розподільний	Міжкосистемний розподіл органічної речовини	Трофічний тип діяльності, стандартно-перемінний вид механічного типу діяльності, будівний вид конструктивного типу діяльності, зоофоричний і фітофоричний види міграційного типу діяльності
	Формування консортивних зв'язків	Трофічний і конструктивний типи діяльності, топічний розподіл зоокомпонентів
Зв'язкотвірний	Утворення синузальних і парцелярних біотичних зв'язків	Трофічний і конструктивний типи діяльності
	Біогеоценологічні зв'язки	Всі види середовищевірної діяльності
	Міжкосистемні зв'язки	Трофічний, конструктивний і міграційний типи діяльності
	Трансконтинентальні зв'язки	Трансмівно-розповсюджувальна діяльність міграційного типу

Основні типи функціонального процесу	Види участі тварин у прояві функцій системами	За рахунок якої середовищевірної діяльності	
Грунтовірний	Формування нано- і мікрорельєфу	Виносний вид рийної діяльності	
	Формування фізичних умов ґрунтоутворення	Всі види рийної діяльності, видільна (мегаболічна) діяльність	
	Міграція хімічних елементів	Виносний вид рийної діяльності	
	Формування хімічних умов ґрунтоутворення	Всі види рийної діяльності, видільна діяльність	
	Гумусоутворення	Рийна і видільна діяльність	
	Розсолонення ґрунтів	Проникна і видільна діяльність	
	Формування біологічної активності ґрунтів	Рийна, витоптувальна і видільна діяльність	
	Мінералізація підстилки, збагачення ґрунтів на поживні речовини	Розпушувальна, рийна і видільна діяльність	
	Ремедіаційний	Формування вторинних екосистем на відпрацьованих землях	Трофічна і рийна діяльність
		Зоохорія	Трофічний і міграційний тип діяльності
Відновлення біорізноманіття ґрунтового блоку		Рийний тип і ескреторний вид трофічного типу діяльності	
Епізоотійний	Паразитарні захворювання тварин і рослин	Трансмівсивно-паразитарний вид міграційного типу	
	Інфекційні захворювання тварин і рослин	Трансмівсивно-інфекційний вид міграційного типу	

яльність, що забезпечує продуктивний, ґрунтотвірний, захисний, ремедіаційний і всі види кругообігу. Серед витоптувальної діяльності значну роль відіграє стадно-перемісна і скопишна, яка посилює дію трофічної і особливо видільної діяльності і зоохорії, забезпечуючи розподільну, зв'язкотвірну і репродуктивні функції системи. Конструктивний тип діяльності пов'язаний із зв'язкотвірною і розподільною функціями і створенням топічного середовища для багатьох тваринних організмів. Міграційний тип перш за все відіграє значну роль у формуванні шляхів циркуляції і розповсюдження паразитарних та інфекційних захворювань.

Всі види участі тварин у функціональній системі можна відобразити класифікаційною схемою (табл. 2).

Наведена класифікація різних видів, класів і типів середовищетвірної чи середовищеперетворювальної діяльності тварин, яка в кінцевому підсумку трансформується на прояви різних функцій екосистем, свідчить про спорідненість виклику середовищетвірної функції в організаційній структурі систем на дію різних екологічних і систематичних груп тварин.

ФУНКЦІОНАЛЬНА РОЛЬ ТВАРИН У КРУГООБІГУ РЕЧОВИН

4.1. Роль тварин у біологічному кругообігу речовин

Усі компоненти пов'язані постійним обміном речовин і енергією з навколишнім середовищем. Поряд з утворенням живої речовини і акумуляцією енергії в біосфері постійно і повсюдно відбуваються і протилежні процеси – руйнування складних органічних речовин, сполук та їх перетворення на прості мінеральні: вуглекислий газ, воду, аміак, різні солі тощо. Існування біосфери зумовлюється безперервним кругообігом речовин. Процеси синтезу та розпаду живої речовини не відбуваються один без іншого, вони протікають тільки за наявності єдиного біологічного кругообігу атомів.

Енергетичною основою існування біологічних кругообігів на Землі і їх початковою ланкою є процес фотосинтезу. В ході цього процесу запасється величезна кількість сонячної енергії, перетвореної на потенціальну хімічну енергію органічних речовин. Решта життєвих процесів зумовлюється її використанням і розподілом. Завершуються вони окисленням і мінералізацією органічних речовин, деструкцією та перетворенням на тепло енергії, акумульованої в хімічних зв'язках цих речовин.

Біологічні кругообіги не є замкнутими. Кожен новий цикл кругообігу того чи іншого елемента чи сполуки не є точним повторенням попереднього. В історичному плані частина процесів мала незворотний характер, в результаті чого відбувалося утворення і накопичення біогенних опадів, збільшення кисню в атмосфері і т. п. Жива речовина є рушійною силою кругообігу речовин і основою розвитку біосфери Землі.

Кругообіг води. Вода як хімічна речовина найбільше поширена в біосфері і є не тільки середовищем для багатьох організмів, а й дуже важливою складовою частиною тіла всіх живих істот. У процесі фотосинтезу вода постачає водень для будівництва відновлених багатих енергією органічних сполук. Джерелом кисню, що виділяється

в процесі фотосинтезу, також є молекули води. В той же час при протилежному процесі – диханні – відбувається новоутворення молекул води. За час існування життя на Землі вся вільна вода гідросфери пройшла декілька циклів розкладу в процесі фотосинтезу і регенерації в дихальній системі всіх живих організмів. Однак, незважаючи на величезне значення води у всіх життєвих процесах, які відбуваються в біосфері, жива речовина на певному відрізку часу не відіграє визначної ролі у великому кругообігу води на земній кулі. Рушійною силою цього кругообігу є енергія сонця, яка через випаровування та конденсацію у хмарах переноситься вітром та при охолодженні випадає у вигляді опадів.

Випаровування і опади врівноважують одне одного, а загальний баланс між континентами та океанами підтримується річковим стоком. Але якщо у великому кругообігу води на Землі жива речовина не відіграє помітної ролі, то в межах ландшафтних зон, окремих біогеоценозів рослинність суходолу за участі середовищетвірної діяльності тварин значно впливає на ряд фаз цього процесу. Опади, які потрапляють на рослинний покрив, частково затримуються і скоріше випаровуються в атмосферу. Волога, яка дістається ґрунту, частково приєднується до поверхневого стоку, частково поглинається ґрунтом. Залежно від фізичних властивостей і вмісту гумусу, які визначаються вологоємністю ґрунту, суша здатна поглинути деяку кількість води. Інфільтрація атмосферних опадів у ґрунтові води залежить не тільки від типів ґрунту і особливостей гірських порід, а й від особливостей рослинного покриву і діяльності великої кількості тварин-ґрунторіїв. Вода, яка затримується у ґрунті, може випаровуватися з її поверхні, або після поглинання її корінням рослин, транспіруватися в атмосферу через листя.

На затримку чи більш глибоке проникнення води у ґрунт певний вплив здійснюють тваринні організми. Широка мережа нір, що пронизують ґрунт, пустоти, що утворюються в ґрунті тваринами, а також поверхневе рихлення ґрунту, утворення викидів сприяють як збільшенню кількості води у ґрунті через її проникнення в більш глибокі горизонти, так і сповільненню процесу випаровування. Так, у різних типах ґрунтів, завдяки діяльності ґрунторіїв, випаровування води сповільнюється на 1,6 – 23,0 %. Екскреторна діяльність через інтенсифікацію гумусоутворення сприяє затримці води на 1,7 – 11,0 %. Затримка води у ґрунті створює додаткові умови для продовження транспіраційних процесів рослинністю в аридних зонах у критичні посушливі роки. Загальна схема кругообігу води наведена на рисунку 15.

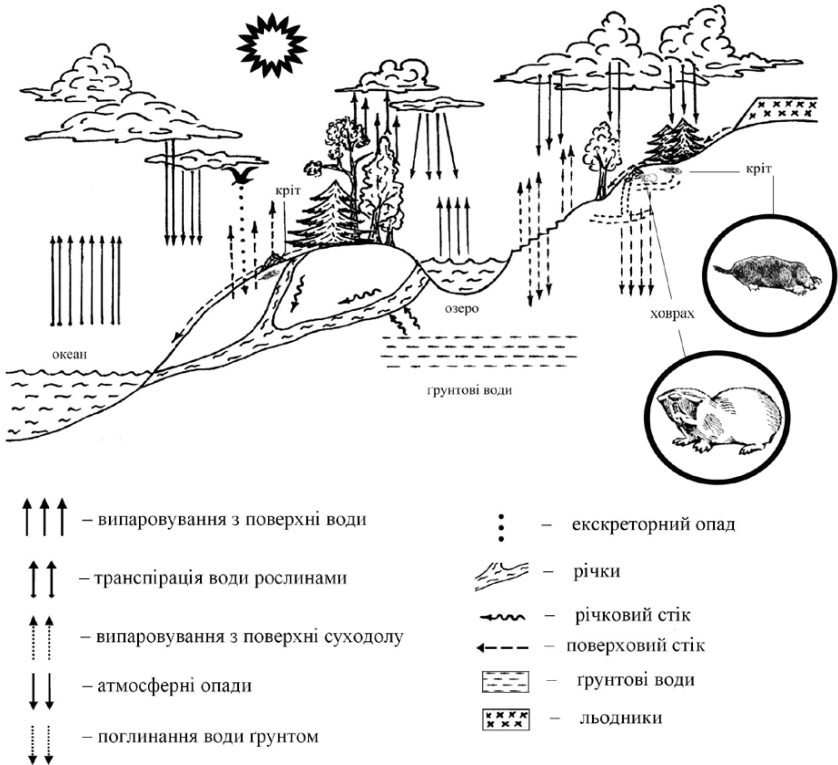


Рис. 15. Схема кругообігу води

Кругообіг вуглецю. Вуглець є хімічним елементом, властивостями і особливостями якого, в основному, визначається вся різноманітність органічних речовин, фізіолого-біохімічних процесів і різних життєвих форм на Землі. Його вміст у різних живих організмах складає до 45 % від сухої біомаси. Разом з геологічними процесами та техногенезом у кругообігу вуглецю бере участь вся жива речовина, яка є основою кругообігу органічної речовини і всього вуглецю на Землі (рис. 16).

Кругообіг вуглецю підтримується, в основному, завдяки фотосинтезу наземних рослин і океанічного планктону. Поглинаючи вуглекислоту, рослини за допомогою енергії сонця використовують її для створення первинних продуктів фотосинтезу. В процесі життєдіяльності

частина синтезованої органічної речовини витрачається на дихання, внаслідок чого частина поглинутої при фотосинтезі вуглекислоти виділяється в атмосферу. Таким чином, фототрофами утворюється локальний, кількісно не пов'язаний цикл обігу вуглецю. В наземних екосистемах головним джерелом CO_2 є ґрунтово-підстилковий.

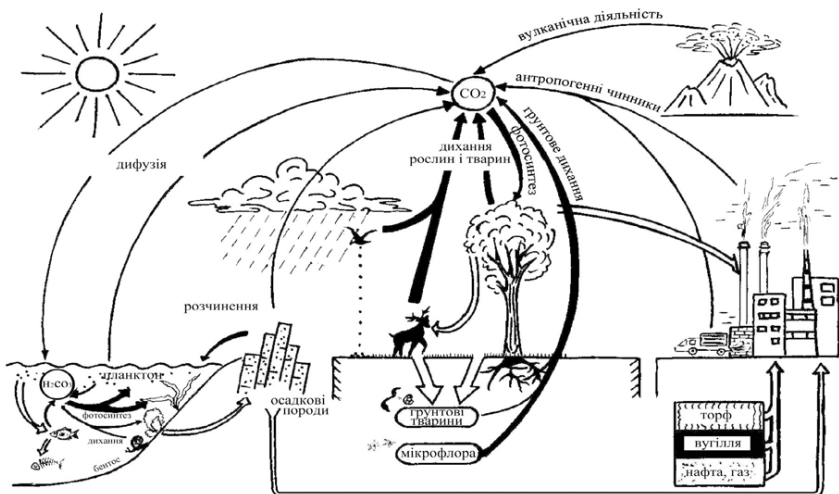


Рис. 16. Схема кругообігу вуглецю

(зменшення пунктирних ліній означає затримання випаровування, збільшення – зростання коефіцієнтів поглинання води ґрунтами під дією рийних тварин або екскреторного опад)

Значна частина первинної продукції споживається різними тваринами – фітофагами і по трофічних ланцюгах, перетворюючись на вторинну, забезпечує існування решти консументів другого, третього, четвертого порядків. Тварини й організми кожного трофічного рівня, які використовують енергію, що міститься в речовинах тіла кормового об'єкта, виділяють в атмосферу вуглекислий газ, який утворюється у процесі дихання.

Відмерлі рослини, ґрунт і екскреції тварин стають їжею для численних гетеротрофних організмів. Всі ці організми, які мешкають здебільшого у ґрунті, в процесі життєдіяльності також виділяють вугле-

кислий газ, утворюючи так зване «грунтове дихання». Так, екскреції ссавців у різних лісових екосистемах в місцях їх надходження збільшують інтенсивність «грунтового дихання» на 28,2 – 128 %. Рийна й екскреторна діяльність тварин, сприяючи прискоренню деструкції органічної речовини, інтенсифікує «грунтове дихання». Тільки комплекс рийних ссавців збільшує кількість виділюваного ґрунтом CO_2 на 33,2 – 199,6 %. Тварини, які живляться зеленими частинами рослин, змінюючи співвідношення біомаси коріння, що продукує вуглекислоту, і надземних частин, асимілюючи її, зумовлюють підвищення концентрації CO_2 у приземному шарі повітря. Загалом на долю тваринних організмів у наземних системах припадає до 2 – 3 % сумарного потоку вуглецю.

Кругообіг вуглецю в океані відрізняється від кругообігу на суходолі. Різниця зумовлена особливостями як середовища, так і мешкання тут водних організмів. Продукція фітопланктону стримується низьким вмістом необхідних елементів мінерального живлення. У зв'язку з цим фітопланктон не утворює значних запасів біомаси, на відміну від біомаси, створеної рослинністю в наземних умовах. Тому кількісне проходження вуглецю через фотосинтетичну ланку трофічного ланцюга, утвореного фітопланктоном, незначне. У зв'язку зі зменшенням загальної біомаси консументів різного трофічного рівня різко знижується їх частка в кругообігу вуглецю океану. Мертві організми при опусканні на дно океану поїдаються нектоном і розкладаються мікроорганізмами, стають їжею бентосу і, в деяких випадках, виключаються з кругообігу.

Океан і атмосфера тісно пов'язані між собою інтенсивним обміном вуглекислого газу. Тут велике значення має велика буферна місткість вод океану, пов'язана з вугільною кислотою та її солями (карбонатами), що є своєрідним депо вуглекислоти, пов'язаної з атмосферою через дифузії CO_2 в обох напрямках.

Значна частка в постачанні вуглекислого газу в атмосферу належить геологічним (вулканічна діяльність) і антропогенним і, особливо, техногенним чинникам. При спалюванні торфу, вугілля, нафти додатково в атмосферу надходить приблизно 13 % вуглекислого газу.

Вплив тварин на кругообіг кисню. Земля є єдиною планетою Сонячної системи, в атмосфері якої міститься значна кількість вільного кисню. Вільний кисень – необхідна умова існування переважної більшості живих організмів, але і сам кисень є продуктом жит-

тя. Увесь атмосферний кисень і значна частка «викопного» кисню осадових порід має фотосинтетичне походження. Кількість вільного кисню, що утворюється під дією ультрафіолетових променів за рахунок небіологічного фотолізу парів води, складає лише тисячну частку відсотків від постачуваного фотосинтезу.

Рослинний світ біосфери щорічно виділяє у процесі фотосинтезу близько 430 – 470 млрд. т кисню. В сучасний геологічний період увесь кисень атмосфери проходить через живі організми приблизно через 2 000 років.

Поява автотрофних організмів і вироблення у процесі їх фотосинтезу кисню є основою головних шляхів розвитку життя і еволюції всієї біосфери. Життєдіяльність раніше існуючих гетеротрофних організмів на перших етапах розвитку життя, очевидно, підтримувалась за рахунок бродіння органічних сполук, які утворилися хімічним шляхом у первинному Світовому океані. В сучасний період наявність вільного кисню в атмосфері і гідросфері є обов'язковою умовою існування життя на планеті. Він входить у всі біологічні сполуки, бере участь у величезній кількості біохімічних реакцій окислення органічних речовин, що забезпечує енергією всі процеси життєдіяльності.

У живій речовині в розрахунку на сиру масу кисень складає до 70 %. Його кругообіг досить складний. Головні напрямки цього кругообігу – утворення вільного кисню при фотосинтезі і його поглинання в процесі дихання живими організмами (рис. 17, 18). Крім цього, фотосинтетичний кисень бере участь в утворенні озонового шару, окисленні окису вуглецю, який надходить внаслідок вулканічної діяльності, в накопиченні сульфатних осадкових порід тощо. В останній період на кругообіг кисню значний вплив здійснює антропогенний чинник. На технологічні процеси людина щорічно потребує близько 10^{10} т молекулярного кисню.

Поглинання кисню із довкілля здійснюється всією поверхнею тіла тварин, або відбувається в спеціальних органах дихання – легенях, зябрах, трахеях тощо, але обов'язково через водну плівку.

Одержання, транспортування і віддача кисню окремими органами, тканинами і клітинами здійснюється кровоносною системою за допомогою кров'яних пігментів і у більшості тварин із залізом гемоглобіну, у членистоногих і молюсків залізо замінене міддю (гемоціаніни), а у тунікат – ванадієм. Кисень у тілі тварин забезпечує окисні екзотермічні процеси, в ході яких звільнюються речовини й енергія.

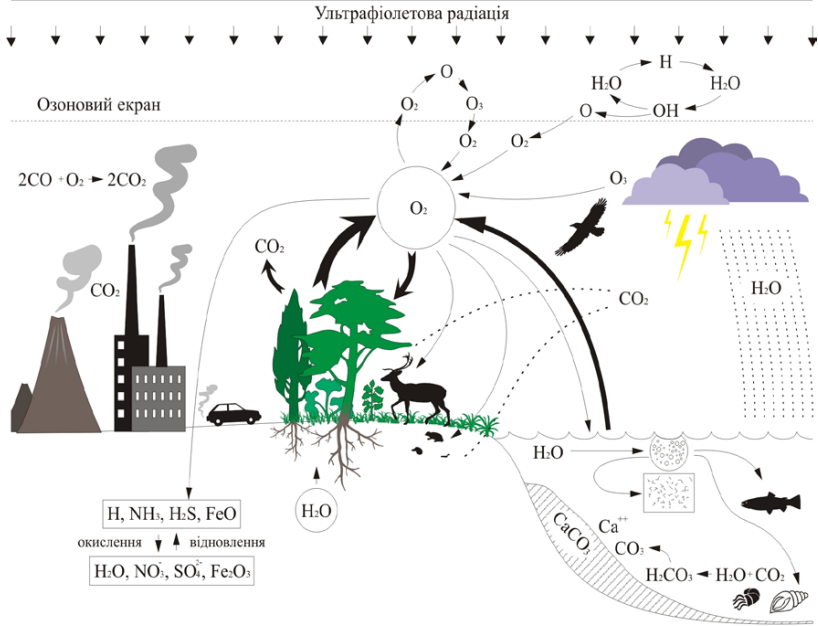


Рис. 17. Загальна схема кругообігу кисню (за Верзіліним та ін., 1976, з доповненнями):



– фітопланктон,



– зоопланктон

Рівень поглинання кисню у різних тварин різних і зумовлений середовищем існування. Поглинання кисню, як показали дослідження (Щербаківа, 1950; Зерова, 1949), зоопланктоном у водних системах складає 17 – 50 мг/л г води за 24 години (при 20 °С), зообентосом – залежно від розмірів від 2,6 (у ктенофори) до 132 (у бокоплава), у риб – 25 – 171 см³/кг ваги за 1 годину. В наземних системах у зв'язку зі зростанням затрат енергії поглинання зростає у земноводних в 2,5 – 7 разів, у плазунів – в 5 – 14, у птахів – в 20 – 25, у ссавців – у 15 – 20 разів. Виходячи із загальних принципів потоку і перерозподілу енергії і затрат кисню на енергетичні процеси і масу тваринних організмів (Одум, 1980), тваринні організми щорічно поглинають близько 560 млн. т кисню. Таким чином, на долю тварин припадає до 10 – 11 % кисню, що утворюється автотрофами. Фактично тваринні організми

виключають частину кисню із загального кругообігу і повертають у вигляді інших речовин (CO_2 та ін.).

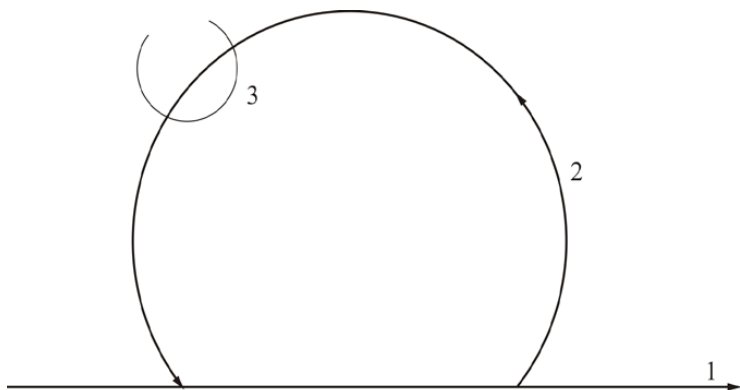


Рис. 18. Схематичне співвідношення споживання кисню тваринними організмами в загальному його кругообігу:

1 – загальний потік атмосферного кисню, 2 – фотосинтетичний кисень,
3 – кисень, що споживається тваринами

Участь тварин у кругообігу азоту. Азот входить до складу майже всіх живих організмів: білків, нуклеїнових кислот, ліпопротеїдів, ферментів, хлорофілу тощо. Незважаючи на те, що азот в атмосфері складає 79 %, цей елемент є часто дефіцитним для живих організмів. Газоподібна форма азоту в біосфері хімічно малоактивна і не може використовуватися вищими і (більшістю) нижчими рослинами.

Рослини засвоюють азот із ґрунту у вигляді іонів амонію, або нітратних іонів, тобто так званий фіксований азот. До рослин він надходить із двох джерел: 1) із небіологічної фіксації азоту (утворення окислів азоту й аміаку), що виникає у процесі іонізації атмосфери космічними променями і при сильних електричних розрядах під час грози. Амонійний і нітратний азот з атмосферними опадами надходить у ґрунт і водне середовище. За рік на 1 км^2 земної поверхні надходить до 1 т фіксованого азоту; 2) біологічна фіксація азоту здійснюється в основному в біосфері мікроорганізмами – ґрунтовими і тими, що мешкають у симбіозі з вищими рослинами.

За своїми масштабами біологічна фіксація азоту значно перевищує небіологічну. Азотфіксувальні аеробні бактерії (*Azotobacter*), що

вільно мешкають у ґрунті, здатні здійснювати фіксацію молекулярного азоту атмосфери за рахунок енергії, одержаної при окисненні органічних речовин ґрунту в процесі дихання і, в кінцевому рахунку, пов'язуючи його з воднем і виводячи у вигляді аміногрупи ($-\text{NH}_2$). До фіксації азоту здатні і деякі анаеробні бактерії (*Clostridium*). Відмираючи, вони збагачують ґрунт органічним азотом, який і використовується рослинними організмами. В результаті їх діяльності у ґрунт надходить в різних системах від 0,2 до 2,5 т фіксованого азоту на 1 км². Найактивніша біологічна фіксація атмосферного азоту виконується бактеріями, які мешкають у бульбочках бобових рослин (бульбочкові бактерії – *Rhizobium*). Маса фіксованого азоту бульбочковими бактеріями в посівах люцерни, конюшини й інших бобових культур досягає 150 – 400 кг/га за рік (15 – 40 т/км²). До біологічної фіксації азоту здатні, крім згаданих організмів, також і фотосинтезувальні організми (ряд синьо-зелених водоростей та фотосинтезувальні бактерії).

Азот, який засвоюється із ґрунту в нітратній чи амонійній формі, використовується рослинами на побудову всіх необхідних азотумісних органічних сполук організму. Рослини-продуценти постачають у кінцевому підсумку необхідними азотними речовинами (перш за все білковими) увесь тваринний світ. Азотисті речовини до тварин надходять по трофічних ланцюгах. Після відмирання рештки рослин і труп тварин використовуються в складних трофічних ланцюгах біопродуцентів. Кінцевим етапом цих трофічних ланцюгів є діяльність амоніфікуючих мікроорганізмів, які розкладають органічні речовини, що мають азот (амінокислоти, сечовина) з утворенням аміаку. Аміак (у вигляді амонійного іона) може знову надходити в кореневу систему рослин, або бути використаним у процесах нітрофікації. Нітрофікуючі організми є хемосинтетиками, використовують енергію окислення аміаку до нітритів і нітратів. Нітрати знову надходять у кругообіг за допомогою рослин. Особливо багато нітратів утворюється при розкладі екскреторного опадів тварин (рис. 19).

На інтенсивність кругообігу азоту значний вплив здійснюють різні види середовищетвірної діяльності тварин. Рийна і видільна діяльність тварин сприяє збагаченню ґрунту фіксованим азотом у 1,3 – 9,2 раза. Безпосередньо з метаболітами в ґрунт або у водні екосистеми надходить 1,2 – 1,8 г азотних речовин на 100 г метаболітів (у т. ч. за рахунок екскрецій 0,9 – 1,3 г, за рахунок сечі – 0,25 – 0,5 г). В той же час метаболіти і рийна діяльність ґрунтових тварин, збільшуючи кількість редуцентної мікрофлори, сприяють прискореному утворенню фіксо-

ваного азоту. Тільки за рахунок прискорення мінералізаційного процесу додатково надходить у ґрунт різних лісових екосистем степової зони від 2 до 18 кг/га азоту, який рослинами знову втягується у складний кругообіг.



Рис. 19. Місце тваринних організмів у кругообігу азоту (за Одумом, 1986, з доповненнями):

Тваринні організми виділені рамками

Крім прискорення утворення фіксованого азоту, метаболічний опад і рийна діяльність сприяють інтенсифікації ферментативної активності ґрунтів і накопиченню вільних амінокислот. Під впливом екскрецій протеолітична активність ґрунтів зростає в степових лісах в 1,1 – 5,0 разів, рийної діяльності – в 1,3 – 2,4 раза. Сумарна кількість амінокислот у ґрунті в тих же умовах під впливом рийної діяльності ссавців зростає в 1,2 – 1,7 раза, а під впливом ексреторного опад – в 1,35 – 2,0 рази.

Вуглець, кисень і азот є елементами, які утворюють у біологічних кругообігах газоподібні сполуки. Отже, вони здатні до широкої міграції в атмосфері. Для інших елементів (крім сірки), необхідних для існування живої речовини, в біологічних кругообігах не характерне

утворення газоподібних сполук. Міграції цих елементів відбуваються у вигляді іонів і молекул, розчинених у воді.

Роль тварин у кругообігу фосфору, сірки і неорганічних катіонів. *Фосфор*, який засвоюється рослинами у вигляді іонів (PO_4) або (P_2O_5), бере активну участь у життєдіяльності всіх живих організмів. Він входить до складу АДФ, АТФ, ДНК і РНК, а також до інших важливих біологічних сполук. Кругообіг фосфору в біосфері є незамкнутим. У наземних біогеоценозах фосфор, після поглинання рослинами із ґрунту, по трофічних ланцюгах через рослинні і тваринні організми мігрує в кінцевому підсумку після мінералізації органічних сполук біоредукентами знову у вигляді фосфатів у ґрунт. Основна кількість його знову поглинається кореневою системою рослин, решта вививається з поверхневими стоками із ґрунту у водні системи.

У природних системах часто відчувається нестача фосфору, оскільки в лужному й окисленому середовищі він, як правило, міститься у вигляді практично нерозчинних сполук. Частина фосфатів надходить із гірських порід літосфери у ґрунт, а частина – в гідросферу, де вони, відповідно, використовуються вищими рослинами і фітопланктоном. У Світовому океані відбуваються значні втрати фосфатів із біологічного кругообігу за рахунок відкладів решток рослин і тварин на великих глибинах. У зв'язку з тим, що фосфор може мігрувати лише з водою з літосфери в гідросферу, часткове його повернення в літосферу здійснюється лише біотичним шляхом – споживанням риби морськими птахами і, у вигляді гуано, в наземні системи.

В наземних біогеоценозах кругообіг фосфору має більш виразний характер: у процесі міграції від рослинних організмів до тваринних і після їх відмирання, метаболічних процесів і мінералізації, фосфор повертається знову в ґрунт (рис. 20). На прискорення мінералізації мертвого опадку значний вплив здійснює рийна і видільна діяльність тварин, яка, збільшуючи кількість редуцентних організмів, прискорює кругообіг фосфору в декілька десятків разів. Лише діяльність ссавців тут інтенсифікує кругообіг фосфору в 1,7 – 2,5 рази. В результаті цього прискорення щорічно додатково вводиться фосфор у кругообіг у різних лісових екосистемах степової зони – від 18 до 116 кг/га щорічно. Безпосередньо лише з метаболічним опадом тільки ссавців у ґрунт надходить до 1,5 – 3,5 кг/га фосфатів.

Наведений матеріал свідчить, що тваринні організми відіграють важливу роль у кругообігу фосфору. Це тим важливіше ще й тому, що з усіх елементів мінерального живлення рослин фосфор є дефіцитним.

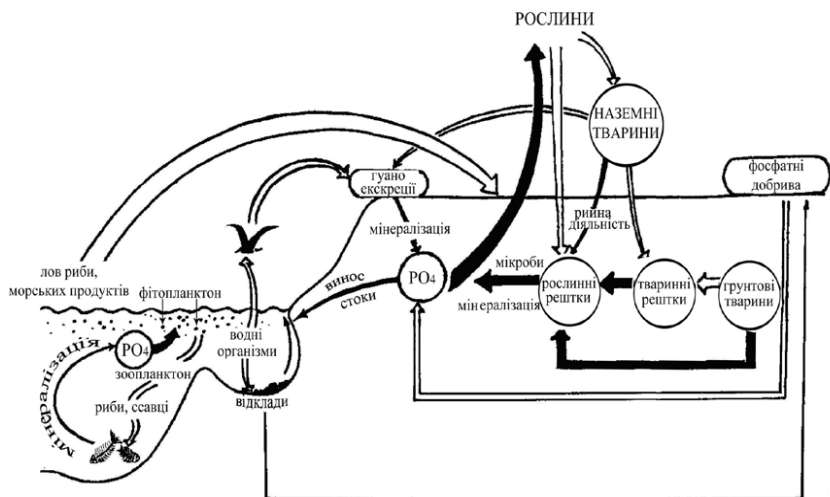


Рис. 20. Місце тваринних організмів у кругообігу фосфору

Значення сірки для живих організмів зумовлене її ухваленням до складу сірковмісних амінокислот (цистину, цистеїну, метіоніну і ряду інших важливих молекул). Вони підтримують трирозмірну структуру білкових молекул. Сірка засвоюється рослинами лише в окисленій формі у вигляді іона SO_4 . В рослинах сірка відновлюється і включається до складу амінокислот у вигляді сульфатгидрильних (-SH) і дисульфідних (-S-S-) груп. Тваринні організми засвоюють і використовують тільки відновлену сірку, яка включена до складу органічних речовин. Після відмирання рослинних і тваринних організмів сірка повертається у ґрунт, де в результаті діяльності численних редуцентів підлягає перетворенню. В аеробних умовах мікроорганізми окислюють органічну сірку до сульфатів. Сульфатні іони абсорбуються коренями рослин і включаються у кругообіг. В анаеробних умовах при розкладі органічних сполучень сірки виникає сірководень (H_2S). Значна кількість H_2S виділяється і в процесі травлення тварин. Сірководень є отрутою для більшості живих організмів. Тому дуже важливий його розклад так званими сульфатредуючими бактеріями (групи сірководних бактерій) до сульфатних іонів. Безкольорові сірководні бакте-

рії є хемосинтетиками і сірководень розкладається до сульфатів. Кольорові (зелені та пурпурні) сіркобактерії використовують сірководень як донора водню для відновлення вуглекислоти. Тіонові бактерії окислюють за рахунок вільного кисню елементарну сірку і повертають її знову в русло біологічного кругообігу (рис. 21).

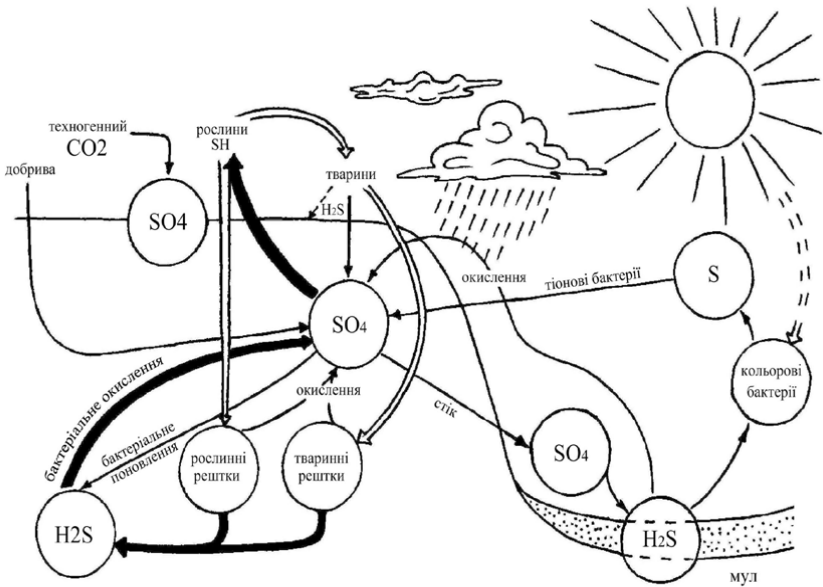


Рис. 21. Місце тваринних організмів у кругообігу сірки

Крім елементів, про які говорилося вище, для здійснення життєвих процесів живими організмами, необхідні й багато інших макро- і мікроелементів. У водному середовищі живі організми необхідні катіони металів одержують безпосередньо із довкілля. На суходолі головним джерелом неорганічних катіонів є ґрунт, у який вони потрапляють у процесі руйнування материнських порід, а в останній період і за рахунок техногенного надходження. В рослинах катіони переміщуються в листя і тканини, а деякі з них (магній, залізо, мідь та ін.) входять до складу біологічно важливих молекул (хлорофіл, ферменти). З трофікою ці елементи надходять у тваринні організми, де беруть участь у підтримці колоїдних властивостей протоплазми клітин і виконують різні функції.

При відмиранні живих організмів (рослин і тварин) неорганічні катіони у процесі мінералізації органічних речовин повертаються в ґрунт. На кругообіг цих елементів великий вплив здійснює так званий процес вилугування і винесення катіонів металів із дощовими водами. Особливо інтенсивно цей процес відбувається у вологих районах жаркого поясу. В помірних широтах у зв'язку з потужним шаром гумусу і меншою кількістю опадів вилугування відбувається значно повільніше. На сповільнення вилугування в цих широтах значний опосередкований вплив здійснюють тварини через рийну та екскреторну діяльність.

Ці види середовищевірної діяльності сприяють інтенсифікації і накопиченню у ґрунті гумусу, який безпосередньо і спонукає сповільнення. Так, у ґрунтах степових лісів тварини таким чином сповільнюють процес вилугування на 10–32 %. Крім того, рийна проникна діяльність щорічно сприяє залученню в кругообіг міді, заліза, марганцю, цинку, відповідно: 0,11 – 0,60; 1,5 – 25,0; 0,2 – 2,6; 90,5 – 12,4; 0,04 – 0,09 кг/га.

Біологічні кругообіги, які відбуваються в біосфері, дуже складні. Багато механізмів цих кругообігів і їх вплив на різні біотичні процеси в повній мірі ще не визначені. Всі кругообіги тісно пов'язані між собою і утворюють складну неподільну систему – єдиний біологічний кругообіг речовин у біосфері і загалом на планеті. Цей єдиний біологічний кругообіг повністю охоплює всю біосферу і виходить за її межі.

В ньому беруть участь речовини із атмосфери, літосфери, гідросфери, які часто перебувають за межами самої біосфери. На роль тваринних організмів у різних екосистемах і біогеографічних зонах в біологічному кругообігу припадає десь від 2 до 10 %.

4.2. Роль тварин у геологічному кругообігу речовин

Згідно з даними сучасного періоду, щорічно в результаті дії автоτροφів і гетеротрофів на земній кулі утворюється до 17×10^{10} т органічних речовин. Порівняно з усією біосферою це мала частка. Однак за весь час існування біосфери згідно з В. А. Успенським (1962) вона складає 4×10^{19} т, або в обсязі – 4×10^{10} км³, що в 30 разів перевищує обсяги сучасного Світового океану. При рівномірному розподілі органічної маси по поверхні земної кулі утворений з неї шар досягав би 80 км, тобто був більш потужним, ніж сама земна кора. Тому природно, що геохімічний вплив на речовину Землі такої маси живої речо-

вини дуже вагомий. В. І. Вернадський (1926) писав: «...на земній поверхні немає хімічної сили, більш постійно діючої, а тому більш потужної за своїми кінцевими наслідками, ніж живі організми, узяті в цілому. У загальному впливі біомаси на геологічні процеси значна роль належить тваринним організмам».

Роль тварин в ерозійному процесі. Ступінь розвитку рослинного покриву на суходолі є впливовим чинником в ерозійному процесі і перенесенні речовини на поверхні землі. Перш за все рослинний покрив попереджує і значно зменшує ці явища на суходолі. Вітри у відкритих місцевостях переносять масу ґрунту, особливо піщаного. Опали в місцях без рослинного покриву сприяють інтенсифікації ерозії ґрунтів. Навпаки, в місцях із суцільним рослинним покривом ці процеси майже не виражені. Таким чином, фактори, які сприяють збереженню рослинного покриву, сприяють сповільненню небажаних руйнівних процесів. Наприклад, у степовій зоні на основі збереження автотрофних організмів через складний трофічний ланцюг весь комплекс тваринних організмів у кінцевому підсумку зберігає до 2 – 10 % рослинного покриву. Таким чином, тварини опосередковано впливають на сповільнення ерозійного процесу і перенесенню матеріалу ґрунтів на значні відстані і значною мірою перешкоджають утворенню пилових бур. Таким же чином рослинний покрив значно сприяє водоутриманню.

У той же час деякі види середовищевірної діяльності тваринних організмів сприяють ерозійному процесу і вивітрюванню мінералів. Рийна діяльність ссавців (ондатра, нутрія) і птахів-норників (особливо бджолоїдки і ластівки берегової) в умовах річок, озер і водосховищ сприяє абразії берегової зони (рис. 22) і винесенню ґрунту і мінералів у водні екосистеми або інтенсифікує руйнування схилів ярів. Так, в умовах малих річок степової зони України виноситься до 36,6 тис. м³ ґрунту (Булахов, Мясоедова, 1978). У складі винесеного ґрунту спостерігається значна частина не вивітрених первинних матеріалів. Берегова зона послаблюється і в результаті, за підмиву течією, особливо в період повені, щорічно обрушується маса ґрунту до 0,1 – 0,2 м, що в сотні разів перевищує безпосереднє винесення ґрунту птахами.

Рийна діяльність ссавців на схилах балок і байрачних дібров також виступає початковою ланкою ерозійного процесу. Деякою мірою ерозію ґрунтів спричинюють макроамалії (крупні ссавці – ратичні, слони, бегемоти та ін.) через витоштування. Руйнуючи підстилку і по-

верхневий шар ґрунту, тварини, особливо при стадно-перемісних діях, утворюють умови для початкового ерозійного процесу, який посилюється поверховими стоками.

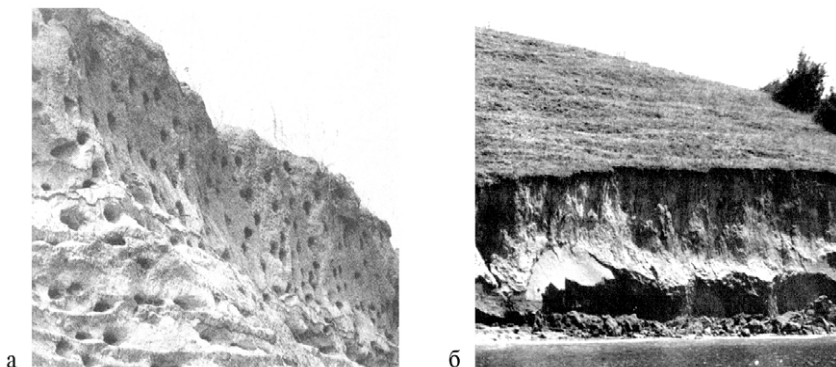


Рис. 22. Колонія ластівки берегової на обривистому березі річки (а) та вплив її рийної діяльності на абразію берегової зони (б)

Роль тварин у процесах вивітрювання. Вивітрювання – важливий геологічний процес, без якого неможливе осадове породоутворення. Процес вивітрювання складає основу першого і необхідного етапу седиментогенезу – мобілізації речовин у місцях руйнування на суходолі. Під вивітрюванням слід розуміти процес змін і руйнування гірських порід і мінералів на поверхні землі під дією фізичних, хімічних і біологічних чинників. У глибинних умовах тваринні організми ніяк не впливали на мінералоутворення. В той же час на поверхні дія тварин і продуктів їх життєдіяльності впливає на процеси змін мінералів і їх перерозподіл і проявляється чітко. Органічний світ за час тривалої еволюції виробив діючі механізми посилення процесу вивітрювання.

По суті всі кругообіги речовин, що відбувалися на суші за участі тварин і рослин, тією чи іншою мірою торкалися процесів вивітрювання. Тому найбільш напружено такі процеси відбувалися в ґрунті – в поверхневих шарах земної кори. В сучасний період чисто фізико-хімічне вивітрювання без участі живої речовини не відбувається. Так, усі хімічні процеси в ґрунті відбуваються за допомогою окисно-відновного потенціалу (Eh) і концентрації водневих іонів (рН), які визначаються реакціями фотосинтезу, диханням і середовищтвірною функцією тва-

ринних організмів. Наявність у ґрунтах кислих, нейтральних і лужних середовищ зобов'язана рослинним і тваринним організмам. Показники рН і Eh ґрунту впливають не тільки на швидкість вивітрювання, а й на його спрямованість. Залежно від рН і Eh може мінятися рухомість багатьох елементів. Наприклад, при низьких значеннях рН утворюються сприятливі умови для утворення каоліну, при високих – монтіорилоніту.

Як показують дослідження останніх років, на значення рН вагомий вплив здійснює рийна і видільна діяльність тварин. В окисних умовах залізо переходить у тривалентний стан і втрачає рухомість, накопичується в корі вивітрювання. В умовах відновлюваного середовища залізо переходить у двовалентну форму і легко мігрує за межі зони вивітрювання. Вплив тваринних організмів на процеси вивітрювання включає не тільки хімічні чинники, а й фізичні. Тварини, що мешкають у ґрунті, прокладаючи численні нори, ходи, розпушують землю, поліпшують умови аерації і зволоження, перемішують ґрунтовий матеріал. Маса ґрунтових тварин дуже велика і може досягати 3,5 т/га. В загальній зоомасі всього фауністичного угруповання в різних степових лісах вони складають 85 – 90 %. За рік різними ґрунтовими тваринами (рийні ссавці, земноводні, плазуни, мурахи, черви і багато інших) виноситься на поверхню з більш глибинних горизонтів у різних лісових екосистемах степової зони України до 2,5 – 28 т/га ґрунтового матеріалу, який більш інтенсивно вивітрюється, а винесені мінерали стають доступними для рослинного живлення.

Породотвірна роль тваринних організмів. Жива речовина відіграє важливу роль у відкладах осадового матеріалу й утворенні порід, які складають земну кору. Породоутворення відбувається в деяких випадках більш виразно, в деяких – непомітно. Найчіткіше цей вплив проявляється в існуванні так званих породотвірних тваринних організмів, рештки яких або продукти їх життєдіяльності зберігаються після їх відмирання і складають основну частину гірської породи. Завдяки таким організмам сформувалися величезні маси вапняків і кремнієвих порід. Здебільшого такі породи складаються з решток раковин, скелетів, панцирів тощо. Наприклад, вапнякові скелетні утворення характерні для форамініфер, кишковопорожнинних, голкошкірих, молюсків і багатьох інших. Кремнієвий склад порід представлений радіоляріями. Часто осадовим породам залежно від видів тварин, рештки яких утворили породи, присвоюють назву форамініферний вапняк, брахіоподо-гастроподовий вапняк (рис. 23).



Рис. 23. Роль тваринних організмів в утворенні вапняків:
 а – фораменіферного; б – гастроподового (За Н. М. Верзіліним та ін., 1976)

Геологічними і палеонтологічними дослідженнями встановлено, що між еволюцією тварин і еволюцією біогенного карбонатнакопичення існує пряма залежність. В докембрійський період головну роль у цьому процесі відігравали рослинні угруповання (одноклітинні рослинні організми). Починаючи з ордовіка головна роль в утворенні осадових порід перейшла до тваринних організмів (рис. 24 і 25).

В теперішній час осадові породи, які складаються з тваринних решток, покривають не менше половини дна морів і океанів. Широко представлені вони і в озерних водоймах. Такі, осадові породи трапляються на різних глибинах і в межах усіх кліматичних зон. У мілководних умовах розповсюджені ракушнякові осадові породи, які складаються із раковин різноманітних молюсків. На великих глибинах в екваторіальній зоні поширені радіолярієві шари осадових порід.

Величезна породотвірна роль тваринних організмів проявляється в сучасних рифових утвореннях, представлених, в основному, вапняковими скелетами колоніальних тварин – коралів, а також моховатками та іншими організмами. Так, наприклад, коралові рифи оточують Австралію з північного заходу, утворюючи ланцюжки величезних бар'єрних рифів, і складають тіла океанічних островів – атолів, які іноді сягають ширини до 90 км.

Більша частина створеної тваринами мінеральної речовини перебуває також у вигляді домішок, які містяться в різних кількостях в інших осадових породах. Так, наприклад, сучасні морські піски значною мірою складені з уламків раковин молюсків.

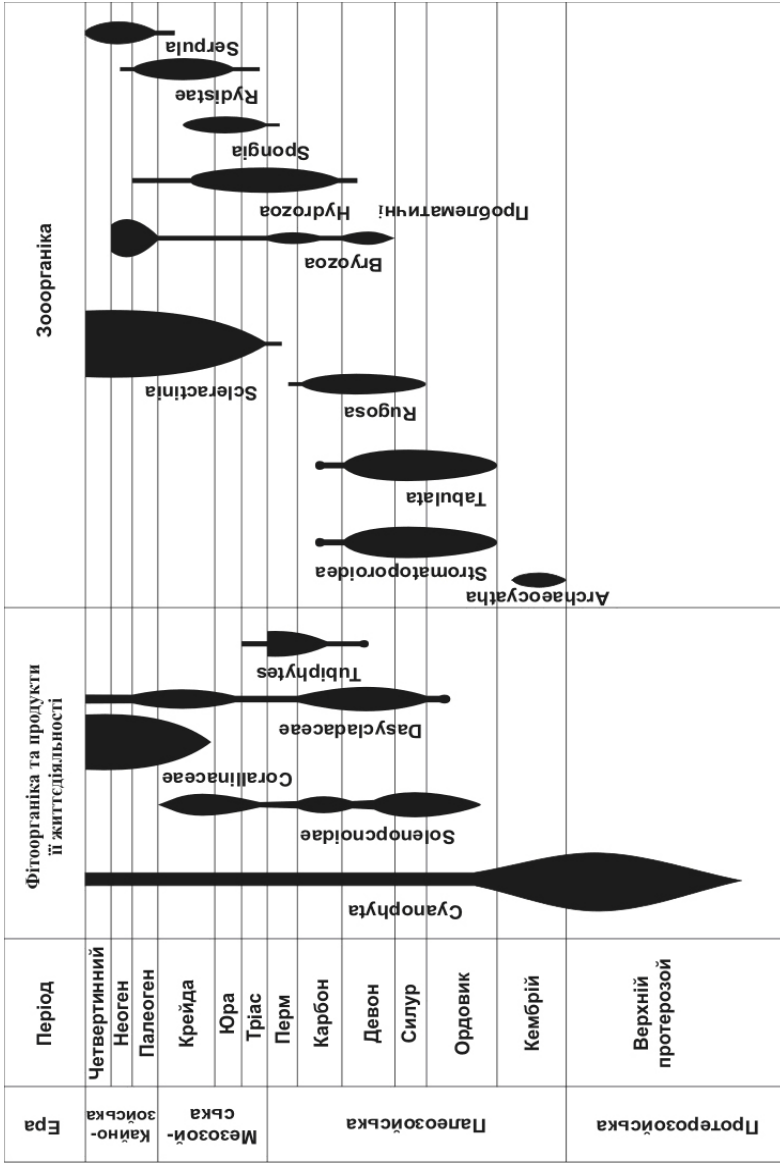


Рис. 24. Схема еволюції головних біотичних «будівників» органічних «будівель» (за Осадчою і Красновим, 1977)

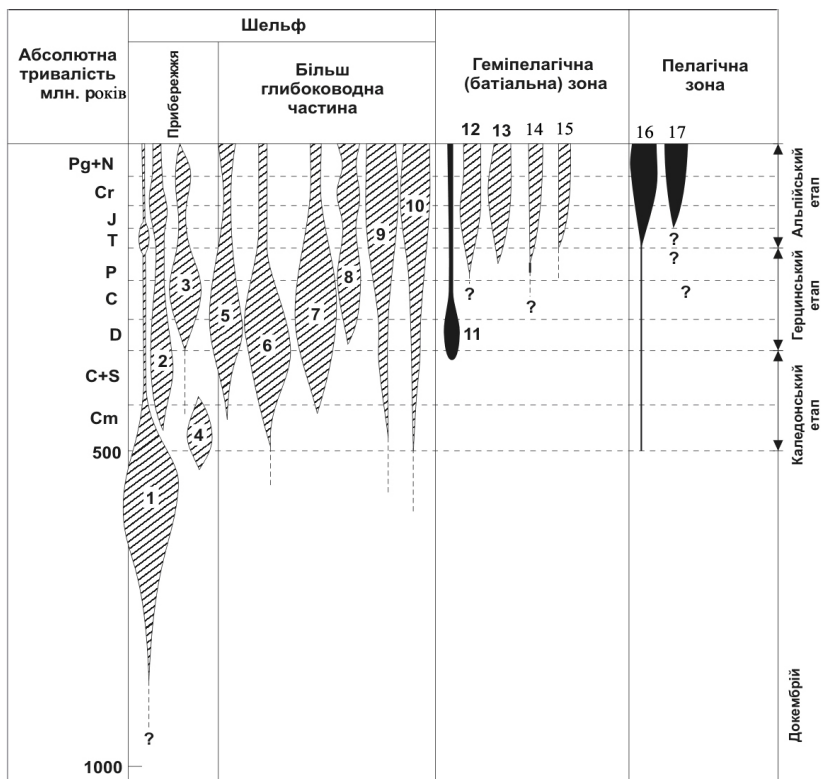


Рис. 25. Еволюція біогенного карбонакопичення (за Страховим, 1949):

1 – вапнякові водорості; 2 – корали; 3 – донні форамініфери; 4 – археоціати; 5 – моховатки; 6 – брахіоподи; 7 – морські лілії; 8 – морські їжаки; 9 – пелециподи; 10 – гастроподи; 11 – птероподи; 12 – глибокі брахіоподи, 13 – морські лілії, 14 – двостулкові молюски; 15 – глибокі морські їжаки; 16 – коклітофориди; 17 – форамініфери

У сучасний період утворення донних відкладів простою хімічною трансформацією розчинних у воді речовин майже не відбувається. Головна маса речовин добувається з води живими організмами, які формують з них скелетні утворення і певною мірою використовують їх для побудови органічних речовин тіла. Після відмирання організмів ці речовини у вигляді тих чи інших сполук надходять в осад. Одні з них є нестійкими і переходять у розчинений стан, інші накопичуються, утворюючи

головну частину осаду, або як домішку в другому осадовому матеріалі, які виникли іншим шляхом. В кінцевому підсумку протягом року породотворення відбувається лише практично біогенним шляхом, у тому числі, здебільшого, зоогенним, і осаджується увесь карбонатний і кремнієвий матеріал, який надходить із суші в розчиненому вигляді.

Тваринні організми також беруть участь у відкладенні і переробці уламкового біогенного і мінерального матеріалу. В цьому відношенні важливе місце посідає так звана біофільтрація. Більшість організмів при добуванні кормових об'єктів відфільтровують величезні маси води, вибираючи поживний матеріал і осаджуючи мінеральні частини. Так, мідіївї колонії на площі всього в 1 м² за добу відфільтровують до 700 – 1 000 т води, осаджуючи при цьому за рік близько 1 – 2 т мінеральних речовин.

Не припиняється вплив тваринних організмів на осадовий матеріал і на дні водоймищ після його відкладення. Великий вплив на осад здійснюють безхребетні, які живляться, осівши на нього, органічними речовинами. Значна частина тут належить так званим ґрунтоїдам, які пропускають через травний тракт великі маси осадів. Наприклад, кільчасті черви-піскожили заглиблюються в осад до 60 см. Цим вони знову вводять мінеральні частки у кругообіг. Іноді за рахунок кальцифікованих екскрецій морських тварин утворюється вторинна маса осадів (копролітові осади). Таку ж роль виконують у наземних системах у ґрунтах дощові черви, які, на думку Ч. Дарвіна, увесь поверхневий шар ґрунту за багато років пропускають через свій кишковик багаторазово.

Таким чином, тваринні організми відігравали величезну роль в історичному плані у формуванні порід Землі, і їм же належить така ж величезна роль і в сучасний період у перетворенні й утворенні різних осадових порід. Процес породотворення тваринними організмами вказує на їх значну роль у геологічному кругообігу на нашій планеті.

РОЛЬ ТВАРИН В ЕНЕРГЕТИЧНОМУ БАЛАНСІ ЕКОСИСТЕМ

Вивчення біоенергетичних процесів дозволяє більш глибоко і більш точно встановити значення різних біотичних елементів у функціонуванні екосистем, визначити їх місце в загальному потоці енергії в системі. Енергетичний обмін гетеротрофних організмів, які в абсолютній більшості представлені тваринами, є об'єктивною характеристикою їх функціонально-біогеоценотичної ролі. Показники сумарного споживання гетеротрофами первинної і вторинної продукції і загального балансу органічної речовини в екосистемах можуть бути визначені лише при енергетичному підході до вивчення трофічної мережі.

Підтримка життєдіяльності організмів і кругообіг речовин в екосистемах можливі лише за рахунок постійного притоку енергії. В кінцевому підсумку все життя на Землі існує за рахунок енергії сонячного випромінювання, яке перетворюється фотосинтезуючими організмами на хімічні зв'язки органічних сполук. Тваринні організми одержують енергію з їжею. Всі живі істоти є об'єктами живлення інших, тобто пов'язані між собою енергетичними відносинами. Трофічні зв'язки в угрупованнях – це механізми передачі енергії від одного організму до іншого. Енергія, яку використовують тварини у трофічних зв'язках, є біотичною.

5.1. Трансформація тваринними організмами біотичної енергії

Вся рослинність планети в середньому використовує 0,1 % сумарної сонячної енергії, яка потрапляє на поверхню нашої планети. Отож коефіцієнт корисної дії первинної живої речовини відносно використання сонячної енергії незначний. Але якщо врахувати ту обставину, що загальний потік сонячної енергії, що досягає планети, складає $6,7 \times 10^{20}$ ккал, то щорічний прибуток енергії планети завдяки живій речовині дуже суттєвий і складає 5×10^{15} ккал. Особливо це відзна-

чалось в історичному просторі нашої планети, коли енергія Сонця за допомогою живої речовини заощаджувалася у вигляді енергетичних надр – торфу, вугілля, газу і т. п. Таким чином, роль живих організмів у перетворенні променистої енергії Сонця на потенціальну енергію земної кори надзвичайно велика.

Яка ж роль тваринних організмів в утворенні біоенергетичного балансу в системах? Для того, щоб утворювати свої тканини, розмножуватися і втілювати в життя етологічні особливості, будь-який тваринний організм повинен одержувати певну кількість енергії, яка використовується на такі потреби:

– на підтримку життя, тобто основний обмін. Ці витрати мають одночасно енергетичний і формотвірний характер, оскільки тканини тіла організму постійно поновлюються протягом життя;

– на рух у просторі. Це витрати на активність. Разом із витратами на підтримку життя вони складають витрати на самозбереження;

– на забезпечення росту шляхом синтезу нової протоплазми;

– на формування репродукційних елементів, необхідних для розмноження (яйця, ембріони) і утворення жирових запасів.

Потік енергії, який проходить через різні трофічні рівні, можна уявити так: первинні продуценти користуються енергією сонячної радіації. Лише незначна частка сонячних променів, які падають на рослини, поглинається хлорофілом. Решта сонячної енергії не використовується. Можливо, дуже мізерна частина її використовується тваринами для обігріву свого тіла чи середовища, що сприяє зменшенню споживання їжі на утворення особистої енергії тепла. Промені, що поглинаються рослинністю, частково розсіюються, а решта йде на синтез органічних речовин. Цю частину називають фотосинтезом, або первинною валовою продуктивністю. Чиста продукція дорівнює валовій продуктивності, за винятком енергії, використаної на дихання. Потік енергії, який перетинає даний трофічний рівень, дорівнює всій енергії, асимільованій цим рівнем, тобто сумою первинної продукції і речовин, затрачених на дихання. Цей потік енергії можна виразити рівнянням:

$$PB = PN + R_1,$$

де PB – первинна валова продукція, PN – чиста продукція, R_1 – речовини, витрачені на процес дихання.

Частина первинної чистої продукції є об'єктами живлення різних фітофагів, які поглинають разом з їжею певну кількість енергії, асимільованої автотрофами при фотосинтезі. Частина первинної чистої

продукції не використовується, утворює фітомасу і в решті-решт стає здобиччю бактерій, грибів і тваринних організмів – сапрофагів. Поглинена тваринами енергія складається із реально асимільованої величини і тієї частини, яка викидається у формі екскрецій і різних виділень. Асимільована тваринами частка енергії складається, з одного боку, з вторинної продукції, з іншого – витратами на дихання. Трансформацію тваринами біотичної енергії, створеної рослинністю, можна виразити рівняннями:

$$I = A_1 + NA_1; A_1 = PS_1 = A_1 - R_2,$$

де I – кількість енергії, яка поглинається тваринами-фітофагами в результаті живлення, A_1 – реально асимільована енергія, NA_1 – частина енергії, яка відшкодовується тваринами у процесі травлення і виділення; PS_1 – вторинна продукція фітофагів; R_2 – витрати на дихання фітофагів.

У подальшому в решті трофічних рівнів (у споживанні зоофагами фітофагів і сапрофагів) процес відбувається аналогічно, крім заміни споживання рослинної маси – тваринною:

$$A_2 = PS_2 + R_3,$$

де A_2 – асимільована енергія вторинної продукції, PS_2 – вторинна продукція зоофагів; R_3 – витрати на дихання зоофагами.

На значному відрізку шляхи кругообігу речовини і енергії збігаються. При цьому в обох випадках системі редуцентів належить вирішальна роль. Вуглець, наприклад, включається у трофічну структуру угруповань шляхом фіксації молекули CO_2 в процесі фотосинтезу. Якщо він увійшов у чисту первинну продукцію, то стає доступним для споживання як компонентів цукру, жирів, білків, або, часто, целюлози. Вуглець проходить такий же шлях, як і енергія, поступово споживаючись, виділяючись з екскреціями і сечовиною, асимілюючись, утворює вторинну продукцію. Коли молекула, яка включає цей вуглець, використовується для здійснювання роботи, її енергія втрачається у вигляді тепла, і вуглець знов надходить в атмосферу у вигляді CO_2 – продукту тканинного дихання. Тут уже шляхи енергії і вуглецю (або інших біогенних елементів) розходяться.

Переходячи у форму теплового руху, енергія вже не може використовуватися живими організмами для здійснення роботи або синтезу біомаси (єдина короткочасна користь від неї – підтримка температури тіла). Це тепло в решті-решт розсіюється в атмосфері. З іншо-

го боку, CO_2 може знову бути зафіксований у ході фотосинтезу автотрофами. Разом з іншими біогенними елементами (азот, фосфор та ін.) він знову доступний у вигляді простих неорганічних сполук, присутніх в атмосфері CO_2 і водних розчинах (нітрат, фосфат та ін.). На рисунку 26 показано зв'язок між потоком енергії і кругообігом речовин.

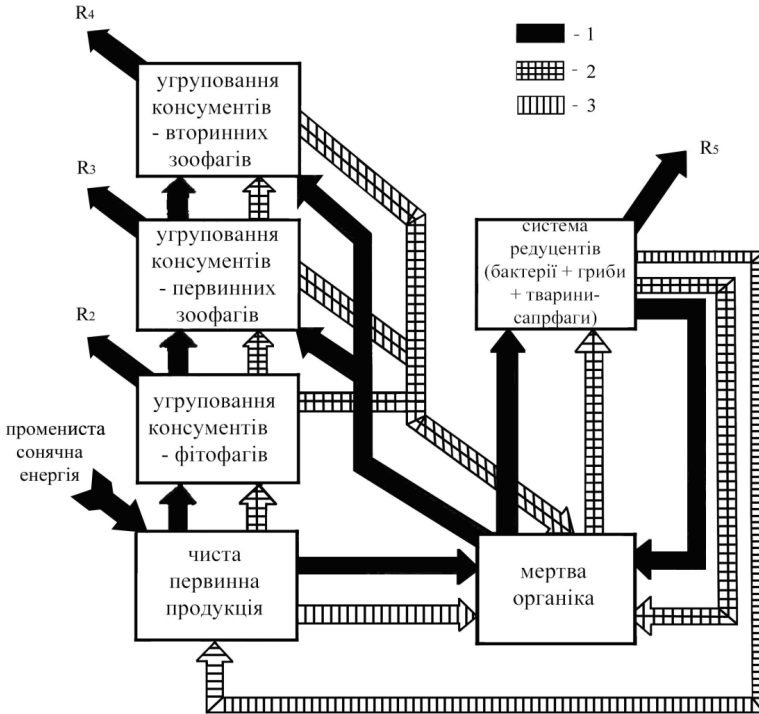


Рис. 26. Діаграма залежності між потоком енергії (1) і кругообігом біогенних елементів, пов'язаних з органічною речовиною (2) та їх вільними неорганічними формами (3):

R2–R5 – витрати на дихання (R1 – витрати на дихання рослинами – наводиться лише чиста продукція автотрофів)

За своєю природою енергія не може передаватися по замкнутому циклу. Для тварин вона доступна у вигляді біотичної енергії, яка асимільована у фітомасі і через трофічні ланцюги проходить через усі трофічні рівні. Витрачаючись потім у вигляді хімічної енергії, вона губиться, перетворюючись більшою частиною на безкорисну тепло-

ту. Хоча між мертвим органічним опадом і системою редуцентів (в тому числі тварин-сапрофагів) енергія може передаватися в обох напрямках, назвати кругообігом цей процес ніяк не можна. Цей процес відображає здатність редуцентів «переробляти» органічну речовину багаторазово, але при цьому кожна кілокалорія енергії використовується тільки один раз. В той же час компоненти біомаси просто міняють молекули, до складу яких, наприклад, уходить нітратний N → білковий N → нітратний N. Вони можуть використовуватися неодноразово і кругообіг – їх характерна особливість.

Таким чином, тварини беруть участь лише в біотичному потоці енергії. При цьому використана енергія, асимільована автотрофами, втрачається при переході з одного трофічного рівня в інший, до 90 – 99 %. Тобто кожен трофічний рівень у системі консументів використовує від 1 до 10 % енергії від попереднього. Р. Даждо (1975) показав, що якщо зелені рослини в середньому поглинають 1 000 ккал/м² сонячної енергії в день, то у тварин-фітофагів акумулюється всього близько 10 ккал, у тканинах первинних зоофагів – 1 ккал, вторинних зоофагів – 0,1 ккал. Доступна кількість їжі настільки скорочується, що чисельність тварин, які належать до вторинних зоофагів, залишається дуже малою.

При споживанні біологічної продукції енергія фізіологічних процесів у організмі тварин кількісно поєднується з енергією споживаної їжі (Вінберг, 1962). Тому кількість їжі, необхідної тваринам для їх життєдіяльності, можна визначити рівнянням залежності енергообміну від ваги тіла з урахуванням температури довкілля, активності тварин, калорійності і коефіцієнтів утилізації кормів. Або за кількісним споживанням їжі можна розрахувати через конкретних тварин рівень трансформації біотичної енергії. Енергетичний обмін у пойкилотермних тварин (безхребетних, риб, земноводних, плазунів) визначається рівнянням (Hemmingsen, 1960):

$$Q = 16,54 \times m^{0,75},$$

де Q – основний обмін в кал/добу при 20 °С, m – вага тварини в кг.

Активний обмін у пойкилотермних тварин удвічі більший основного. Лише у ґрунтових нематод і панцирних кліщів активний обмін перевищує основний на 5 %.

Основний обмін у гомойотермних тварин (Дольник, 1969; Второв і Дроздов, 1969) розраховується за формулами:

$$- \text{для негоробиних птахів} - Q = 78,3 \times m^{0,723},$$

– для горобиних птахів – $Q = 129 \times m^{0,724}$,

– для ссавців – $Q = 70 \times m^{0,75}$.

Активний обмін у птахів у 3–4, а в деяких випадках у 5–6 разів вищий основного; у більшості ссавців у середньому – лише вдвічі, а у комаходних і рийних тварин – у 3–4 рази.

На прикладі розрахунків за цими формулами можна навести схему енергетичного балансу комплексу хребетних тварин у степових лісах. Сумарна величина трансформованої хребетними тваринами енергії в різних лісових біогеоценозах степової зони України складає від $0,2 - 2,0 \times 10^6$ ккал/га за рік. Вона прямо залежить від складності і продуктивності біогеоценозів. Найбільша потужність трансформованої енергії в заплавах дібрових, які за своєю біогеоценогічною структурою схожі із зональними лісовими екосистемами. Значно менша трансформована енергія хребетними у штучних дубових лісових насадженнях – $0,5 \times 10^6$ ккал і в штучних соснових насадженнях – $0,2 \times 10^6$ ккал. У заплавах дібрових головна роль в трансформації біотичної енергії серед хребетних належить ссавцям (45–50%) і птахам (27–31%), потім земноводним (17–25%) і плазунам (усього 1,2–2%).

У лісових біогеоценозах із типовим лісовим кругообігом речовин і потоком енергії (заплавні діброви) трансформація енергії хребетними відбувається за рахунок різних консументів (70–90%). У лісових біогеоценозах, які перебувають під впливом степу, навпаки, – за рахунок автотрофів (60–80%). Ефективність використання біотичної енергії на утворення вторинної продукції у хребетних незначна (0,9–3,2%). Вихід енергії з трофометаболічним опадом (екскреції + сечовина) складає 21–25%. На процеси дихання витрачається 72–78% трансформованої енергії (рис. 27). Наведені дані (навіть без включення участі безхребетних) свідчать, що передача енергії в хімічних реакціях в організмі тварин відбувається, згідно з другим законом термодинаміки, з утратою частини її у вигляді тепла. Особливо великі ці втрати при роботі м'язових клітин тварин, ККД яких дуже низький.

«Витрати на дихання» в багато разів більші енергетичних витрат на збільшення маси самого тваринного організму, тобто утворення вторинної продукції. Ці конкретні співвідношення залежать від стадії розвитку і фізіологічного стану організму. У молодих тварин витрати на ріст можуть досягати значних величин, тоді як дорослі використовують енергію їжі майже винятково на підтримку обміну речовин і репродукційні процеси.

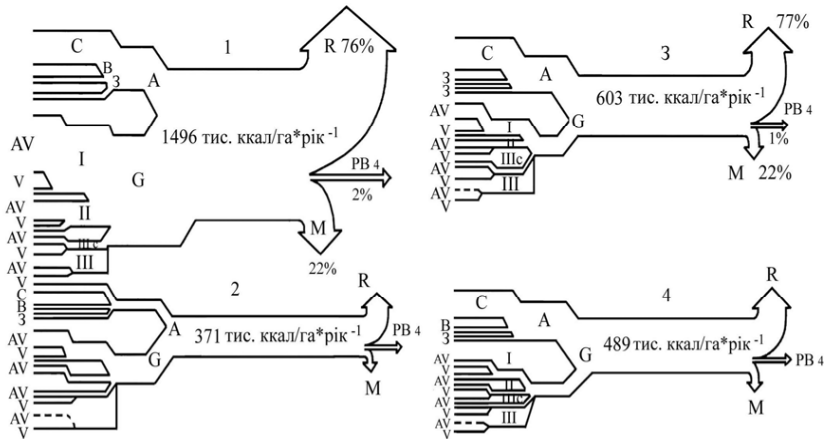


Рис. 27. Схематичне зображення енергетичного балансу хребетних тварин у степових лісах:

1 – у заплавних дібровах, 2 – в аренному бору, 3 – у байрачних дібровах,
 4 – у штучних насадженнях на плакорі, R – витрати на обмін, M – екскреторний опад, PB_v – приріст вторинної продукції, G – енергія гетеротрофів, що надходить, I, II, III – трофічні рівні, III_c – сапрофаги, A – енергія автотрофів, що надходить, C – генеративні частини автотрофів, B – гілки, кора, коріння,
 3 – зелена маса, AV – безхребетні тварини, V – хребетні тварини

Інтенсивність живлення понижується з віком. Так, щодобовий раціон коропів масою від 5 до 15 г складає 25 % від маси їх тіла, від 150 до 450 г – всього 10 %, а від 500 до 800 г – 4 – 6 %. Двопарноногі багатоніжки – ківсяки в період росту, який спостерігається впродовж трьох років, витрачають на ріст від 6 до 25 % споживаної їжі при засвоєнні в середньому до 30 %. Потім їх маса стабілізується. Вони живуть до 12 років. Останні вісім років одна тварина вагою 0,5 г споживає всього 250 – 300 г опадів. Частина засвоєної енергії йде на процес линяння – на відновлення покриву. Таким чином, відношення споживаного корму протягом усього життя до маси дорослого ківсяка складає 500 – 600 : 1.

У такого ссавця як ховрах малий, який активним буває 2 – 2,5 місяця на рік (впадає в літню і зимову сплячку), це співвідношення складає всього 150 : 1. Постійно активним протягом року рудим полівкам потрібно значно більше енергії для підтримки життєдіяльності. Дорослі звірки масою до 20 г з'їдають у середньому до 4 г сухого корму

в день, а за дворічний період (максимальний термін життя) – витрачають на життя приблизно до 30 кг, що в 1 500 разів більше маси дорослої тварини. Таким чином, основна частина споживаної з їжею біотичної енергії йде у тварин на підтримку їх життєдіяльності, і лише порівняно невелика частка – на побудову тіла, ріст та розмноження.

Враховуючи ту обставину, що трофічні ланцюги, починаючи з фотосинтезувальних організмів, відбуваються, з одного боку, так званими ланцюгами виїдання (пасовиськими), а з іншого – починаючи з відмерлих частин рослин, трупів і екскрецій тварин, – ланцюгами розкладу (детритними), потік енергії, який входить в екосистему, розбивається на два головні русла. Енергія надходить до консументів через живі тканини рослин (а також тварин), чи через запаси мертвої органічної речовини, джерелом якої також є фотосинтез (див. рис. 12).

5.2. Потік енергії через тваринні організми

Рух енергії через тваринні угруповання в різних екосистемах залежить від їх кількісного складу і маси, а також від ефективності, з якою тваринні організми споживають біотичні ресурси і перетворюють їх на вторинну біомасу. Ця ефективність називається *екологічною*, або *енергетичною ефективністю*. Вона визначається як внутрішніми, фізіологічними характеристиками організмів, так і їх зовнішніми екологічними взаємовідносинами із середовищем. Її можна визначити рівнянням:

$$EE = CE/PS_c \times A/CE \times PS_f/A, \text{ або } EE = PS_k/PS_c,$$

де EE – екологічна ефективність, CE – споживана енергія об'єкта живлення (жертви), PS_c – продукція жертви, A – реально асимільована енергія, PS_k – продукція консумента.

Врахування кількісного складу кожного тваринного організму або всього тваринного угруповання визначить загальну екологічну ефективність в енергетичному потоці конкретного виду чи всього комплексу організмів.

Підсумки кількості енергії, що проходить через компонент зооценозу, виходячи із загальної енергії, яка надходить на поверхню планети, і переформованої живими організмами – біотичної енергії, дають можливість визначити роль тваринних організмів у загальному і біотичному потоці енергії.

У різних типах екосистем потужність потоків енергії через ланцюги виїдання і розкладу різна. У водних угрупованнях більша частина енергії, фіксованої фітопланктоном і фітобентосом, надходить до водних тварин-фітофагів – фітопланктонофагів і фітобентофагів і далі до зоофагів (зоопланктонофагів, зообентофагів і хижаків). Значно менша частина включається в ланцюги розкладання. В середньому для Світового океану утилізація сонячної енергії фітопланктоном складає до 0,04 % від загальної сонячної енергії, яка надходить на планету. Це в 2,5 раза менше, ніж у наземних екосистемах з автотрофною частиною. Порівняльна схема масштабів енергетичного потоку в різних екосистемах наведена на рисунку 28.

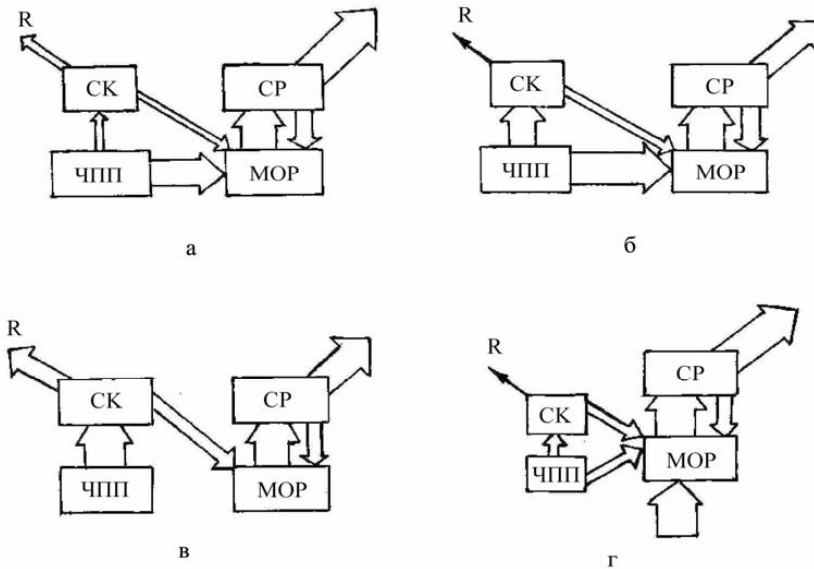


Рис. 28. Загальні схеми потоків енергії для лісових екосистем (а), степових (б), морських (в) і річкових (г):

Відносні розміри прямокутників і стрілки пропорціональні відносній величині відповідних груп і потоків енергії; ЧПП – чиста первинна продукція, МОР – мертва органічна речовина, СК – система консументів (тварин), СР – система редуцентів (у тому числі тварин-сапрофагів), R – витрати на дихання

Величини потоків загальної і біотичної енергії можна показати на прикладі участі хребетних тварин у лісових біогеоценозах степової

зони. Так, через увесь комплекс хребетних проходить 0,004 – 0,034 % всієї сонячної енергії, яка надходить, і 0,70 – 2,11 % біотичної.

Через фітофагів-хребетних у різних лісових системах степової зони України проходить 0,003 – 0,009 % всієї енергії, що надходить у систему через первинних консументів – 0,005 – 0,024 %, через вторинних консументів – 0,0001 – 0,0003 %. За різними таксономічними групами ці дані становлять для земноводних 0,0001 – 0,008 %, через плазунів 0,0001 – 0,0006 %, через птахів 0,003 – 0,009 %, через ссавців 0,003 – 0,016 %.

У лісових екосистемах із більш складною екологічною структурою, з високим ступенем зволоження едафотопу і родючості ґрунтів завжди відмічається більша величина загальної і біотичної енергії, що проходить через вищих гетеротрофів (0,019 – 0,034 та 1,8 – 2,1 %). У менш складних лісових екосистемах – в аренних борах (0,008 – 0,010 та 0,7 – 0,9 %), у степових екосистемах (0,004 – 0,011 і 0,4 – 0,8 %).

Через спрощений блок у різних лісових екосистемах (автотрофи – хребетні) проходить 0,23 – 0,72 % біотичної енергії. Через більш складний блок (автотрофи – фітофаги – первинні зоофаги – вторинні зоофаги) – 0,11 – 1,5 %. У більш складних блоках втрачається досить велика кількість енергії і до останньої ланки доходить лише 0,006 – 0,009 % загальної сонячної енергії.

Отже, тваринні організми є важливою ланкою у здійсненні потоку і підтримці енергетичного балансу в системах.

РОЛЬ ТВАРИННИХ ОРГАНІЗМІВ У ПРОДУЦІЙНИХ ПРОЦЕСАХ

6.1. Загальні положення

У попередньому розділі показано, що підтримка життєдіяльності організмів можлива лише за рахунок постійного притоку енергії та її розподілу трофічними ланцюгами. На кожному трофічному рівні утворюється живими організмами біологічна продукція. Основою біологічної продуктивності є створена фотосинтетичною діяльністю автотрофів так звана вихідна стартова, або, як її частіше називають, первинна біологічна продукція. Ця первинна біологічна продукція переробляється різними гетеротрофами, утворюючи трофічні ланцюги. Для подальшого розуміння перерозподілу біологічної продукції в біосфері й екосистемах необхідно засвоїти такі визначення:

Первинна продуктивність екологічної системи, угруповання чи будь-якої її частини визначається як швидкість, з котрою промениста енергія засвоюється організмами-продуцентами, головним чином зеленими рослинами, в процесі фотосинтезу і хемосинтезу. В процесі виробництва органічної речовини виділяють здебільшого такі рівні продукції:

– **валова первинна продуктивність** – це загальна швидкість фотосинтезу, включаючи і ті органічні речовини, які були витрачені на дихання. Її часто називають ще «загальною асиміляцією»;

– **чиста первинна продуктивність** – швидкість накопичення органічної речовини (за час на певній території) в рослинних тканинах, за винятком тих речовин, які використовувалися при диханні за певний період. Її також називають «чистою асиміляцією»;

– **чиста продуктивність угруповання** – швидкість накопичення органічної речовини, за винятком тієї частини, яка споживалася гетеротрофами (тобто чиста первинна продукція мінус споживана гетеротрофами речовина) за певний період часу.

Вторинна продуктивність – швидкість накопичення органічної речовини на рівні консументів за рахунок первинної продукції. Кон-

сументи використовують лише раніше утворені поживні речовини. Частина їх використовується на метаболізм (дихання та інші види енергії), а решта перетворюється на власні тканини – вторинну продукцію. Вона, відповідно до автотрофів, поділяється на асимільовану і чисту продукцію.

Терміни «продуктивність» і «швидкість продукування» взаємозамінні.

Таким чином, консументи (здебільшого тваринні організми), включаючись у трофічні ланцюги, живуть за рахунок чистої первинної продукції в угрупованні. Чиста продукція – це енергетичний резерв для консументів і редуцентів. Переробляючись, вона в ланцюгах живлення йде на поповнення маси гетеротрофних організмів.

При визначенні продуктивності завжди враховується елемент часу, за який утворюється первинна чи вторинна органічна речовина. На відміну від поняття «продуктивності», часто використовують для визначення накопичення продукції поняття *біомаса*. Біомаса – це величина, що накопичується в екосистемах і в біосфері певними біотичними елементами в цілому за значний проміжок часу, який може коливатися в широких межах і характеризується величинами під час дослідження природного угруповання – тобто миттєва величина органічної маси в даний період. Якщо швидкість вилучення первинної продукції гетеротрофами або в різних ланках у ланцюгах живлення відстає від темпів приросту рослин або попередньої трофічної групи серед тварин, це приводить до поступового збільшення загальної маси продуцента або консумента. Тому під біомасою розуміють сумарну масу організмів даної групи або всього угруповання в цілому. Біомасу виражають у вимірах ваги (мг, г, кг, т) або в еквівалентних енергетичних одиницях (джоуль, ккал).

Всім без винятку екосистемам властиві певні кількісні співвідношення первинної і вторинної продукції, що одержало назву правила пірамід продукції: на кожному попередньому трофічному рівні кількість біомаси, створеної за одиницю часу, більша, ніж у наступному. Це так звані трофічні піраміди, які загалом визначають закони розподілу енергії в трофічних ланцюгах. Як правило, іде зростання продукції до основи пірамід. Однак у деяких системах, наприклад, у пелагалі океанів – навпаки (тобто вигляд перевернутої піраміди).

Швидкість утворення органічної речовини не визначає сумарні запаси, тобто загальну біомасу. Наявність біомаси продуцентів чи консументів у визначених екосистемах залежить від співвідношення

накопичення органічної речовини на певному трофічному рівні і передачі його на рівень, що знаходиться вище, а також від швидкості обороту генерацій основних продуцентів і консументів. Тому співвідношення між продукцією і біомасою у різних компонентів системи дуже різне (рис. 29).

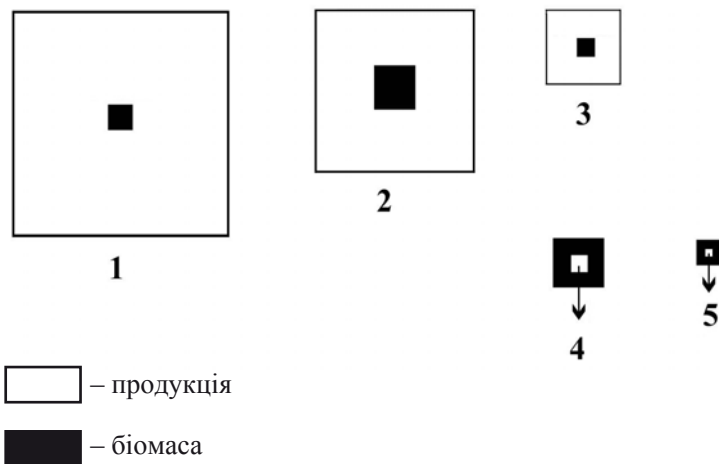


Рис. 29. Схема співвідношення продукції і біомаси у бактерії (1), фітопланктону (2), зоопланктону (3), бентосу (4) та риб (5) у Баренцовому морі (за даними Л. А. Зенкевича)

У наземних екосистемах біомаса тваринних організмів на декілька порядків менша рослинних. У великих водних системах (океанічних) – навпаки, значно менша. За визначенням В. Г. Богорова, біомаса тварин більша рослинної в 20 разів. Це можливо тому, що продукція одноклітинних водоростей планктону (фітопланктону) перевищує їх біомасу в 360 разів, оскільки у середньому для Світового океану водорості планктону розмножуються щоденно і їх продукція майже одразу використовується тваринними організмами. Біомаса фітопланктону накопичується повільно у зв'язку з коротким часом життя їх організмів, тоді як тваринні організми накопичують органічну масу і мають значно довший цикл життя.

Таким чином, за рахунок первинної органічної маси продуцентів тваринами створюється вторинна органічна маса, яка відіграє важли-

ву роль у подальшому її перетворенні на різні види залежно від трофічної групи організмів. Створена фітофагами (рослиноїдними тваринами) вторинна продукція потім споживається, переробляється на інший вид, але тієї ж вторинної продукції іншими консументами – зоофагами другого та третього, а в деяких випадках – четвертого порядку.

Це перший шлях участі тваринних організмів у продукційних процесах. Другий шлях – це участь тварин у збереженні первинної продукції або у сприянні поліпшенню умов для збільшення ступеня продукції автотрофів (див. розділ 7).

6.2. Роль тварин у створенні вторинної біологічної продукції

Як уже зазначалось (розділ 5), лише 0,1 % сонячної енергії, яка надходить на поверхню планети, асимілюється рослинами. Тільки в найбільш продуктивних місцях ефективність фотосинтезу може досягати 0,5 – 2 %. За оцінками різних дослідників, загальна продукція Земної кулі за рік складає близько 730×10^{15} ккал. Вся біомаса Землі різними авторами оцінюється як $1,4 \times 10^{12}$ – $3,0 \times 10^{12}$ т сухої органічної речовини. Загальна продукція автотрофних організмів нашої планети складає до 176×10^9 т сухої органічної речовини. На долю фітопланктону, внаслідок слабкого накопичення, припадає всього третина первинної продукції Землі. Ця біомаса у 525 разів менша біомаси сухопутної рослинності. Головна кількість живої речовини планети припадає на долю фітомаси лісів – 1 509 млрд. т сухої маси, або 85 % усієї біомаси рослинного світу Землі. Найменшу продуктивність (у середньому 2 т сухої речовини на 1 га в рік) має рослинність напівпустель, пустель, тундри і високогір'я. Решта типів рослинності суші мають продуктивність 8 – 10 т/га за рік.

Вся біомаса автотрофних організмів суші, за розрахунками А. М. Рябчикова (1972), складає 1 770 млрд. т сухої речовини і утворює за рік 122 млрд. т чистої первинної продукції, тобто 8,15 т/га за рік. За оцінками інших авторів, вона може коливатися від 3 до 11 т сухої речовини на 1 га площі континентів.

Рослиноїдні тварини (фітофаги), які безпосередньо використовують біомасу автотрофів на створення особистої біомаси – зоомаси, витрачають не більше ніж 10 % споживаної продукції. Приблизними величинами, або дещо меншими (від 6 до 10 %), характеризується і кое-

фіцієнт використання біомаси тварин-фітофагів зоофагами. В найпростішому трофічному ланцюгу (біомаса рослин → біомаса фітофагів → біомаса зоофагів першого порядку) створення вторинної продукції зменшується згідно із законом трансформації енергії в 10 разів. Насправді взаємовідносини між окремими групами організмів більш складні. Ланцюги живлення можуть ускладнюватись паразитизмом, канібалізмом, інтенсивністю витрати енергії, сполученням консументності першого і третього порядків тощо. Ефективність асиміляції тваринами первинної або вторинної продукції і перетворення її на різні види вторинної зумовлена складом їжі тварин. Їжа тваринного походження перетворюється легше, ніж рослинна. Тому ефективність асиміляції у зоофагів висока і складає 60 – 90 % вживаної їжі. Тварини, які живляться комахами, особливо тими, які мають хітиновий покрив, у цьому відношенні характеризуються низькими показниками, а ті, що споживають м'ясо, рибу – високими. Цінність рослинних кормів залежить від відносного вмісту в них целюлози, лігніну та інших неперетравлюваних матеріалів. Стовбури, гілки дерев складаються, в основному, із целюлози і лігніну, в яких немає азоту і багатьох мінеральних речовин. Листя відіграє для створення тваринами вторинної продукції більш важливу роль. Воно вміщує 2 – 4 % білка. Насіння – найбільш привабливий корм, тому що в ньому концентруються всі речовини, необхідні для росту і розвитку (білки, жири, вітаміни). Ефективність асиміляції у фітофагів досягається при споживанні насіння 70 %, молодого листя – 60 %, 30 – 40 % – при поїданні більш старого листя, гілок – 20 %, деревини стовбурів – 10 %.

Ефективність асиміляції чистої продукції у тварин залежить від їх активності. Більш активний спосіб життя з більшою тратою енергії потребує якісніших кормів і менш ефективний для створення власної біомаси. Так, у теплокровних тварин, які характеризуються не тільки великим ступенем активності, а й високою інтенсивністю розмноження, ефективність асиміляції складає 6 % (наприклад, у кроликів, мишоподібних гризунів). У птахів, які за короткий період досягають маси дорослих, майже вся споживана чиста продукція витрачається на енергетику активності. Ефективність асиміляції чистої продукції складає приблизно 1 %.

Ефективність продукції вторинної біомаси в межах одного трофічного рівня є добутком ефективності асиміляції і ефективності чистого росту (рис. 30). Чим довший трофічний ланцюг, тим менша ефективність створення вторинної продукції тваринними організмами. Тому біо-

маса тварин (зоомаса) складає в середньому близько 1 – 3 % від рослинної біомаси. Основна кількість зоомаси припадає на безхребетних тварин, особливо тих, які мешкають у ґрунті. В природних умовах біо-маса великих тварин у розрахунку на одиницю площі порівняно мала.

Створена тваринами вторинна біомаса оцінюється приблизно в 20 млрд. т сухої речовини, причому на долю тваринних організмів океану припадає майже 3,5 млрд. тонн. У наземних системах біомаса тварин в основному сконцентрована у ґрунтовому блоці систем. Це добре видно на прикладі розподілу біомаси в лісових екосистемах степової зони України (табл. 3).

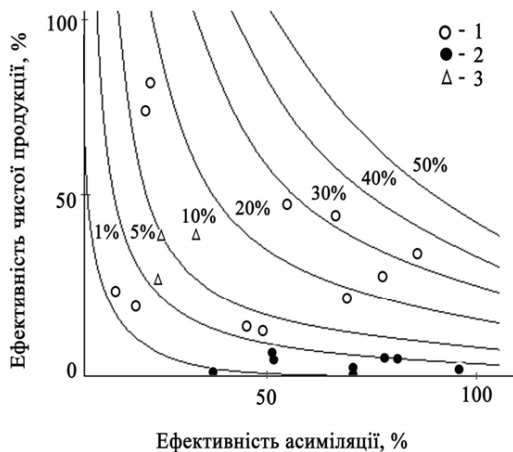


Рис. 30. Співвідношення ефективності асиміляції і чистої продукції у різних тварин (цифри на кривих вказують ефективність загальної вторинної продукції):

1 – водні тварини, 2 – наземні пойкилотермні тварини,
3 – наземні гоміотермні тварини

Біомаса різних трофофункціональних угруповань тварин розподілена в наземних екосистемах теж не пропорційально. Перш за все консументи детритного типу переважають над пасовищними (табл. 4).

Переважання біомаси тварин у мертвому опаді і ґрунті пояснюється еволюційним балансом кругообігу речовин у системі. Одним з інтегральних показників інтенсивності біологічного кругообігу є руйнування і мінералізація органічної речовини, яка міститься в рослин-

ному опаді. Щорічно в лісовому біогеоценозі помірної зони опадає 250 – 350 г/м² первинної продукції, що становить 25 – 30 % від чистої продукції продуцентів.

Таблиця 3

Розподіл біомаси тваринних організмів у степових лісах України

Блоки екосистеми	Заплавні діброви		Байрачні діброви	
	біомаса, г/м ²	%	біомаса, г/м ²	%
Грунтовий шар	7,83	85,6	7,41	86,3
Підстилка	0,19	2,1	0,14	1,6
Травостій	0,23	2,5	0,19	2,2
Чагарниковий ярус	0,02	0,2	0,02	0,2
Стовбурна частина	0,13	1,4	0,13	1,5
Крона	0,75	8,2	0,70	8,2

Таблиця 4

Структура біомаси тваринних угруповань у різних екосистемах лісостепової і степової зон Східної Європи (в % від загальної біомаси)

Трофічні групи	Екосистеми			
	степові діброви	степові аренні бори	лісостепові діброви*	лугові степи лісостепової зони*
Безхребетні:	91,2	91,3	98,8	99,04
сапрофаги	84,3	86,4	94,6	93,0
фітофаги	4,9	3,5	3,3	5,8
зоофаги	2,0	1,4	1,1	0,6
Хребетні:	8,8	6,7	1,1	0,4
фітофаги	7,6	6,6	1,0	0,4
зоофаги	1,2	2,1	0,1	0,4
Всі тварини				
Детритний тип:				
сапрофаги	84,3	86,4	94,6	93,0
Пасовищний тип:				
фітофаги	12,5	10,1	4,3	6,2
зоофаги	3,2	3,5	1,1	0,8

*За матеріалами Р. І. Злотіна і К. С. Ходашової (1974).

Для нормального функціонування екосистеми необхідне найскоріше повернення цієї речовини у кругообіг. Редуцентний компонент систем якраз і бере активну участь у цьому процесі. Ролі ґрунтових тварин у мінералізаційному процесі дана належна оцінка в останні 50 років. Раніше панувала думка, що основними біодеструкторами були бактерії і гриби. Зараз показано, що підстилка в системі служить місцеперебуванням фауністичних комплексів, які дуже полегшують діяльність бактерій. Експерименти Едвардса і Хіта (Edwards, Heath, 1969), показали, що без земляних черв'їв (які в ґрунті, наприклад, у лісостепових дібровах, складають 80 – 90 % біомаси) розклад мертвої органіки відбувається дуже повільно. Якщо агентами мінералізаційного процесу виступають лише бактерії, листяний опад протягом 9 місяців залишається неруйнованим. А за дії ґрунтових тварин процес прискорюється в 3 – 4 рази, тому що механічний вплив тварин на підстилку і перетравлення її сапрофагами супроводиться хімічними змінами, які поліпшують роботу мікрофлори. Майже 90 % ґрунтових тварин належать до блоку редуцентів і лише 10 % – до блоків фітофагів і зоофагів. Сапрофаги споживають до 90 – 95 % усієї чистої продукції мертвої органічної речовини.

У водних системах, де головними продуцентами виступають фітопланктонні угруповання, тваринні організми – сапрофаги відіграють значно меншу роль, ніж у наземних.

Утворення тваринами вторинної продукції важливе не тільки як один з елементів у різних біогеоценотичних процесах. Трансформування первинної і вторинної продукції в різних трофічних ланцюгах свідчить про утворення важливої природної кормової бази для безлічі організмів і, насамперед, для консументів другого та третього порядків. Утворення природної кормової бази в різних екосистемах забезпечує життя багатьох фауністичних комплексів.

Біомаса вторинної продукції і є тією необхідною ланкою, яка активно використовується людиною як важливий природний ресурс у створенні харчової промисловості. Тваринні ресурси є одним із найважливіших компонентів забезпечення суспільства продовольчими товарами, різною сировиною тваринного походження. Людина використовує тваринні ресурси як із природних систем (мисливство, рибальство), так і з так званих субсидованих екосистем, тобто систем, збагачених добривами, кормами. В теперішній час несубсидованими екосистемами є величезні площі лісових масивів (тайга, тропічний ліс), річки, моря та океани. Решта, як правило, субсидовані. Піджив-

лення агроценозів у декілька разів підвищує природну первинну продуктивність, за рахунок якої підготовується багато фітофагів. Саме утворення значної частини агроценозних монокультур сприяло масовому розмноженню фітофагів (різних комах, гризунів і т. п.). У наземних системах створюються різні мисливські господарства, де промисловий вихід вторинної продукції крупних фітофагів (особливо ратичних – оленів, кабанів) значно перевищує вихід кінцевої продукції порівняно з природними в декілька разів. Створюються різні штучні водні системи товарного рибного господарства. Континентальні водойми (ставки, озера, водосховища) часто перетворюються на риботорварні господарства із значним субсидованим продукційним процесом.

Субсидування продукційного процесу прісноводних водойм (переважно різні типи ставків) значно підвищує кінцевий вихід чистої продукції – риби. Так, у несубсидованих водоймах цей вихід щорічно складає в різних країнах від 44 до 383 кг/га, в той час як у субсидованих лише внесенням добрив – 220 – 1 540 кг/га, а з внесенням добрив і активним підкормом – 1 100 – 14 850 кг/га. Найбільшою рибопродуктивністю в таких водоймах характеризуються ставки з теплою водою в Південному Китаї (при середній продуктивності 5 т/га). Щорічний вилов риби в прісних водоймах (субсидованих і несубсидованих) складає приблизно 3 млн. тонн.

У несубсидованих природних водних системах, наприклад, у Світовому океані, вторинна біологічна продукція складає, за В. Г. Богоровим (1974), 32,5 млрд. т, в тому числі – зоопланктон складає 21,5; зообентос – 10,05. Чиста вторинна продукція океану складає 56,2 т, в тому числі нектону – 0,2 (нектон, де в основному представлені хребетні – риби і китоподібні – 1,0 т), зообентосу – 3,0; зоопланктону – 53,0 млрд. тонн. Відносно первинної продукції океану вторинна складає 10,2 %, тобто в 10 разів більше, ніж у наземних системах, а кінцевий вихід продукції – нектону – 0,18 %. Багатство океанічних вод оселедцями, анчоусами, сардинелами пояснюється тим, що вони живляться безпосередньо зоопланктоном. Із продукції нектону (200 млн. т) тільки 50 % є промисловими об'єктами, а добувається всього до 30 %.

Наприкінці ХХ сторіччя добування тваринної продукції у водних екосистемах складало понад 60 млн. т щорічно, тобто до 18 кг на людину. За даними Інституту харчування Академії медичних наук, людині потрібно 18 – 20 кг риби і морепродуктів на рік. Серед тваринних морепродуктів на першому місці, за В. Г. Богоровим (1969), зна-

ходитьсья риба (85 % морепродуктів), моллюски, ракоподібні й інші нерибні продукти – 9 %, китоподібні і ластоногі – 6 %. За даними Міжнародної статистики FAO*, океани дають такі співвідношення у здобичі вторинної біологічної продукції (у %): Північний Льодовитий океан – 2 %, північна помірна зона океану – 40 %, тропічна зона океанів – 32 %, південна зона океанів – 26 %. Головний промисел морепродуктів відбувається в районі шельфів (86 %), у районі схилів (4 %) і в віддалених від берегів районах пелагіалі – 10 %.

Вторинна чиста продукція природних несубсидованих наземних екосистем, як уже підкреслювалося, складала менше ніж 1 % від біомаси первинної продукції, причому 90 – 95 % її – безхребетні. Таким чином, біомаса хребетних, які переважно і є об'єктами промислу, налічує всього 0,7 – 1,7 млрд. тонн. Відношення біомаси рослин до біомаси рослиноїдних хребетних тварин складає в тундрі 10^4 , в тайзі – 10^5 , в лісостеповій зоні – 10^3 , в степовій зоні – 10^2 . Відношення біомаси рослиноїдних тварин до зоофагів – близько 10^2 .

Біомаса наземних хребетних у різних екосистемах на різних широтах дуже різна. Так, за даними багатьох зарубіжних дослідників (Дажо, 1975) біомаса рослиноїдних ссавців в африканських саванах складає 23,5 т/км², у кенійських степах – 13,2; південноамериканських степах – 0,35; у середньоазійських преріях – 3,5; канадській тундрі – 0,8; у вологому тропічному лісі – 0,1. Біомаса птахів (у кг/км²) у хвойних лісах Фінляндії – 8,0, змішаних – 58; лісах Словаччини – 116, саванах – 20–50, континентальних водоймах Європи – 130. В степових лісах України біомаса і продуктивність хребетних доволі висока (табл. 5).

Таблиця 5

Середні показники біомаси і чистої продукції хребетних тварин у степових лісах України

Групи хребетних	Середня біомаса, кг/км ²	Середня чиста продукція
Земноводні	78,0	83,1
Плазуни	11,2	4,2
Птахи	19,6	20,9
Ссавці	56,0	42,0
Всі хребетні	164,8	

*Спеціалізована установа ООН «FAO» (Food and Agriculture Organization) – організація, створена у 1945 р., займається питаннями продовольчих ресурсів і розвитку сільського та промислового господарства.

Висока продуктивність земноводних представлена, в основному, за рахунок рийних форм (часникова жаба – *Pelobates fuscus*). Серед ссавців головна маса продукції утворюється за рахунок комахоїдних (мідниця звичайна із родини *Sorecidae*), мишоподібних гризунів (із родини *Muridae* і *Cricetidae*).

Саме вони забезпечують природними кормами багатьох зоофагів, які є важливими елементами системи в утворенні механізмів гомеостазу.

Таким чином, створення тваринними організмами вторинної продукції відіграє важливу роль в таких функціональних аспектах екосистем:

- у перетворенні первинної продукції на вторинну і її розповсюдженні по гетеротрофних рівнях і екосистемах;
- у створенні значного різноманіття різних функціональних груп тварин;
- у формуванні різних типів біотичних зв'язків – від консортивних до міжбіогеоценотичних;
- у створенні природної кормової бази для різних тваринних угруповань;
- в утворенні біологічних механізмів у потоці енергії і кругообігу речовин;
- у формуванні продовольчої бази і товарів широкого вжитку в людському суспільстві.

6.3. Особливості впливу тварин на продуктивність автотрофів

Участь тваринних організмів у формуванні первинної продуктивності здійснюється різними шляхами:

- впливом тварин-фітофагів на продукцію автотрофів;
- зміною радіаційного режиму в наземних системах;
- впливом тварин на фізичні чинники системи;
- участю тварин у формуванні хімічних властивостей ґрунтів;
- участю тварин у процесі деструкції органічної речовини і прискоренні біологічного кругообігу;
- утворенням захисного блоку, спрямованого на збереження первинної біологічної продукції і механізмів екологічної стійкості систем.

Вплив тварин-фітофагів на рослини та їх відтворення. Біомаса рослиноїдних тварин порівняно з річним рівнем продукції рослинного покриву, як відзначалося вище, незрівнянно мала. В степових системах відношення вторинної продукції до приросту первинної продукції складає всього 0,26 – 0,29 %, у степових дібровах – 0,33 – 0,42 %. Відповідно з цим кількість фітомаси, що переробляється тваринами у процесі живлення, незначна. Так, за даними Р. І. Злотіна і К. С. Ходашової (1974), гризуни використовують за рік при розрахунку на всю систему 2 – 4 % надземної фітомаси, гусінь листовійки зеленої в період масового розмноження – 5 – 22 % (у середньому 13 %) від річного приросту листя дуба. Загальне ж зоогенне зменшення його продуктивності (включаючи деревину, гілки, корені) не перевищує 10 %. Втрати продуктивності деревного приросту пов'язані з життєдіяльністю ратичних у лісових екосистемах – до 7 – 8 %. За підрахунками названих дослідників, у степових системах увесь комплекс фітофагів (безхребетних і хребетних) використовують 7 ц рослинної маси, в дібровах – 6 – 10 ц, що складає в обох системах всього до 6 % від сумарної первинної продукції.

Але необхідно підкреслити, що при цьому величина відчуження складається не тільки з безпосередньої маси рослин в їжу, а й з кормових залишків, не споживаних тваринами, витоптування і т. ін., що подвоює чи потроює збитки первинної продукції. Значний негативний вплив на продуктивність автотрофів можуть здійснювати різні тварини-фітофаги через знищення чи пошкодження органів чи рослин, які мають відношення до розмноження. Це так звані споживачі вегетативних і генеративних органів. До перших належить більшість безхребетних і багато хребетних тварин. Безхребетні (здебільшого комахи із рядів лускокрилих – *Lepidoptera*, перетинчастокрилих – *Hymenoptera*, двокрилих – *Diptera* і рівнокрилих – *Homoptera* і клопів – *Hemiptera*; кліщі (*Acarina*), нематоди (*Nematoda*) тощо) належать до так званих фітофагів – листо- і хвоєгризучі, відкрито- і прихованосисні. Личинки пильщиків (*Tenthredinidae*), майже всі лускокрилі (*Lepidoptera*) і жуки-довгоносики (рід *Hyllobius* ряду *Coleoptera*) мають гризучий ротовий апарат і при живленні об'їдають листя, хвою і стовбурці пагонів. Більшість з них мешкають на річних приростах і значно їх пошкоджують. До групи відкритосисних комах належать різні види попелиць і кліщів, які живляться рослинними соками, пошкоджуючи при цьому паренхіму листя, хвої, бруньок і молодих пагонів. Група прихованосисних комах представлена хермесаами (родина *Adelgidae* підряду *Aphidinea*), які мешкають у бруньках, і окремою групою не-

матод, які мешкають у стеблах рослин. Друга численна група фітофагів представлена споживачами насіння і тканин генеративних органів (капрофаги). До них належать різні таксономічні групи, перш за все комахи 135 видів із 5 рядів, птахи (6 родин) і ссавці (2 ряди). Це переважно пилкова листовійка, пилкова муха, ялиновий насіннеїд і багато інших комах; дятел, сойка, горіхівка, омелюк, горобці, щеврик, чиж, звичайний щиглик, коноплянка, просянка, шишкарі та інші птахи; слипаки, нориці, миші, білки й інші ссавці.

Комахи із гризучим ротовим апаратом пошкоджують пагони в ялинниках у різні роки від 3 до 50 %, сисним – 5 – 62, хвою, відповідно – 10 – 29 і 10 – 53 %. Тільки попелиці завдають збитків у прирості молодих пагонів ялинок до 17 – 60 %. Пошкодження хвої в ялинниках комахами складає від 5 до 14 %. Ентомогенні втрати насіння в ялиннику кисличному в різні роки можуть досягати 4 – 20 %, втрати від різних хребетних – 14 – 30 %. У той же час різні фітофаги згубно впливають на проростання насіння. Від загальної кількості втрат проростків деревостану від різних причин на долю фітофагів припадає 13 – 73 %.

За матеріалами численних досліджень у різних зонах і різних системах цілісність фітоценозу може зберігатись при 60 % збитків від фітофагів (Абатуров, 1979). Навпаки, відчуження у вказаних параметрах може сприяти або збільшенню продуктивності за рахунок активізації вегетативного розвитку рослин, або навіть поліпшенню. Так, у пустелях помірний випас худоби підтримує пасовищну рослинність у високопродуктивному стані. Відсутність випасу, навпаки, сприяє розростанню на поверхні моху та лишайників і випадінню більшості вищих рослин. Це викликає зниження продукції удвічі. В 1954 році Н. Т. Нечаєва показала, що при помірному випасі в пустелі Каракум (стравлювання рослинності досягало 54 %) урожай рослинності становив 237 – 335 кг/га, тоді як без випасу – всього 205 ц/га. З цього можна зробити висновок, що відчуження фітофагами частини чистої продукції є збалансованим співвідношенням, виробленим у процесі еволюції та спрямованим на нормальний продукційний процес у системах.

Зміна радіаційного режиму і продуктивність. Фітофаги звичайно об'їдають молоді органи рослин, внаслідок чого асимілювальна поверхня пошкодженого ярусу зменшується. Так, у луговому степу на колоніях нориць площа листової поверхні знижується в 3 – 4 рази. В дібровах, в осередках масового розмноження комах-фітофагів, рослинність пошкоджується порівняно з контрольними ділянками – в десятки разів (Злотін, Ходашова, 1974). Період дефоліації, крім осередків масового розмноження листовійки зеленої, триває близько міся-

ця. Вторинна вегетація повністю відновлює зазначені збитки. Але в період дефоліації відбуваються суттєві зміни в радіаційному режимі і умовах освітлення в нижніх ярусах рослинного покриву. Під полог освітленого ярусу проникає значна кількість сонячної радіації і викликає активізацію фотосинтезу. Так, у степових системах випромінювання зростає втричі, в лісових системах – у 5 – 6 разів. Випромінювання верхнього ярусу тваринами-фітофагами створює сприятливі умови для рослин нижнього ярусу, які відчують радіаційне «годування».

Зміна тваринами фізичних чинників і продукційність

Температура. Внаслідок зростання радіаційного режиму в рослинному покриві в ділянках пошкодження ці ділянки прогриваються вдень сильніше, а вночі охолоджуються, максимальна температура на поверхні ґрунтів у колоніях нориць і в осередках листовійки підвищується на 8 – 10 °С, а приземний шар повітря – на 1,5 – 2 °С. В нічний період – вихолоджується на 0,5 – 2 °С. Вказана специфіка сприяє інтенсифікації фотосинтезу в денні часи, а в нічні – зменшує трати автотрофів на процес дихання, які понижують процеси продукційності.

Вологість повітря. Зміни добового ходу температури супроводжуються також змінами вологості приземного шару повітря. В денні часи вологість повітря зменшується на 3 – 5 %, а в нічні – збільшується на 2 – 8 %. Такі перепади інтенсифікують процес випадіння роси. Особливості створення гідротермічного режиму, пов'язаного з життєдіяльністю тварин, відчувається на водному режимі рослин. Відхилення температури повітря на 1 – 3 °С і вологості на 5 – 8 % супроводжується змінами транспірації у рослин на 10 % (Євдокимова, 1963).

Водний режим ґрунтів. Відомо, що витрати вологи в лісових і степових дібровах визначаються розмірами продуктивного випаровування. Транспірація листя прямо залежить від його маси і площі поверхні. Тому дефоліація рослинного верхнього ярусу приводить до скорочення транспірації і забезпечує збереження у ґрунті запасів продуктивної вологи (Молчанов, 1973).

В колоніальних поселеннях гризунів у кінці вегетаційного періоду запаси вологи в кореневому шарі на 25 % більші, ніж у місцях без поселення тварин. Вологість ґрунту суттєво підвищує вологість зів'язання. У результаті рослинність вегетує довше та збільшує біомасу травостою. В ділянках дефоліації крони дерев через трофіку комах-фітофагів у ґрунт надходить на 17 – 50 % більше атмосферних опадів (Злотін, Ходашова, 1974).

Рийна діяльність тваринних угруповань ґрунторіїв сприяє збільшенню і збереженню польової вологи ґрунтів і їх водопроникності. Так, тільки під викидами ґрунторіїв-савців ступінь ґрунтового зволоження збільшується в різних екосистемах на 2 – 23 % (рис. 31).

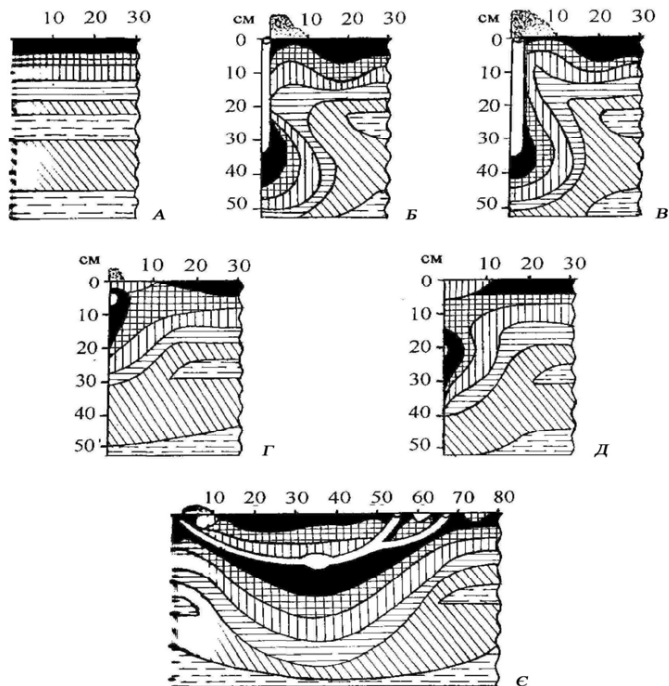


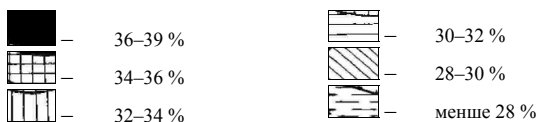
Рис. 31. Формування польової вологості ґрунту під впливом різних типів норіння савців у липо-ясеневій діброві через 6 – 8 годин після дощу:

А – контрольні ділянки (без порушення ґрунту савцями), Б – вертикальнанора крота з відкритим отвором (віддушиною), В – вертикальнанора крота з закупореним ґрунтом отвором, Г – поверховий хід (нора) крота, Д – глибиннанора крота з ухилом, Є –нора рудої норичі; Б – Д – поперечний розріз із зображенням правої частини, Є – поздовжній розріз



– викиди ґрунту;

Польова вологість ґрунту:



Поверхове розпушування ґрунту кабанами, хижачками, кротоми, а також багатьма безхребетними сприяє накопиченню і утримці вологи на 6 – 25 %. Пронизуюча рийна діяльність (особливо норна мережа) сприяє більш масштабному і глибинному проникненню вологи. Навкруги нір зволоженням охоплюється радіус до 60 – 70 см, а приріст вологи на всій площі системи підвищується до 3,5 % (див. рис. 31).

У результаті вказаного впливу тварин на водні властивості ґрунтів виникають більш сприятливі умови для процесів вегетації та інтенсифікації загального продукційного процесу продуцентами.

Газовий режим. Одним із найбільш суттєвих фізичних чинників, які визначають продуктивність екосистем, є концентрація вуглекислоти в приземному шарі повітря. Джерелом постачання CO_2 під впливом тварин є безпосереднє виділення його в процесі дихання тварин, а також вплив їх рийної і екскреторної діяльності на інтенсивність «дихання» ґрунтів. У першому випадку при диханні тварини спроможні протягом доби в місцях їх високої концентрації (Динесман, 1966) збільшувати кількість CO_2 в метровій товщі приземного шару повітря на 10 %. Так, під час дихання ґрунтові безхребетні тварини безпосередньо вносять значну кількість вуглекислого газу. Продукція вуглекислого газу ґрунтовими безхребетними, за підрахунками Ю. Б. Бизової (1986), в тундрі становить 0,09 – 0,37; у північній тайзі – 0,38 – 0,39; в ялиннику середньої смуги Східної Європи – 0,13 – 0,3; в лісостепових дібровах – 0,48 – 0,49 кг/га за годину. Звичайно, частка CO_2 , виділюваного тваринами, при їх помірній чисельності в екосистемах, збільшується не більше ніж на 2 – 3 %.

Разом із тим, тварини у процесі життєдіяльності впливають на фізико-хімічні і біологічні властивості ґрунтів і підстилки, стимулюють процеси дифузії вуглекислоти в атмосферу (див. розділ 4). Рийна діяльність одних тільки ссавців-ґрунторіїв інтенсифікує процеси «дихання» ґрунту на 25 – 200 %. Екскреторний опад стимулює процеси розкладу та сприяє додатковому зростанню CO_2 на 21 – 128 % порівняно з контролем. У підсумку кількість CO_2 на всій площі системи, наприклад, у степових дібровах зростає на 11 – 12 %. Збільшення вуглекислоти є суттєвим чинником у зростанні первинної біологічної продукції.

Зміна тваринами хімічних властивостей ґрунтів і продуктивність. Рийна й екскреторна діяльність тварин значною мірою впливає на хімічні властивості ґрунтів. Тварини-ґрунторії зумовлюють вертикальну міграцію елементів і сполук, які більш інтенсивно залучаються

у кругообіг речовин і стають більш доступними для споживання рослинами. У результаті змін аерогідротермічного режиму і перемішування ґрунту з підстилкою інтенсифікується процес гумусоутворення. Загальна кількість гумусу в ґрунті на всій площі системи збільшується на 0,12 – 0,38 %. Під дією екскреторного опадів лише хребетних у місцях їх скупчення у верхніх шарах ґрунту кількість гумусу збільшується на 10 – 32 %. Надходження екскрецій у ґрунт сприяє зниженню кислотності ґрунтового покриву. В місцях надходження екскрецій у степових дібровах значення рН зростає на 6 – 14 %, в арених степових борах – на 3 – 16 %. З екскреціями у ґрунт надходить до 10 кг/га (суха вага) органічних речовин і до 16 кг/га зольних елементів. Незважаючи на незначну кількість надходження з екскреціями поживних речовин, екскреції в той же час є важливими чинниками у збагаченні ґрунтів такими поживними речовинами як азот, фосфор і калій, кількість яких у різних лісових екосистемах зростає в 1,3 – 2,8 рази. Інтенсифікація гумусоутворення, зменшення кислотності ґрунтів і надходження додаткової кількості поживних речовин значною мірою зумовлюють збільшення біологічної первинної продукції.

Зоогенна деструкція і продуктивність. Як указувалося вище, участь тварин у детритному циклі кругообігу досить вагома. Достатньо згадати, що переважна більшість тварин за чисельністю і біомасою спостерігається в ґрунтовому блоці системи і підстилці (відповідно в різних наземних системах 90 – 97 і 88 – 93 %). В лісостепових дібровах (Злотін, Ходашова, 1974), вони на основі тільки живлення переробляють за вегетаційний період до 80 – 90 % трофічного матеріалу, що перевищує в цьому плані сапротрофну мікрофлору в 8 – 9 разів. У степових екосистемах ці показники нижчі. Суттєву роль в розкладанні мертвої органіки відіграє рийна і екскреторна діяльність тварин. Ця середовищотвірна діяльність тварин сприяє розвитку редуцентної мікрофлори і стимулює вплив на розклад рослинних рештків абіотичних факторів – особливо аерогідротермічного режиму. При цьому екскреції і підстилка перемішуються з ґрунтом, посилюючи процес деструкції. Процес мінералізації в таких випадках зростає в 1,5 – 2 рази і сприяє поповненню мінерального живлення рослин і підвищенню загального продукційного процесу. Також у процесі живлення фітофаги переробляють значну частину фітомаси і частково повертають її в опад у вигляді екскрецій і рослинних решток. У різних видів тварин-фітофагів з екскреціями повертається до 20 – 70 % споживаного рослинного, а зоофагами – тваринного корму. Щорічно тільки за раху-

нок цього від хребетних тварин у степові діброви надходить 0,2 – 0,5 т/га екскрецій. В місцях надходження екскрецій (а вони розсіюються по всій площі) інтенсивність мінералізаційного процесу прискорюється на 15 – 18 % у заплавних дібровах і на 4 – 7 % в аренних степових дібровах. Хімічний склад, а також фізичні властивості органічної речовини при проходженні через травний тракт тварин суттєво змінюються. Порівняно з рослинним опадом екскреції мають значно більше біогенних елементів, менше слабогідролізованих сполук і набувають особливої структури. Такі екскреції поліпшують умови мінерального живлення рослин. Участь тварин у деструкційному процесі сприяє значній інтенсифікації кругообігу речовин і продукційному процесу.

Таким чином, тварини є важливим функціональним фактором. Їх вплив на різні продукційні процеси може бути як негативним, так і позитивним.

РОЛЬ ТВАРИН У ФОРМУВАННІ ПЕРВИННОЇ ПРОДУКЦІЇ

7.1. Загальні положення

Однією з найбільших проблем у сучасній класичній екології є встановлення взаємин хижака і його жертви, що являють собою природне формування гомеостазу в системі. Важливою складовою в цих взаєминах є ступінь впливу зоокомпонентів на продуктивність автотрофів і цілісність усєї системи. Донині одержано багато фактичного матеріалу щодо впливу різних фауністичних елементів на продукційні процеси автотрофів. Екологічні й економічні збитки від впливу різних фітофагів, наприклад, у лісових біогеоценозах, визначаються розмірами масового розмноження різних фітофагів-комах і можуть порівнюватися з пожежами або навіть їх перевершувати. Так, тільки при масовому розмноженні сибірського шовкопряда у 1980-ті роки в Західному Сибіру було пошкоджено 7 млн. га хвойних лісів. Втрати врожаю в агроценозах залежно від чисельності фітофагів у різні роки досягають 5 – 30 %, а в окремі роки можлива і повна його загибель.

Негативний вплив комах-фітофагів на автотрофи досить значний. В лісових екосистемах дерева на жодній зі стадій свого життєвого циклу не гарантовані від нападу різних фітофагів. Втрата листя, спричинена первинними шкідниками, негативно впливає на ріст дерева через скорочення фотосинтезувальної поверхні та викликає зменшення кількості вуглеводів, які виробляються рослинами. Ріст дерева після часткової зоологічної дефоліації сповільнюється як у той же сезон, так і в наступні роки залежно від ступеня пошкодження фотосинтезувальної поверхні та часу, в якому воно відбувалося, і запасів вуглеводів у дереві.

У процесі живлення комах-фітофаги знищують найактивнішу у фізіологічному відношенні частину автотрофа – листя, де відтворюється більшість вуглеводів для дерева. Залишені голі гілки після поїдання листя продовжують споживати вуглеводи, які раніше були накопичені деревом. Це призводить до подальшого ослаблення рослини

і ще більшого нападу фітофагів. На зміну первинним фітофагам (ектофітофаги) приходять вторинні фітофаги (ендофітофаги) – короїди, вусачі, златки й інші, які, як правило, довершують знищення пошкоджених дерев. Експедиційні лісоентомологічні дослідження в Росії показали, що маса знищеного лісу вторинними фітофагами в ряді районів у багато разів перевершує його приріст (Гусов и др., 1961).

Наведені приклади показують, що діяльність фітофагів-комах, а також деяких птахів і ссавців, які теж знищують насіння, бруньки, листя, гілки, пошкоджують стовбури дерев, завдають значних збитків, які в першу чергу позначаються на формуванні первинної продукції. Але, за винятком деяких випадків (масове розмноження і нашествя фітофагів), у природних системах за звичайних екологічних умов такі втрати або непомітні, або незначні – це вказує на збалансованість розвитку у взаєминах у підсистемі «хижак – жертва». В результаті перерозподілу трофічних взаємовідносин утворюються природні механізми, які забезпечують існування, розвиток і функцію всіх компонентів біоценозу. Ці природні механізми і забезпечують збереження первинної продукції, необхідної для функціонування всієї системи. Збереження первинної продукції автотрофів забезпечується, в основному, трофікою різних зоофагів і паразитарними відносинами. Для зменшення ступеня розмноження і подальшої шкідливої дії фітофагів найбільше значення мають їх природні вороги, які в складі біотичних чинників належать до регуляторів чисельності, що володіють зворотним зв'язком із регульованою величиною.

До числа природних ворогів фітофагів належать численні види тваринних організмів із різних таксономічних груп безхребетних і хребетних, а також мікроорганізмів. Усі вони пов'язані визначеними взаємовідносинами, з яких найважливішими для реалізації функцій зі збереження первинної продукції можна назвати хижацтво, паразитизм, а також антибіоз.

Хижацтво – така форма відносин, при якій один організм – хижак (або зоофаг) живиться іншим – жертвою. Це явище широко розповсюджене серед хребетних і безхребетних тварин. *Паразитизм* характеризується тим, що один організм існує за рахунок іншого протягом певного часу і поступово приводить хазяїна до послаблення чи загибелі. Паразитизм як явище більш специфічне, ніж хижацтво, і трапляється серед порівняно незначного числа груп тварин. Комах, у яких період паразитизму обмежений лише нестатевозрілими фазами розвитку,

протягом яких вони викликають загибель хазяїна, найчастіше називають *паразитоїдами*.

Вплив різних зоофагів-хижаків і паразитоїдів на розвиток фітофагів був би недостатнім без так званого *антибіозу* – антагонічних взаємовідносин між видами, пов'язаних із виділеннями мікроорганізмами чи вищими рослинами різних речовин, які пригнічують або затримують розвиток інших організмів (виділення бактерій, актиноміцетів, грибів, фітонцидів, вищих рослин).

Усі ці типи взаємовідносин і створюють умови для збереження первинної продукції. Розглянемо тільки ті, що мають безпосереднє відношення до тварин.

7.2. Головні тваринні групи природних ворогів фітофагів

Серед різних природних ворогів фітофагів важливе місце, перш за все, посідають зоофаги, представлені всіма класами хребетних і більшістю таксономічних груп безхребетних, а також безхребетними – паразитоїдами.

ХРЕБЕТНІ – VERTEBRATA

Природні вороги фітофагів серед хребетних тварин представлені всіма сучасними класами. В біопродуційному процесі наземних екосистем першорядну роль виконують перш за все представники чотирьох класів – земноводні (*Amphibia*), плазуни (*Reptilia*), птахи (*Aves*), ссавці (*Mammalia*) (рис. 32 – 34).

Клас ЗЕМНОВОДНІ – AMPHIBIA

Усі земноводні на імагінальній стадії розвитку належать до зоофагів. Лише на личинковій стадії вони живляться переважно нижчими рослинами. До найбільш активних зоофагів із числа всіх трьох рядів, які становлять значний інтерес щодо збереження первинної продукції, можуть належати переважно представники ряду *Anura* (жаби, ропухи, часникові жаби, краковки та ін.), який налічує понад 2 000 видів. У цьому відношенні представники ряду безногих (*Apoda*) і хвостатих (*Caudata*) мають другорядне значення.

Представників родини жаб (*Ranidae*) поділяють на дві групи: зелених і бурих. До першої групи переважно належать напівводні еко-

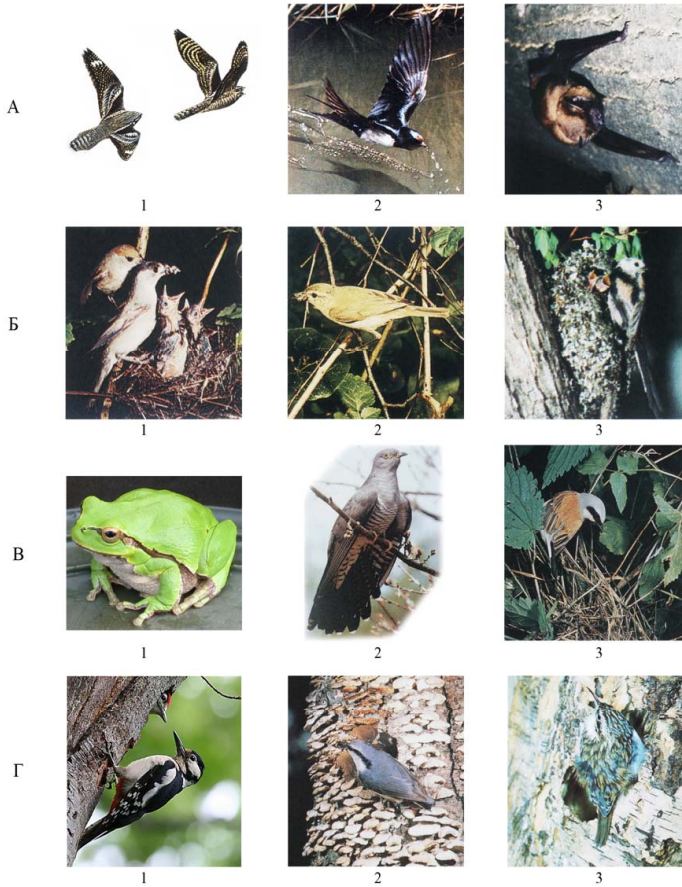


Рис. 32. Типові представники хребетних, які здійснюють контроль над розвитком комах-фітофагів у кронному ярусі у лісових екосистемах:

A – в повітряному оточенні: 1 – дрімлюга (*Caprimulgus europaeus*), 2 – ластівка сільська (*Hirundo rustica*), 3 – вечірниця руда (*Nyctalus noctula*); *B* – у верхньому ярусі крони: 1 – кропив'янка чорноголова (*Sylvia atricapilla*), 2 – вівчарик-ковалик (*Phylloscopus collybita*), 3 – синиця довгохвоста (*Aegithalos caudata*); *V* – у нижньому ярусі крони: 1 – кравка звичайна (*Hyla arborea*), 2 – зозуля звичайна (*Cisticola capensis*), 3 – сорокопуд терновий (*Lanius callurio*); *Г* – у стовбурній частині деревостану: 1 – дятел звичайний (*Dendrocopos major*), 2 – повзик (*Sitta europaea*), 3 – підкоришник звичайний (*Certhia familiaris*)

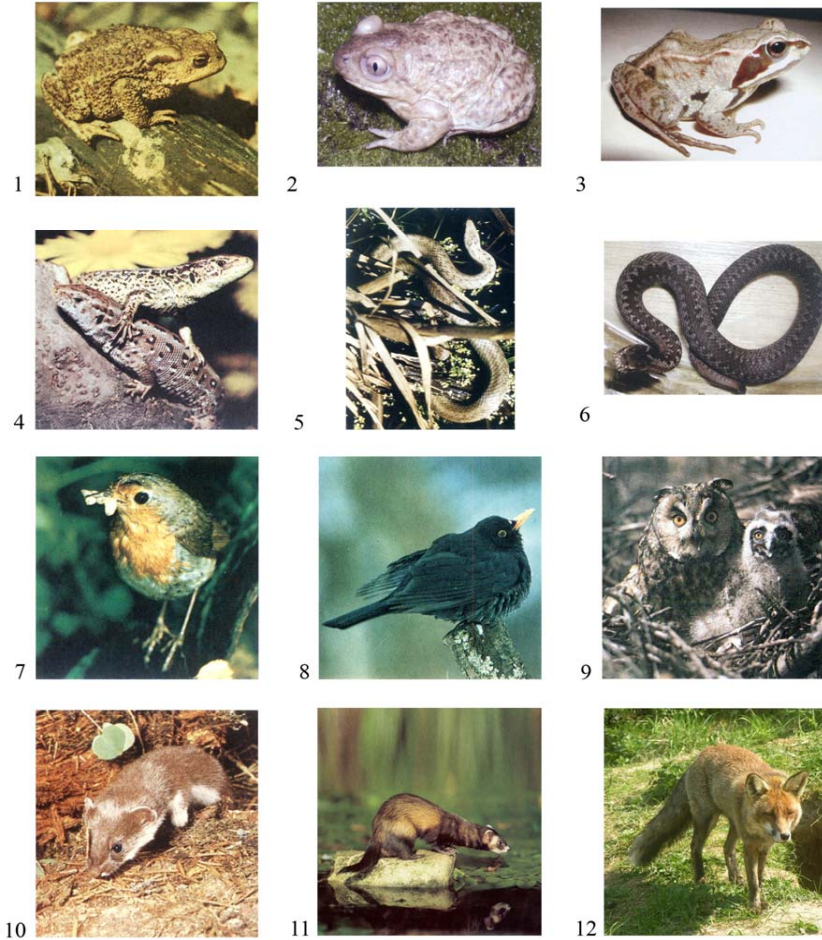


Рис. 33. Типові представники хребетних, які здійснюють контроль над розвитком фітофагів у приземному ярусі (травостій) у лісових біогеоценозах:

Земноводні: 1 – ропуха сіра (*Bufo bufo*), 2 – жаба часникова або часничниця (*Pelobates fuscus*), 3 – жаба гостроморда (*Rana arvalis*); Плазуни: 4 – ящірка прудка (*Lacerta agilis*), 5 – мідянка (*Coronella austriaca*), 6 – гадюка лісова (*Vipera berus*); Птахи: 7 – вільшанка (*Erithacus rubecula*), 8 – дрізд чорний (*Turdus merula*), 9 – сова вухата (*Asio otus*); Ссавці: 10 – ласка (*Mustela nivalis*), 11 – тхір чорний (*Mustela putorius*), 12 – лис звичайний (*Vulpes vulpes*)

логічні форми (озерна і ставкова жаби, голяф, жаба-бик тощо). Вони активні в основному в денні часи і споживають різноманітних комах, ракоподібних, моллюсків і навіть мишоподібних гризунів, землерийок і в деяких випадках дрібних птахів. Своєю трофікою вони забезпечують збереження приросту продукції автотрофів у водних і прибережних екосистемах.



Рис. 34. Типові представники хребетних, які здійснюють контроль над розвитком фітофагів у ґрунтовому горизонті лісових біогеоценозів:

*Птахи: 1 – слуква (вальдшнеп) (Scolopax rusticola), 2 – одуд (Uropygia eops);
Ссавці: 3 – мідія звичайна (Sorex araneus), 4 – кріт європейський (Talpa europaea)*

Бурі жаби – трав'яна, гостроморда та інші – пов'язані здебільшого з наземними екосистемами. У водних системах вони з'являються тільки в період розмноження. Активні в нічний період і трофічний тиск здійснюють на нічних фітофагів. В Україні найбільше поширені трав'яна і гостроморда жаби. У світі до цієї родини належить понад 400 видів.

Із родини ропух (*Bufo*) в Україні найбільше поширені зелена та сіра ропухи. У світі ця родина налічує до 450 видів. Зелена та

сіра ропухи серед земноводних найбільше пристосовані до сухопутного способу життя і теж активні вночі. Живляться вони переважно комахами, які населяють надземний біогеогоризонт. До нічних видів земноводних належить поширена звичайна часникова жаба із родини часникових жаб (*Pelobatidae*), яка налічує у світі 50 видів. Відзначається значним ступенем еврибіонтності, нічним способом життя і активним ґрунториттям.

Усі згадані види здійснюють трофічний тиск на жертви (переважно комах) трав'яного ярусу. Верхній кронний та чагарниковий рівні перебувають під трофічним контролем представників родини Hylidae, яка налічує понад 400 видів, що розповсюджені переважно в тропічних і субтропічних областях. В Україні зустрічається єдиний вид – квакша звичайна. Її здобич – різні комахи чагарників і крон дерев, де серед літаючих форм налічується до 18 % від усього її раціону.

Об'єктами живлення земноводних є комахи, серед яких переважають фітофаги. Так, в умовах степових лісів України вони знищують до 150 різних видів. За період активної діяльності вони вилучають у різних лісових екосистемах 0,21 – 15,6 т/км² фітофагів. Це призводить до зниження біомаси в заплавах дібровах лускокрилих тільки за липень на 34 %, жуків-фітофагів – на 22, прямокрилих – на 8,4, молюсків – на 9 %. Загалом земноводні в заплавах дібровах понижують біомасу комах-фітофагів – на 16,7 %, в аренних борах – на 15,6, у штучних лісових насадженнях на плакорі – на 2,3 %. В дібровах Московської області тільки гостроморді жаби підвищують смертність листовійок на різних стадіях їх розвитку (гусінь, лялечки, імаго) на 6,1 %. Вплив земноводних на біомасу ссавців-фітофагів (миші, нориці) незначний – 0,05 – 0,10 % (рис. 35, 36). Але у випадках суттєвого порушення екосистем зелені жаби, особливо озерна, можуть змінювати характер трофіки. Так, наприклад, при трансформації заплавної діброви у Західному Донбасі під впливом випрацьовування вугільних шарів відбувається просадка ґрунтів, вимокання кореневих систем деревостану із значною частиною його загибелі. Разом із цим збіднюється кількісний склад комах як основного корму жаби озерної і збільшується кількість мишоподібних гризунів (мишей, нориць).

В умовах, що складаються під впливом трансформації заплавної діброви, жаба озерна переходить на живлення гризунами. У шлунках понад 60 % відловлених жаб знайдені залишки мишей і нориць. В її раціоні за ваговими показниками вони склали понад 82 % (Булахов, 1977).

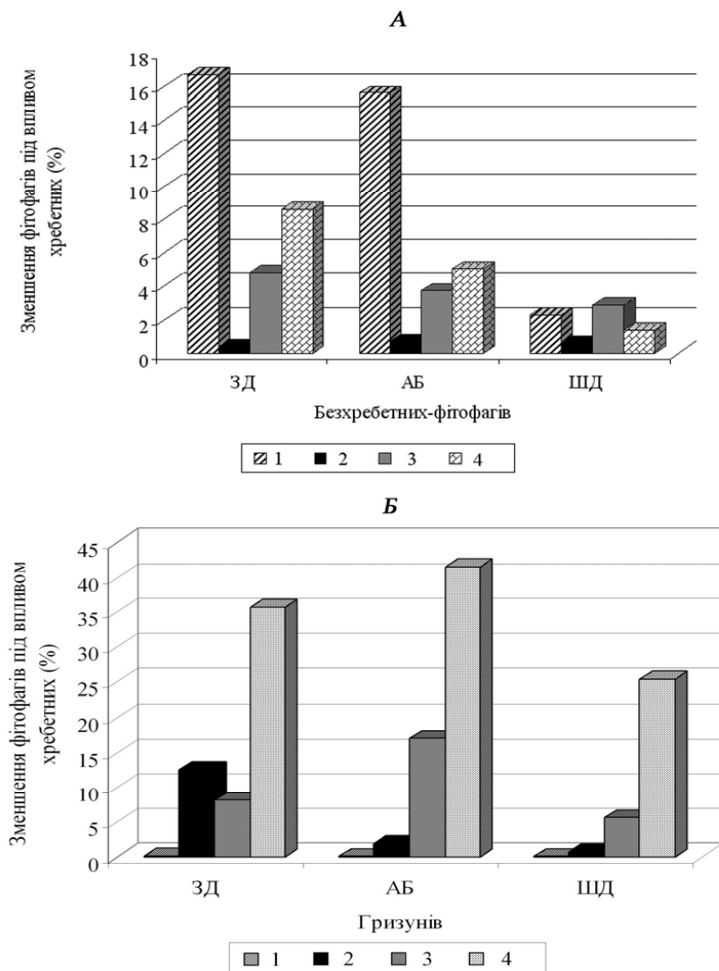


Рис. 35. Вплив хребетних на біомасу (у %) тварин-фітофагів (А – безхребетних фітофагів, Б – гризунів) у степових лісах України (за даними В. Л. Булахова, 1980):

1 – земноводні, 2 – плазуни, 3 – птахи, 4 – ссавці;
 ЗД – заплавна діброва, АБ – аренний бір, ШД – штучний дубняк на плакорі

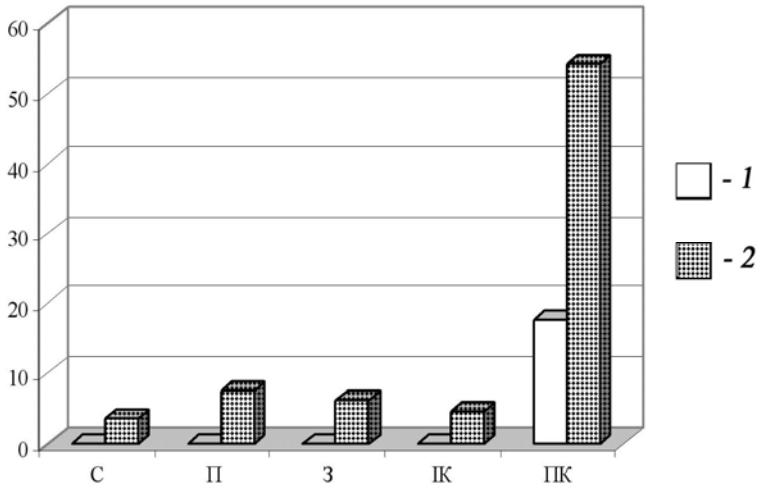


Рис. 36. Смертність (у %) листовійок (*Totrix viridana* і *Cacoecia crataegana*) у дубовому лісі від впливу різних винищувачів за дворічний період у червні (Московська обл.) (за матеріалами А. А. Іноземцева, 1978):

1 – яйця комах, 2 – загальна кількість гусені, лялечок та імаго;

С – савці, П – птахи, З – земноводні, КК – хижі комах, ПК – паразитичні комахи

Клас ПЛАЗУНИ – REPTILIA

Плазуни представлені різними трофічними групами, де домінують зоофаги (понад 97 % всіх видів). До зоофагів належать понад 6 100 видів, до фітофагів (у тому числі факультативних – близько 150 видів). Дрібні плазуни (ящірки, гекони, агами, змії) живляться безхребетними – комахами, павуками, багатоніжками та ін.), плазуни середніх і великих розмірів є здебільшого типовими хижаками (міофагами, які живляться савцями, птахами, плазунами, земноводними).

Багато плазунів здійснюють трофічний вплив на фітофагів, що сприяє захисту первинної продукції автотрофів у кронному біогеогеографічному горизонті тропічних лісів (хамелеони, багато видів ігуан), у чагарниковому горизонті (ігуани, агами) і в наземному ярусі – домінують більшість плазунів (ящірки і дрібні змії). Фауна плазунів України представлена лише зоофагами, де переважають ентомофаги (ящірки, яшур-

ки, кримські гекони, дрібні змії (мідянки, гадюка степова), міофаги представлені зміями середнього розміру (гадюки, полози, вужі). Всі вони належать до ряду лускатих (*Squamata*) і, переважно, до родин справжніх ящірок (*Lacertidae*), вужоподібних (*Colubridae*), гадюкових (*Viperidae*). У місцях перебування вони знешкоджують багато комах-фітофагів і гризунів. Фітофаги в живленні дрібних плазунів за біомасою займають в різних регіонах 45 – 69 %, у живленні плазунів середнього розміру – до 60 – 80 %.

В умовах степових екосистем і степових лісів України плазуни доповнюють трофічний контроль за розвитком багатьох видів фітофагів-комах і гризунів. На відміну від земноводних, вони (ящірки) полюють переважно в денні часи, плазуни – в присмеркові. В їх раціоні нараховують до 300 видів об'єктів живлення, і в різних екосистемах вони вилучають 0,11–0,46 т/км² фітофагів. Найбільші показники в цілинних ділянках, полезахисних смугах і штучних лісових насадженнях на плакорі та в аренних борах. Ефективність їх трофічного тиску на комах-фітофагів значно менша, ніж у земноводних, що зумовлено їх низькою загальною чисельністю. Біомасу комах-фітофагів вони понижують лише на 0,1 – 0,7 %. Біомаса лускокрилих понижується на 0,15 – 2,4, жуків – на 0,2 – 1,4; клопів – на 0,01 %. Більш ефективно понижується біомаса гризунів (0,3 – 12,6 %; див. рис. 35).

Клас ПТАХИ – *AVES*

Птахи належать до тварин з великою різноманітністю трофічних груп, високою тратою енергії та інтенсивним живленням. Їм серед хребетних належить перше місце у знищенні різних фітофагів-комах та їх личинок, молюсків, гризунів, зайцеподібних. Це зумовлено великою кількістю птахів-зоофагів, їх активним способом життя і спроможністю утворювати значні зграї. У світовій фауні птахів до облігатних і факультативних зоофагів належить майже 7,5 тисячі видів із 143 родин (тобто 88,2 і 82,7 %), в тому числі близько 3 тисяч видів облігатних і понад 3 тисячі факультативних ентомофагів та понад 400 видів облігатних хижаків-міофагів. В Україні облігатні і факультативні зоофаги нараховують 361 вид із 370 (97,6 %) із 55 родин (94,8 % від усієї кількості родин). Серед них облігатні ентомофаги складають 82 види (22,2 % від усієї орнітофауни України), факультативні ентомофаги – 95 видів (25,7), міофаги – 42 види (11,4 %), решта належать до гігрофагів, іхтіофагів та інших зоофагів. До облігатних птахів-ентомофагів світу належать родини ківі (*Apterygidae*), дрімлюго-

вих (*Caprimulgidae*), серпокрильців (*Apodidae*), одудових (*Upupidae*), куролювих (*Leptosomatidae*), зозулевих (*Cuculidae*), якамарових (*Galbulidae*), пуховкових (*Bucconidae*), рожеклювих (*Eurylaimidae*), гусенеїдів (*Conopophagidae*), тиранових (*Tyrannidae*), пітових (*Pittidae*), вивільгових (*Oriolidae*), ластівкових (*Hirundinidae*), синицевих (*Paridae*), кропив'янкових (*Sylviidae*) та інших. До факультативних ентомофагів – тінамових (*Tinamidae*), краксових (*Cracidae*), цесаркових (*Numididae*), трогонових (*Trogonidae*), тодієвих (*Todidae*), дятлових (*Picidae*), жайворонків (*Alaudidae*), повзикових (*Sittidae*), трупіалових (*Icteridae*), ткачикових (*Ploceidae*), вівсянкових (*Emberizidae*), в'юркових (*Fringillidae*), дроздових (*Turdidae*) тощо. Домінування ентомофагів і міофагів дозволяє птахам забезпечувати високий рівень контролю над розвитком різноманітних фітофагів.

Крім того, контроль забезпечується майже на всіх біогоризонтах – кронному, стовбурному, чагарниковому, травостійному, ґрунтовому, а також протягом усієї доби. У верхніх ярусах крони лісових біогеоценозів добувають корм переважно кропив'янки, вівчарики, довгохвості синиці, вивільга, гаїчки. В нижніх ярусах – сорокопуди, мухоловки, горихвістки, зозулі. Збирають корм з охопленням усієї крони синиці, дубоноси, горобці, сойки, звичайні шпаки. Стовбури обстежують і добувають корм як з їх поверхні, так і з підкорової і внутрішньої частини стовбура дерева дятли, повзики, підкоришники. На землі і в ґрунті збирають кормові об'єкти, зосереджені в травостой, підстилці і ґрунті вальдшнепи, одуди, сиворакші, пліски, крутиголовки, вільшанки, солов'ї, дрозди. В повітрі на галявинах добувають корм ластівки, бджолоїдки, козодой, частково мухоловки (див. рис. 32, 33).

Загальний вплив птахів на розвиток різноманітних фітофагів досить значний. У степових лісах України птахи вилучають в різних екосистемах 1,4 – 11,1 т/км² фітофагів. В заплавних дібровах тільки в липні біомаса комах-фітофагів знижується на 4,8, в аренних борах – на 8,7, у штучних насадженнях на плакорі – на 2,9 %. Маса лускокрилих у цих лісових екосистемах відповідно знижується на 7,6, 14,1 і 4,2 %; жуків – на 5,7; 13,7 і 3,5 %; клопів – на 2,6; 3,5 і 2,2 %; пильщиків – на 5,0; 8,7 і 0,5 %; прямокрилих – на 0,8; 6,6 і 2,2 %; рівнокрилих – на 0,9; 2,3 і 0,6 %; слимаків – на 1,6; 2,5 і 0,6 %. В середній смузі Східної Європи птахи знижують біомасу листовійок на 7,5 % (рис. 36, 37).

Різні ксилофаги перебувають під значним тиском різних дятлів. За спостереженнями Г. Є. Королькової (1963), чисельність малого ясеневого лубоїда в різні пори року зменшується на 12 – 53, заболон-

ників – на 33 – 69, вусачів – на 75 – 83, червецю в'їдливого в молодих насадженнях – на 20 – 30, у старих – на 80 – 90 %. Експериментальні роботи цього дослідника шляхом ізоляції дуба від дії птахів показали, що чисельність гусені шовкопряда непарного знижується на 42,4, лялечок – на 72; гусені золотогоуза відповідно – на 45,1 і на 62,1 %; п'ядуна зимового – на 41,3 і 43,2 % (рис. 37). В Маріупольському лісництві на Донеччині великі синиці (*Parus major*) винищили 75 % золотогоуза (Воронцов, Харитонова, 1977). Особливо велике значення птахів у винищенні фітофагів під час осінніх міграцій. Так, у лісосмугах нижнього Придніпров'я дрозди та шпаки понижують чисельність черепашки шкідливої до 74 %.

Серед багатьох видів птахів розвинена трофічна спеціалізація відносно різних груп комах. Так, вивільга, в основному, споживає гладку, не вкриту колючими волосками гусінь. Зозулі – переважно волосисту гусінь. Зяблик з усіх комах віддає перевагу жукам, крутиголовка – мурахам.

У степових районах птахи відіграють важливу роль у винищенні гризунів – особливо мишей і нориць. На них полюють канюки, луні, боривітри і багато інших хижих птахів із родин яструбових (Accipitridae) і соколинних (Falconidae). До активних винищувачів шкідливих гризунів належать усі сови (Strigidae). За добу хижі птахи, зокрема й сови, можуть винищувати 5 – 18 особин гризунів. Уявлення про апетит деяких із них можуть дати підрахунки кількості з'їденої їжі за рік. Так, австралійською сипухою протягом року з'їдено 1 407 мишей, 143 пацюки, 7 кажанів, 5 крільчат, 375 горобців, 23 шпаки, 24 різні дрібні птахи, 4 ящірки, 174 жаби, 25 великих нічних метеликів. У різних лісових біогеоценозах і агроценозах степової зони України загальна біомаса гризунів через хижих птахів і ссавців знижується на 13,6 – 41,5 % (див. рис. 35).

Найбільший інтерес як чинники регуляції фітофагів викликають комахоїдні, куницеві. Кріт і землерийки, а також деякі представники куницевих (ласка, горностай, тхори, куна лісова, борсук) знищують безліч різних комах-фітофагів і гризунів. Значну частину їстівних об'єктів становлять гризуни і для лисиць. Так, борсук за добу може винищувати до 500 личинок травневого хруща. Землерийки і миші винищують значну кількість комах-фітофагів, фази розвитку яких проходять у ґрунті і підстилці (пильщики, п'ядуни, ковалики тощо).

За даними комплексних екологічних досліджень дніпропетровських зоологів, ссавці вилучають в різних степових лісах 0,6 – 18,8 т/км²

фітофагів, у тому числі 0,15 – 17,5 т/км² безхребетних-фітофагів і 0,1 – 1,6 т/км² – хребетних-фітофагів. Їх трофічний тиск сприяє зменшенню біомаси безхребетних-комах на 6,0 % – в аренних борах, на 8,6 – заплавних дібровах і на 1,4 % у штучних лісових насадженнях. Ступінь впливу ссавців на гризунів більш ефективний і складає 8,1 – 41,5 %, в тому числі в аренних борах 4,5, в заплавних дібровах – 35,7, у штучних лісових масивах – 25,4, в лісосмугах – 8,6 % (рис. 35).

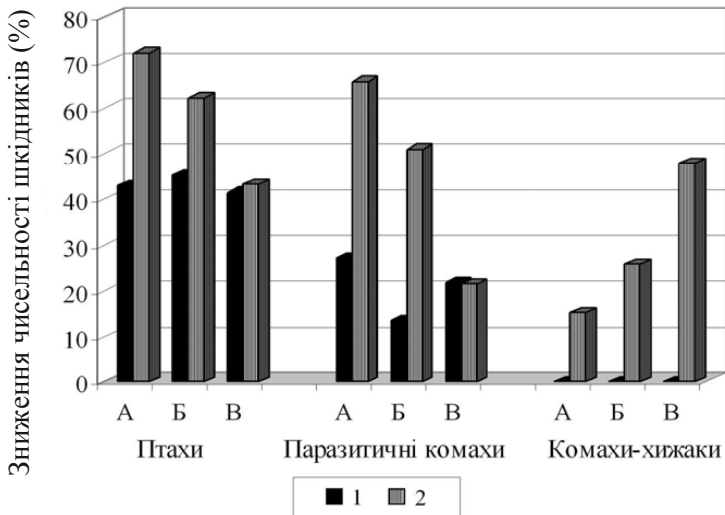


Рис. 37. Зниження чисельності шкідників дуба птахами і комахами (у % від загальної кількості шкідників на ізольованих від птахів і комах ділянках) (за матеріалами Г. Є. Королькової, 1963):

1 – гусінь, 2 – лялечки;

А – шовкопряд непарний, Б – золотогуз, В – п'ядун зимовий

За липень у заплавній діброві ссавці понижують біомасу жуків-фітофагів на 16, лускокрилих – на 2,2, клопів – на 7,4, прямокрилих – на 6,9, пильщиків – на 3,3 %.

У дібровах середньої смуги Східної Європи ссавці підвищують смертність різних листовійок на 3,6 % (див. рис. 36).

БЕЗХРЕБЕТНІ ТВАРИНИ

Безхребетні як природні вороги фітофагів представлені численними таксономічними групами. Це перш за все дуже численний і різноманітний клас комах (*Insecta*) і клас павукоподібних (*Arachnida*) із типу членистоногих (*Arthropoda*), клас нематоди (*Nematoda*) із типу первиннопорожнинних (*Nemathelminthes*), тип апікомплексних (*Apicomplexa*) і тип мікроспоридій (*Microsporidia*) із підцарства найпростіших (*Protozoa*) і деякі інші (рис. 37 – 39).

Клас КОМАХИ – INSECTA

На розвиток фітофагів впливають як комахи-хижаки, так і комахи-паразитоїди. Найпомітніше діють на чисельний склад фітофагів представники таких рядів комах як бабки (*Odonata*), богомоли (*Mantoptera*), клопи (*Hemiptera*), трипси (*Thysanoptera*), жуки (*Coleoptera*), сітчастокрилі (*Neuroptera*), перетинчастокрилі (*Hymenoptera*), двокрилі (*Diptera*).

У ряді *бабку* (*Odonata*) всі представники, як дорослі, так і личинки, є ненажерливими хижаками. Імаго ведуть наземний спосіб життя, полюють удень (деякі, наприклад, бабки-коромисла – у присмерку) на різних комах, серед яких є багато фітофагів. Здобич бабки хапають на льоту. Хижі личинки мешкають у водних екосистемах.

До цього ряду належить понад 3 000 видів, здебільшого в теплих країнах. В Україні в їх складі налічується 200 видів, які входять у родини: красуні (*Calopterygidae*), стрілки (*Coenagrionidae*), лютки (*Lestidae*), справжні бабки (*Libellulidae*), коромисла (*Aeschnidae*), дідки (*Gomphidae*). Всі вони знищують дрібних комах, у тому числі значну кількість фітофагів, особливо літаючих форм. Найважливіші види бабок, які літають по луках, узліссях і лісових галявинах. Це різні стрілки (стрілка звичайна, стрілка еналягма блакитна, стрілка-плосконіжка); справжні бабки (бабка звичайна, бабка бронзово-зелена, бабка перев'язана та ін.); різні коромисла (дозорець, коромисло руде, коромисло сине) і дідок звичайний із родини дідків.

Ряд *богомолів* (*Mantoptera*) переважно розповсюджені в тропіках і субтропіках. В Україні їх усього 11 видів, які належать до двох родин – справжніх богомолів (*Manteidae*) і емпузових (*Empusidae*), де найчастіше трапляються богомол звичайний, богомол кримський, богомол-ірис, богомол емпуза. Богомоли дуже прожерливі, наприклад, богомол деревний із Середньої Азії. Його личинки живляться

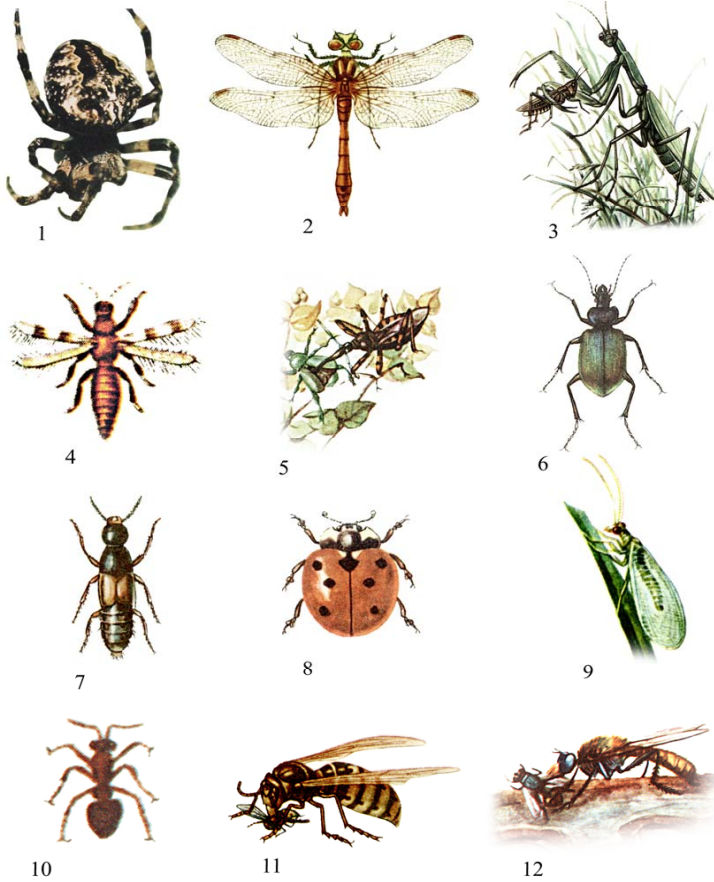


Рис. 38. Типові хижаки – безхребетні, які здійснюють контроль над розвитком комах-фітофагів:

1 – павуки: павук-хрестовик (*Araneus diadematus*); комаху (*Insecta*): 2 – одоната (*Odonata*): бабка звичайна (*Sympetrum vulgatum*); 3 – богомоли (*Mantoptera*): богомол звичайний (*Mantis religiosa*); 4 – трупці (*Thysanoptera*): трупць хижий (*Aeolothrips fasciatus*); 5 – клопи (*Hemiptera*): ринокорус темний (*Rhynocoris apiculatus*); жуки (*Coleoptera*): красотіл пахучий (*Calosoma sycophanta*); 7 – хижак короїдний (*Quedius brevicornis*); 8 – сонечко семикрапкове (*Coccinella septempunctata*); 9 – сітчастокрилі (*Neuroptera*): золотоочка велика (*Chrysopa vittata*); перетинчастокрилі (*Hymenoptera*): 10 – мурашка руда лісова (*Formica rufa*), 11 – шершень (*Vespa crabro*); двокрилі (*Diptera*): 12 – ляфрія руда (*Laphria flava*)

попелицями, а дорослі – великого і середнього розміру комахами; клопами, двокрилими, прямокрилими й іншими. Їх чисельність на одне дерево може досягати до 50 екземплярів. За вегетаційний період кожен може знищувати комах у загальній кількості до 1150 – 1300 г.

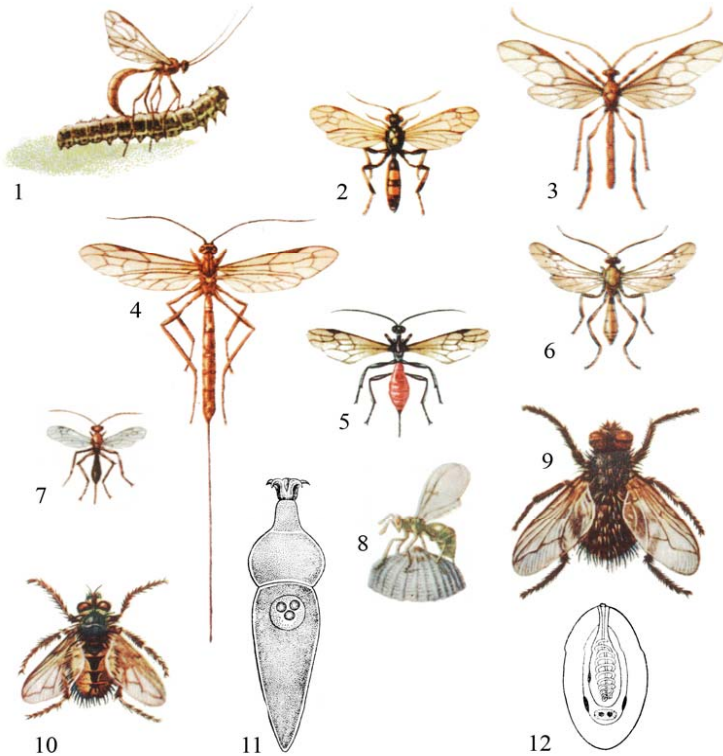


Рис. 39. Типові паразитоїди та паразити, які впливають на чисельність комах-фітофагів:

1 – панік (*Paniscus fuscicornis*); 2 – амбітел арматор (*Ambiteles armatorius*); 3 – офіон жовтий (*Ophion luteus*); 4 – талеса (*Thalessa superba*); 5 – іфіаулак (*Iphiaulax impostor*); 6 – рогас жовтий (*Rogas circumscriptus*); 7 – метеорус (*Meteorus versicolor*); хальциди (*Chalcididae*); 8 – трихограма (*Trichogramma mirabilis*); 9 – тахіни (*Tachinidae*): тахіна велика (*Phasia crassipennis*); 10 – тахіна церомазія (*Ceromasia nigripes*); споровики (*Sporozoa*): 11 – грегарина (*Stylocephalus longicollis*); мікроспоридії (*Microsporidia*): 12 – плістофора (*Plistophora sp.*)

У ряді *клопів* багато хижаків, які відіграють важливу роль у регулюванні фітофагів комах і кліщів. Вони належать до родин хижаків-крихіток (*Anthosoridae*), сліпняків (*Miridae*), клопів-мисливців (*Nabidae*), клопів-хижаків (*Reduviidae*) і щитників (*Pentatomidae*).

Хижаки-крихітки – антокорис звичайний і лісовий – живляться кліщами, попелицями, медяницями. Представники сліпняків – дереококориси знищують павутинних кліщів, попелиць, дрібну гусінь і яйця лускокрилих (американського білого метелика, яблуневу міль, стетокотус – грушового клопа. Із родини щитників види пікромерус і арма вільхова хижакують за рахунок понад 100 видів комах, в т. ч. гусені американського білого метелика, непарного похідного і кільчастого шовкопрядів, самиць п'ядуна зимового; перилус і подизус – на листовійках.

У ряді *жуки* (*Coleoptera*) найбільшу роль у здійсненні трофічного контролю за розвитком фітофагів-безхребетних відіграють види з родин турунів (*Carabidae*), стафілінід (*Staphylinidae*), сонечок (*Coccinellidae*).

Родина турунів представлена рухливими жуками, які мешкають на поверхні ґрунту, а личинки – в ґрунті. Більшість турунів – хижаки, які живляться комахами, слимаками. Великого розміру красотіли знищують гусінь непарного шовкопряда, лугового метелика, совок та інших. Кримський турун знешкоджує молюсків. Також важливу роль відіграють бігунці, скакуни та інші.

Імаго і личинки жуків із родини стафілінід мешкають у підстилці, під корою дерев, у норах, гніздах птахів і ссавців, мурашниках і термітниках. Дорослі жуки алеохари живляться яйцями і личинками капустяних і цибулевих квіткових. Личинки *Aleochara* – зовнішні паразити личинки старшого віку зазначених видів мух. Жук олігота винищує павутинних кліщів.

Серед численних хижаків родини сонечок найбільш відомі: сонечко семикрапкове, п'ятикрапкове, чотирнадцятикрапкове, однокрапкове. Крім попелиць вони споживають листоблішок, а хілокорус бруньковидний – мучнистих черв'ячків, стеторус – павутинних кліщів.

У ряді *сітчастокрилих* (*Neuroptera*) велика кількість видів – хижаки. При цьому часто їх личинки і дорослі живляться одними і тими ж об'єктами. Найбільше значення у здійсненні контролю над розвитком фітофагів мають представники родин золотоочкові (*Chrysopidae*) і геморобіід (*Nemerobiidae*). Золотоочки живляться попелицями, лис-

тоблїшками, дрібними личинками пильщиків, жуками і лускокрилими, павутинними кліщами. Золотоочка семикрапкова проявляє хижацтво як на личинковій, так і імагінальній стадії, інші – на одній із стадій, але здебільшого на личинковій (особливо золотоочка звичайна).

Ряд *перетинчастокрилих* (Hymenoptera) за способом життя і трофічної спеціалізації дуже різноманітний. Серед них трапляються типові фітофаги, галоутворювачі, споживачі нектару і пилку, хижаки і паразитоїди. Найбільшу роль у збереженні первинної продукції автотрофів відіграють родини їздців-іхневмонід (Ichneumonidae), їздців-браконід (Braconidae), афідіїд (Aphidiidae), афелінід (Aphelinidae), енциптрид (Encytridae), еулофід (Eulophidae), птеромалід (Pteromalidae), трихограм (Trichogrammatidae), сцеліонід (Scelionidae), вуколід (Eucolidae), сколій (Scoliidae), мурашки (Formicidae) та інші. Серед перетинчастокрилих, які знищують фітофагів, значне місце посідають паразитоїди. Вони включають як зовнішніх, так і внутрішніх паразитів. Зовнішній паразитизм найбільш характерний для видів, які заселяють хазяїв, що ведуть переважно потайний спосіб життя (личинки жуків і метеликів, які мешкають під корою, в ходах деревини, у згорнутих листках тощо). Значно більше видів належать до внутрішніх паразитів, які заселяють клопів, жуків, метеликів, пильщиків, мух. Більшість таких видів живуть у личинках хазяїв, а в окремих випадках заселяють їх ще у фазі яйця або лялечки. Дорослих хазяїв заселяють рідше.

У великій родині їздців-іхневмонід личинки паразитують в яйцях, личинках і лялечках комах. Дорослі живляться пилком, нектаром квітів, виділеннями попелиць і кокцид. Саміці деяких видів споживають гемолімфу хазяїв. Найбільш відомі паразити личинок комах – їздці: паніск, амбітел, вадатор, арматор, риса, офелон, які паразитують на личинках лускокрилих (коконопряди, совки, листовійки), пильщиків, рогахостів. На дорослих особинах багатьох лускокрилих (шовкопряди, коконопряди, совки), на жуках-вусачах і златках – їздець ефіальт, на пильщиках – їздець мезолепт тощо.

Представники родини їздців-браконід паразитують в організмі як дорослих особин, так і личинок окремих груп комах. Личинки апантелеса біляночного паразитують у тілі гусениць біланів шовкопрядів, а апантелеса гастропаха – у тілі совок. Габробракен – ефективний паразитоїд дорослих лускокрилих.

Різні представники родини афідіїд (афідіус, праон та ін.) – внутрішні паразити попелиць. Більшість афелінід – паразити кокцид, по-

пелиць і білокрилок. До найбільш ефективних ентомофагів належать специфічні паразити кривавої попелиці – афелінус, внутрішній паразит каліфорнійська щитівка – проспальтела, зовнішній – того ж фітофага – афітис короткобахромчастий.

Родина енциртид представлена досить значною кількістю паразитів, що розвиваються на червчиках, щитівках, жуках, лускокрилих тощо. До більш важливих належать бластокрипси, мікротериси, псевдофікуси та інші.

У родині птеромалід дорослі комахи живляться гемолімфою фітофагів, а личинки більшості видів є зовнішніми груповими паразитами личинок і лялечок жуків, лускокрилих, перетинчастокрилих, двокрилих. Деякі види є паразитами яєць. До них належать птеромалуси – паразити біланів; хомопорус – паразит дорослих личинок гессенської мухи й інших.

Личинки представників родин трихограматид і сцеліонід є винятково паразитами яєць комах різних рядів і родин, особливо – лускокрилих. Представники родини еуколіїд (трибліграфа та ін.) є первинними паразитами двокрилих, в тому числі загрозливих шкідників.

До типових хижаків перетинчастокрилих належать багато представників мурашок. До активних ентомофагів в Україні можна віднести руду лісову мурашку і багато інших: *Formica cinerea*, *F. pratensis*, *Camponotus vagus*. Середніх розмірів поселення мурашки лісової рудої за добу, за даними В. Є. Лиховидова (1973), спроможні знищувати до 4 500 комах, що належать до 65 видів, серед яких основу раціону за кількістю (в %) складають листовійки (до 20 %), мухи (19,4), комарі-довгоніжки (9,5), ковалики (4,7 %). Фітофаги із числа свіжих об'єктів у живленні мурашок складають 54 %. Одне поселення *F. cinerea* за добу знищує до 700 екз. комах із перевагою довгоносиків, листовійок. Свіжі об'єкти в здобичі цього виду зустрічаються в 68 %, з яких на частку шкідливих відносять 47 %. В протиерозійних лісових насадженнях сім'я *F. pratensis* знищує за добу до 1 000 екз. комах, де цикади, саранові, листовійки й інші фітофаги складають 40 %. Заслугує уваги трофіка *C. vagus*: добова здобич налічує 200 – 250 особин комах, де домінують листовійки, молі, ковалики й інші фітофаги (50 % за кількістю).

У заплавлених дібровах і судібровах степової зони України мурашки при наявності 5 гнізд на 1 га здатні знизити чисельність гусениць I – II вікових груп на 1,7 – 3,3, III віку – 6,9 – 10,7, IV – V віку – на 26,7 – 33,3, лялечок на 13,2 – 19,0 %. У степових лісах мурашки змен-

пують чисельність зеленої листовійки на 40 – 50 %, ефективно застерігаючи появу її масового розмноження.

Представники родини сколій (сколія мохната, жовтолоба, чотирикрапкова та ін.) знищують багато дрібного і середнього розміру пластинчастовусих жуків. Складчастокрилі (шершні) і рийні оси (бембекс, церцерис піщаний, тахіт, амофіла піщана, оса – товстонога велика, мелін, лара, сфекс) добувають і вигодовують своїх личинок переважно личинками і дорослими комахами гедзів і мух, лускокрилих, коників, сарани й інших комах, а також дрібних слимаків.

Ряд *двокрилих* (Diptera) представлений багатьма різноманітними трофічними групами: типовими кровососами, споживачами органічних залишків тваринного і рослинного походження, різними фітофагами, нектарофагами, а також великою групою паразитів і хижаків – ентомофагів. Для захисту первинної продукції (рослинність) становлять значний інтерес види із родин галиць (Cecidomyiidae), ктирів (Asilidae), тахін (Tachinidae), дзижчал (Bombyliidae), дзюрчалок (Syrphidae) тощо.

Представники родини галиць у дорослому стані не живляться. Із великого числа видів є порівняно невелика група хижаків і паразитів багатьох артроподів – фітофагів. Наприклад, у спектр живлення афідимізи входить понад 60 видів попелиць. Деякі галиці живляться червчиками, листоблішками, блокрилками, трипсами.

Дорослі представники родини дзюрчалок живляться нектаром та пилком. Їх личинки є хижаками і знищують попелиць, хермесів, кокцид, цикадок, трипсів і дрібну гусінь метеликів.

Усі личинки представників родини тахін є паразитами комах. Личинки тахіни ернестії паразитують на гусені соснової совки; тахіни великої – на гусені коконопрядів; білеї – на личинках пластинчастовусих, тахіни рудої – на гусені шовкопрядів, коконопрядів і совок, личинках пильщиків. На дорослих клопах-черепашках, остроголових та інших паразитують сіра, золотиста і строката фазія.

Представники родини ктирів майже всі хижаки (ктир яструбниця, ктир тевтонський, ктир велетенський) і полюють на різних комах-фітофагів, а личинки ктирів-ляфрїй живляться личинками ксилофагів.

У комплексі хижі і паразитоїдні комахи здійснюють ефективний контроль за розвитком різноманітних фітофагів. За різними даними, у дібровах Східної Європи хижі комахи понижують загальний кількісний розвиток лише одних листовійок на 4,5 – 10 % (Иноземцев, 1978). Безпосередньо комахи-хижаки (Королькова, 1963) зменшу-

ють чисельність лялечок непарного шовкопряда на 15,1 %, золотогузка – на 15,6, п’ядуна зимового – на 47,8 % (див. рис. 36, 37).

Діяльність паразитоїдних комах значно ефективніша. В тих же самих умовах вони знижують чисельність листовійок на 17 – 20 % на фазах личинки, лялечки, імаго і на 54,1 % – на фазі яйця. Паразитоїдні комахи зменшують чисельність непарного шовкопряда на фазі личинки (гусені) на 26,9 %, лялечки – 65,7, золотогузки – відповідно на 13,5 і 50,9 %, п’ядуна зимового – на 21,7 і 21,4 % (див. рис. 36, 37).

Клас ПАВУКОПОДІБНІ – ARACHNIDA

Павукоподібні, представлені різноманітними хеліцеровими, нараховують до 35 тис. видів, які входять до 13 рядів. Значний біотичний контроль за розвитком різноманітних фітофагів здійснюють представники з підкласів скорпіони (Scorpiones) (із родин теліфони (Uropygi), тартаруди (Tartarides), фрини або фітутоногі (Amblypygi), кененії (Palpigradi) тощо), псевдоскорпіони (Pseudoscorpiones), сольпуги (Solifugae), косарики (Opiliones), павуки (Aranei) і кліщі (Acarina) із групи Parasitiformes. Крім останнього підкласу, всі інші павукоподібні є хижаками, які споживають безліч дрібних і середнього розміру фітофагів-безхребетних (у спектрі живлення домінують комахи, слимаки). Переважно вони ведуть нічний спосіб життя і знищують здебільшого нічних видів тварин, де домінують літаючі форми. Найбільш прожерливими серед них є сольпуги і павуки.

Доволі цікавий ряд паразитоморфних кліщів, який включає понад 300 родин із різноманітним типом живлення, серед яких близько половини пов’язані з комахами й іншими кліщами. Деякі з них використовують артрод для переміщення в просторі, інші мешкають у підстилці, в деревині, яка гніє, і живляться дрібними первиннобезкрилими комахами і панцирними кліщами. Личинки більшості видів водяних кліщів паразитують, а німфи і дорослі живляться різними артрододами. Значна кількість видів належить до хижаків, рідше до паразитів комах і кліщів, які значною мірою регулюють розвиток фітофагів.

Найбільш відомі фітосеїди (Phitoseidae), куди входить понад 600 видів. Вони широко представлені в агроценозах та інших екосистемах. Особливо активний у зниженні павутинних кліщів хижак фітосеїюлюс, який використовується як об’єкт біологічних засобів боротьби зі шкідниками.

Клас НЕМАТОДИ – NEMATODA

Клас нематод належить до типу круглих червів. Nematoda поділяються на дві групи – факультативних і облігатних паразитів; пов'язані з багатьма видами комах, менше кліщів.

Перші використовують комах як засоби пересування або як джерела поживних речовин. Так, деякі представники родин теластоматид (Telastomatidae) і оксіурид (Oxyuridae) мешкають в кишечнику комах: прямокрилих, жуків, рідше лускокрилих.

Із факультативних паразитів найбільшу роль у регуляції фітофагів відіграють нематоди із родини штейнерматид (Steinernematidae). Відомо майже 20 видів цієї родини, серед яких найцікавіші неоплектани, споріднені симбіотичними зв'язками із бактеріями роду ахромобактер. Інвазійні личинки нематод разом з їжею або через покриви проникають у тіло хазяїна і заносять бактерії, які активно розмножуються і протягом 24 – 28 годин викликають смерть комахи від септицемії. Самі ж нематоди живляться бактеріями і тканинами мертвого хазяїна, рештки тіла якого покидають у фазі личинки через декілька поколінь.

До облігатних паразитів належать нематоди, які розвиваються в тілі живого організму за рахунок його тканин. До цієї групи входять представники родини мермитид (Mermithidae) – тонкі ниткоподібні круглі черви. Заселення ними комахи може бути пасивним, разом з їжею у фазі яйця чи личинки, або активним – проникнення личинок у тіло хазяїна через покриви. В тілі хазяїна мерметиди перебувають від одного місяця до року. В результаті їх дії сповільняється ріст комахи, зменшується її активність, плодючість, або вона стає стерильною.

НАЙПРОСТІШІ – PROTOZOA

Найпростіші можуть викликати епізоотії комах-фітофагів. У зв'язку з паразитизмом у них утворився особливий життєвий цикл, який складається з послідовної зміни безстатевого розмноження шляхом багаторазового поділу, утворення статевих клітин, гамет, формування спор з декількома зародками. Спори досить стійкі, що сприяє їх виживанню за межами хазяїна і широкому розповсюдженню. Переважно до них належать представники типу апікомплексних (Apicomplexa) і мікроспоридій (Microspora).

Із споровиків слід відзначити паразита хлібного туруна – грегарину візрі з підкласу грегарин (Gregarinia); аделіну триболію з підкла-

су кокцидій (*Coccidia*), які мешкають у тілі хрущаків, а також аделіну меснілі, що мешкає в тілі вогнівок і молей.

У типі мікроспоридій найважливіші представники ряду мікроспоридій (*Microsporidia*), які викликають пєбрину у шовкопрядів. Зараз відомо понад 200 видів комах, пов'язаних хоча б з одним із видів мікроспоридій.

Деякі види мікроспоридій мають вузьку спеціалізацію відносно хазяїна чи тканин, інші не мають такої специфічності. Так, наприклад, нозема викликає нозоматоз у шмелів роду *Vombus*, а плістофора Шуберга відома як паразит понад 20 видів лускокрилих.

Протозойні інфекції у комах протікають в'яло, впливаючи на хазяїна упродовж довгого часу, найчастіше маючи характер хронічних захворювань. Разом з тим вони порушують розвиток хазяїна, сповільнюється його дозрівання або недорозвиваються статеві органи в імаго; понижується плодючість; сповільнюється рухливість, внаслідок чого вони стають більш доступними для ентомофагів; зростає чутливість до інсектицидів і високих температур. Хронічні захворювання набувають характеру епізоотій, можуть закінчуватися загибеллю більшості заражених комах, особливо в критичні періоди (в час зимівлі, посушливого періоду тощо).

7.3. Зоогенне збереження первинної продукції автотрофів

Вплив різних зоофагів і паразитоїдів на розвиток фітофагів є одним із важливих екологічних механізмів утворення гомеостазу в системі через збереження значної частини природу продукції автотрофів як головної їх функції в біосфері. Розглянутий у попередньому розділі матеріал свідчить, що відсоток поїдання здобичі (регуляція чисельності фітофагів) хижаками із різних таксономічних груп значно варіює (від декількох десятків частки до декількох десятків відсоток). Ці значення залежать від багатьох факторів – від співвідношення в системі «хижак – жертва», від екологічних умов, що впливають на розвиток цих підсистем тощо. Але навіть високі показники цього впливу ворогів на фітофагів не є ефективними. Ефективність проявляється лише в наявності інтегрованої дії всього комплексу природних ворогів на увесь комплекс фітофагів. Якби вдалося підсумувати результат впливу всіх зоофагів і паразитів на фітофагів в екосистемі, то ефективність

стримування їх розвитку дорівнювала б 70 – 80 % за певний час (тиждень, місяць, вегетативний період).

В той же час діють, крім зоогенних, інші біогенні чинники біотичної регуляції розвитку фітофагів. Це й ентомопатогенні паразитичні гриби, здатні проникати в порожнину тіла комах та інших фітофагів безпосередньо через покриви за допомогою специфічних ферментів (наприклад, хітиназа), чи через булавовидні потовщення на поверхні кутикули типу апресорів. Паразитичні гриби здатні знижувати чисельність попелиць за 3–4 дні до невідчуваного рівня. Це і різні бактерії – сапрофітні види кишкової бактеріофлори, які послаблюють організм комах. Відомо понад 100 видів і різноманітностей бактерій, що викликають хвороби комах, слимаків, гризунів. Це і віруси (група *Vaccinivirus*), які розвиваються в гіподермі, жировому тілі, епітелії кишкового відділу і гемолімфі.

В результаті інтегрованої дії всіх біогенних чинників під біотичним контролем перебувають всі групи фітофагів, що не дає змоги реалізувати потенційні можливості до масового розвитку їх чисельності (крім окремих випадків, коли через подібні умови пригнічується розвиток природних ворогів фітофагів).

Експериментальні роботи зоологів і екологів з ізоляції модельних дерев чи окремих блоків екосистем від впливу різних зоофагів і паразитоїдів на фітофагів у різних лісових екосистемах у середній смузі Східної Європи, в степових лісах України і центрально-молдавських дібровах показали, що роль різних зоогенних чинників у збереженні первинної продукції досить значна. Земноводні і плазуни в степових лісах сприяють збереженню продукції травостою від 12 до 39 % від її загального приросту і 7 – 12 % приросту лісового підросту (1 – 2 річних сходів чагарників і дерев). Птахи в різних лісових екосистемах здатні зберігати продукцію зеленої маси від пошкоджень фітофагами до 17,5 – 26 %, стовбурного приросту – до 6,8 – 18 %. Частка ссавців у збереженому прирості зеленої маси (травостою, чагарників) у цих же системах дорівнює 10 – 17 %, стовбурному – 3,7 – 5,5 % (Булахов, 1980, 2004). У молдавських дібровах тільки птахи зберігають приріст пагонів від 5 до 15 % (Гавриленко, 1987).

Усереднення і узагальнення багаторічних даних досліджень функціональної ролі різних зоофагів і паразитоїдів у збереженні первинної продукції дібровних лісових систем від збитків, яких завдають різноманітні фітофаги (без урахування впливу нематод і найпростіших), свідчать про високу ефективність впливу. Зазначені комплек-

си природних ворогів фітофагів у дібровних екосистемах зберігають 22,4 % приросту підземної первинної продукції, 28,4 – продукції травостою; 24,0 – продукції підросту, 71,8 – продукції крони фотосинтетичної маси і 44,4 % – стовбурної продукції. Частка кожного зоотичного елемента в різних блоках дібрової екосистеми різна. У збереженні первинної продукції в едафотопному блоці головна роль належить комахам і ссавцям, у травостійному і в процесі лісовідновлення – земноводним і ссавцям, у кронному блоці – птахам, комахам і ссавцям (рис. 40).

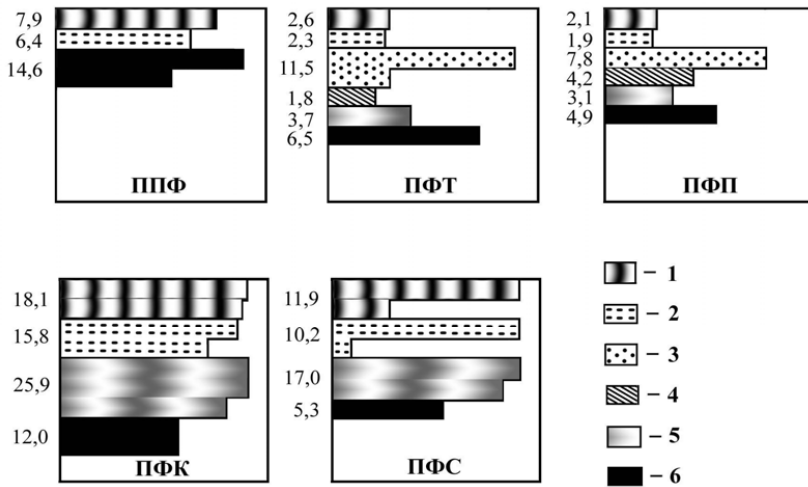


Рис. 40. Частка збереженого приросту первинної продукції (у % від загального приросту) різними тваринними функціональними угрупованнями – природними ворогами фітофагів (без урахування впливу екто- і ендопаразитів) у дібровах Східної Європи (усереднені дані за матеріалами Г. Є. Королькової, А. А. Іноземцева, В. Л. Булахова):

1 – паразитоїдні комах і кліщі, 2 – комах-хижаків, 3 – земноводні, 4 – плазуни, 5 – птахи, 6 – ссавці; ППФ – приріст підземної фітомаси, ПФТ – приріст фітомаси травостою, ПФП – приріст фітомаси деревного підросту, ПФК – приріст зеленої маси крони (листя), ПФС – приріст стовбурної фітомаси.

Квадрат – загальний приріст первинної продукції (100 %).
У квадраті 5 × 5 мм – 1 % приросту, збереженого тваринами

Якщо врахувати вплив усіх зоотичних елементів (в т. ч. нематод і найпростіших), ці дані можуть набагато зрости. Все це свідчить про значну роль трофічних і паразитичних зв'язків тварин у створенні екологічних механізмів охорони і збереження первинної продукції і формування гомеостазу.

Порівняно з наземними екосистемами у водних системах роль тваринних елементів у збереженні первинної продукції на порядок менш ефективна через незначну кількість фітофагів і мінімальні втрати первинної продукції.

7.4. Роль тварин у природному відтворенні автотрофів

«Жива речовина» різко диференційована на дві нерівні в кількісному відношенні частини: соматичну (більшу частину) і значно меншу, що несе спадкову інформацію і репродуктивність. Відповідно до цього функціональна роль тварин виступає також у двох формах: 1) трансформації і перенесення соматичної біомаси і 2) розповсюдженні репродуктивної біомаси (спори, пилокві зерна, насіння, яйця безхребетних і нижчих хребетних). У другому випадку найважливішим для функції екосистем і біосфери є симбіотичні відносини тварин із квітковими рослинами, які значною мірою забезпечують продукційні процеси. Ці процеси залежать від багатьох екологічних чинників – абіотичних (температура, опади, інсоляція, вологість, вітер тощо) і біотичних. Основою природного відтворення є, насамперед, можливість реалізації репродуктивного процесу. Це генеративне і вегетативне розмноження. Перше важливе для лісових екосистем, де час їх існування залежить від лісовідновлення, друге – для степових екосистем.

Генеративна репродукція зумовлена перш за все можливістю запліднення, створення сприятливих умов для проростання та розповсюдження насіння, плодів. У всіх цих процесах активну участь беруть тварини.

Роль тварин у заплідненні автотрофів. У процесі еволюційного розвитку біоти утворилися гармонічні зв'язки між рослинами і тваринами, які значною мірою забезпечують репродуктивне відтворення, тобто запліднення, за допомогою тварин-запилювачів. Рослини, пов'язані в цьому процесі з тваринами, називаються *зоофільними*, серед них переважають *ентомофільні* рослини. Крім них виділяють

ще *орнітофільні* і *теріофільні* рослини. В Центральній Європі тільки 19 % рослин запилюються вітром, решта – лише тваринами.

Комахи-запилювачі. Тільки в європейській флорі спостерігається не менше 80 % покритонасінних рослин, які запилюються комахами. Доведено, що перенесення пилку і перехресне запилення вищих квіткових рослин – одна із найвидатніших функцій комах у природі. Вперше це явище відкрив у 1793 році Конрад Шпренгель і далі детально дослідив Чарльз Дарвін. Учений показав, що в результаті природного відбору утворилися досконалі взаємні пристосування, які забезпечили живлення ентофільних комах пилом і нектаром і успішне перехресне запилення квітучих рослин. Так, у процесі еволюції у рослин з'явився нектар – аромат квітів, виникла специфічна будова квітів, забарвлення пелюсток. Рослини, які запилюються нічними комахами, найчастіше мають квіти білого кольору і дуже пахучі. Денні запилювачі приваблюються різнокольоровим забарвленням. Квіти, що запилюються переважно перетинчастокрилими комахами, відрізняються прихованим нектаром і складним механізмом розкривання і мають специфічні площадки для посадки комах. Квіти, що запилюються лускокрилими, мають нектар у глибоких вмістилищах і пилок, що відкрито лежить. Ті квіти, що запилюються двокрилими, мають переважно білі й сині кольори, відкриті для доступу до нектару. Квіти, які мають запах падалі, запліднюються за допомогою падальних і м'ясних мух.

У комах сформувалась відповідна будова ротових придатків, розвився кольоровий зір і нюх, а у бджолиних, як у найдосконаліших запилювачів, з'явилися характерні особливості будови задніх кінцівок. Значення цих коадаптацій настільки велике, що більшість рослин без спеціальних комах-запилювачів розмножуватись самостійно не може. Так, інтродукція конюшини в Австралію досягла успіху лише після того, коли туди інтродукували джмелів – її спеціалізованих запилювачів.

Найдосконаліші симбіотичні відносини між великою групою бджолиних (Apoidea, у сучасній фауні світу налічується 25 – 30 тис. видів) і багатьма десятками тисяч видів покритонасінних рослин. Хоча біомаса бджолиних у всіх ландшафтах суші відносно мала (від декількох десятків грамів до декількох кілограмів на 1 га), результати їх діяльності в репродукційному процесі рослин величезні.

Найбільш багате і різноманітне населення бджолиних у субтропічних широтах усіх континентів, а також у степах середніх широт. Тут переважають малоспеціалізовані бджолині, запилення яких

доповнюється іншими перетинчастокрилими, двокрилими, лускокрилими і, меншою мірою – жуками. Всі вони запилюють переважно траву і чагарники і, значно менше, – дерева.

Особлива роль бджолиних та інших комах у тропічних лісах, де вони запилюють більшість квітучих дерев і ліан. Серед інших комах активну участь у запиленні беруть лускокрилі, двокрилі. Специфічну роль у запиленні рослин вологих тропіків, які характеризуються куліфлорією (розвиток квітів безпосередньо на стовбурах дерев) відіграють мурашки.

У саванах склад запилювачів схожий до тропічного лісу, де вони запилюють дерева і чагарники. Не менш значна роль комах-запилювачів і в пустелях.

У дібровах і соснових лісах середніх широт більш помітна роль у запиленні рослин переходить до двокрилих.

До числа активних запилювачів серед бджолиних перш за все належать медоносні бджоли. Підраховано, що одна бджола здатна нести на собі 75 – 100 тис. пилоквих зерен. «Працюючи» на конюшині, за місяць вона здійснює 368 тис. відвідувань. За день бджолина сім'я відвідує приблизно 36 млн. квітів. До не менш активних запилювачів різних рослин належать різноманітні джмелі.

Комахи, які відвідують квіти, поділяються на дистропних, алотропних, гемітропних і евтропних. *Дистропні* комахи не здатні до запилення квітів (різні личинки комах, жуки, трипси, мурашки). Вони порушують тичинки і маточки квітів. *Алотропні* комахи мають малопристосований ротовий апарат до запилення (жуйний або лижучий) (жуки, клопи, прямокрилі, довговусі мухи і мухи з родин львинок, гедзів, товкунчиків, зеленушок, справжніх мух). Участь їх у запиленні незначна. *Гемітропні* комахи з лижучим і лижуче-сисним ротовими частинами, густим опушенням тіла і спритними рухами в квітці (поодинокі оси, блищанки, короткохоботні бджоли, мухи із родин дзигалок, дзюрчалок, великоголовок, більшість лускокрилих) – активні запилювачі. *Евтропні* комахи мають дуже пухнасте тіло і довгий хоботок, володіють координованими спеціальними рухами, які забезпечують найефективніше запилення. До них належать бджолики і довгохоботні бджолині (рис. 41).

Птахи-запилювачі. Серед птахів-запилювачів найбільше значення мають численні колібри (Trochilidae), папуги-лорі (Trichoglossidae), медососові (Meliphagidae), нектарниці (Nectariniidae), квіткарниці (Dicaeidae), американські квіткарниці (Coerebidae), гавайські квіткарниці (Drepanidae) та інші (рис. 42).



Рис. 41. Комахи-запилювачі:

Перетинчастокрилі (Hymenoptera): 1 – бджола медоносна (*Apis mellifera*), 2 – бджола евцера довговуса (*Eucera longicornis*), 3 – бджола тесляр (*Xylocopa valga*), 4 – джміль садовий (*Bombus hortum*) і джміль моховий (*B. muscorum*), 5 – джміль степовий (*B. fragrans*), 6 – сіра м'ясна муха (*Sarcophaga carnaria*); *Двокрилі (Diptera):* 7 – джурчалки (різні): зліва – сирф (*Syrphus ribesii*), справа – джмелевидка (*Volucella bombylans*), зверху – прозора (*V. pelyuceus*), низу – міотрона (*Myatropa florea*), 8 – джурчалка (*Eristalis tenax*), 9 – дзижчалка велика (*Bombilius major*); *Лускокрилі (Lepidoptera):* 10 – зірочка (*Anthocharis cardamines*), 11 – данаїда (*Danaus plexippus*), 12 – бражник бузковий (*Sphinx ligustri*)



Рис. 42. Птахи-запилювачі:

Стрижоподібні (Apodiformes): 1 – колибри вимпеловий (*Trochilus polytmus*), 2 – колибри широкодзьобий (*Cyananthus latirostris*), 3 – колибри лазуровий (*Campylopterus curvipennis*); *Горобцеподібні (Passeriformes):* 4 – нектарниця червоногруда або сенегальська (*Nectarinia senegalensis*), 5 – нектарниця зеленостинна (*N. taitiensis*), 6 – медосос сержчатий (*Anthochaera chrysoptera*), 7 – гавайська чорно-червона нектарниця (*Vestiaria coccinea*), 8 – квіткарниця-бананоквіт (*Coereba flaveola*); *Панугоподібні (Psittaciformes):* 9 – лорикет райдужний (*Trichoglossus haematodus*)

Нараховують близько 1 600 видів птахів, які живляться нектаром і беруть участь у запиленні квітів понад 500 видів рослин тропічної зони. Орнітофільні рослини приваблюють птахів кольором – черво-

ним, жовтим, помаранчевим, рідше білим. На відміну від ентомофільних рослин, вони не мають запаху. У цих птахів, так само як і у комах, в результаті коадаптації відбулися значні морфологічні зміни.

Багато видів колибрі та інших птахів-опилювачів живляться нектаром орнітофільних квітів або видобувають його у віночках тропічних. При цьому одні колибрі живляться на «пташиних квітах» (колибрі евстефанус – нектаром лише фригілактуса, гавайська квіткарниця хемігнатус – нектаром лобелієвих), у решти – набір таких квітів досить значний. Наприклад, червоноголові колибрі пов'язані з 31 видом із 18 родин рослин. Однак усі вони у своїй більшості належать до єдиної еколого-морфологічної групи, яка характеризується трубчастими квітками, що викликає виникнення у птахів відповідних адаптацій, специфічних у найбільш спеціалізованих видів колибрі та інших птахів-запилювачів із числа монофілів. Вони мають дзьоби, які загальною довжиною і формою вигину адекватні розмірам і будові проксимальних частин квітів відповідних видів рослин. Добувати нектар птахам допомагає також довгий трубчастий язик. Птахи збирають на квітучих деревах корм і одночасно інтенсивно їх запилюють.

Таким чином, птахи-запилювачі й рослини тісно пов'язані, що в процесі еволюції і привело до виникнення у них добре узгоджених адаптацій до розповсюдження в певних районах, до синхронізації міграцій і зміни місць мешкання у запилювачів із піком цвітіння рослин, яким вони віддають перевагу.

Ссавці-запилювачі. Певну роль у запилюванні виконують і деякі ссавці. Це насамперед представники тропічних сумчастих і рукокрилих, до яких належать: мешканці Австралії опосум-медоїд (*Marsupialia: Polyprodonia: Phalangeridae, Tarsipedinae*), який своєю будовою нагадує птахів-медососів. Живиться медом, нектаром і пилком, бруньками і дрібними комахами. Язик його являє собою своєрідний пензлик для збирання пилку, а видовжене у вигляді хоботка рило служить трубкою для втягування нектару. Як і птахи-медососи, звірки відповідно до фенології цвітіння рослин, на яких вони живляться, здійснюють міграції: мешканець Бірми, Індокитаю і Великих Зондських островів крилан карликовий із групи довгоязиких криланів (*Chiroptera: Pteropodei: Pteropidae: Macroglossinae*) і представники Центральної і Південної Америки й одноіменної групи довгоязиких кажаноподібних листоніс землерийковидний і довгоязик безхвостий (*Chiroptera: Vespertilioidei: Phyllostomatidae: Glossophaginae*). Всі вони мають подібну будову, пристосовану для збирання нектару і пилку (рис. 43).



Рис. 43. Савці-запилювачі:

Сумчасті (*Marsupialis*): 1 – кускус карликовий літучий (*Acrobates pygmaeus*), 2 – кускус товстохвостий (*Cercartetus nanus*), 3 – полетуха сумчаста (*Petaurus breviceps*), 4 – кускус хоботноголовий (*Tarsipes spenserae*); Рукокрилі (кажани): 5 – крилан еполетовий (*Eromorphus gambianus*), 6 – крилан квітковий довгоносий (*Syconycteris australis*), 7 – листоніс довгоязикий (*Glossophaga soricina*), 8 – листоніс Сосюра (*Leptonycteris nivalis*), 9 – листоніс Санборна (*L. sanborni*)

Хоча звірки якоюсь мірою знищують нектар і пилок, але, одночасно, здійснюють винятково важливу функцію перехресного запилення. Без цього їх спаринг-рослини існувати не змогли б. І в них, як і в попередніх випадках, відбулися взаємні пристосування – коадаптації.

Слід зазначити, що для багатьох тварин-запилювачів, незважаючи на таксономічний ранг, характерні видовжені хоботки, дзьоби чи рила, політ і зависання над квіткою, подібний до комах-бразників, та інші загальні коадаптації.

Коадаптація рослин із різноманітними тваринами-запилювачами посідає провідне місце у продукційному процесі. Експериментальні дослідження (Екимов, 1959) щодо ізоляції дерев у період цвітіння від комах-запилювачів показали, що роль Insecta дуже значна. Так, на яблуні за наявності запилювачів зав'язалося 20 % плодів, тоді як на ізольованих деревах – усього 2 %, на агрусі – 27 проти 9 %, на вишні – 40 проти 3 %, на груші – 50 проти 0 %.

Ці дослідження свідчать, що запилювачі підвищують продуктивність у 3 – 13 разів, а в деяких випадках і запліднення повністю залежить від них. Беручи до уваги той факт, що не менше 80 % квіткових рослин пов'язані з комахами-запилювачами, можна зробити висновок про особливо велику роль інших тварин-запилювачів у продукційних процесах (рис. 44).

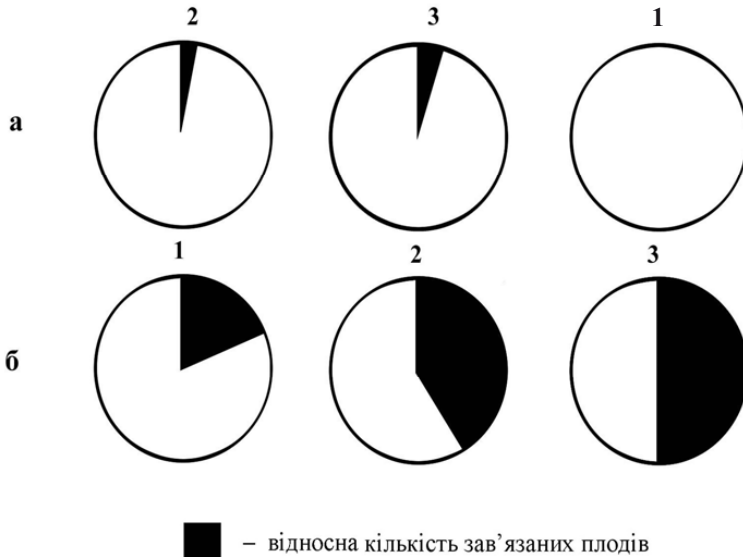


Рис. 44. Ефективність впливу комах-запилювачів на зав'язання плодів яблуні (1), вишні (2) і груші (3) на ізольованих від комах деревах (а) і за вільного доступу комах (б)

Зоохорна роль тварин у продукційних процесах. Важливу роль виконують тварини в розповсюдженні і розселенні рослин як у межах їх місцеперебувань в екосистемах, так і за межами, збагачуючи як біорізноманіття, так і їх продуктивність. Відомо, що всі наземні рослини за способом розповсюдження поділяються на три групи: автохорні (приспособлені самостійно розкидати насіння), анемохорні (розсіювання насіння вітром) і зоохорні, де головними агентами розповсюдження насіння і спор виступають тварини. За допомогою зоохорів швидко розселяються навіть дерева з важкими плодами, які самостійно падають лише під кроною дерев (дуб, сосна кедрова і багато інших). Розсіювання плодів і насіння дозволяє рослинам опановувати нові територіальні простори і розширювати свої ареали, сприяє перехресному запиленню, збагаченню генофонду, підвищує шанси в боротьбі за співіснування.

За способом перенесення зоохорія поділяється на *ектозоохорію*, або *епізоохорію*, *ендозоохорію* і *синзоохорію*.

Ектозоохорія (епізоохорія) – це перенесення насіння, спор на тілі тварин. Насіння прикріплюється до поверхні різних частин тіла тварин за допомогою спеціальних пристосувань (крючків, зачіпок, щетинок, клейкої речовини тощо), або, будучи дуже дрібним чи мікроскопічним, прилипає до кінцівок чи до інших частин тіла тварин. Гриби фаллюса трупним запахом приваблюють мух, до лапок яких прилипають спори. Розповсюдження багатьох степових і лугових рослин здійснюються переважно ссавцями, рідше птахами, і в незначному обсязі – комахами. За допомогою ектозоохорії насіння розноситься на значну відстань – на десятки і сотні кілометрів – завдяки активному переміщенню і міграціям тварин. Ссавці переносять насіння переважно на тілі, птахи – на дзьобі і лапках, комахи – на лапках.

Ендозоохорія – одна із найпоширеніших форм зоохорії. Насіння спершу потрапляє у травний тракт при живленні тварин (птахів і ссавців) і потім викидається з екскреціями чи погадками. Як правило, це відбувається на значних відстанях від розташування кормових об'єктів. Насіння, яке розповсюджується таким чином, не має яких-небудь спеціальних пристосувань. Але у процесі еволюції у нього утворилася певна стійкість до дії травних соків тварин. На слабку переварюваність насіння і його здатність проростати після проходження через травний тракт звернув увагу ще Ч. Дарвін. Шляхом висіювання насіння 12 видів рослин, добутих із екскрецій птахів, він показав його значну спроможність до проростання. Сучасні дослідження свідчать, що вплив шлункового соку навіть

сприяє проростанню насіння, яке в таких випадках проходить так звану травну стратифікацію.

Найактивнішу участь в ендозоохорії беруть птахи, так звані орнітохори, а рослини, які ними розповсюджуються, називаються орнітохорними. Відомо понад 40 видів орнітохорних рослин тільки з тих, що мають м'які плоди або соковиті ягоди. Загальна кількість орнітохорних рослин тільки в європейській флорі перевищує декілька сот. Одні лише дрозди розносять насіння близько 30 видів ягідних рослин. Крім дроздів активну участь у розповсюдженні рослин беруть омелюх, вільшанка, синиці, воронів, горобці, тетерукові і багато інших, – понад 100 видів, включаючи і комахоїдних птахів – кропив'янок, шпаків, дятлів і інших (рис. 45).



Рис. 45. Типові представники ендозоохорів:

Птахи: 1 – дрізд мандрівний, 2 – дрізд-омелюх, 3 – вільшанка, 4 – тетерук,
5 – галка альпійська, 6 – індійська майна; Ссавці: 7 – ведмідь євразійський,
8 – куниця лісова; Молюски: 9 – слимак виноградний

Результати цієї діяльності досить значні. Наприклад, у соснових посадках Савальського лісництва Воронежської області (Новиков, 1979) орнітохори занесли 18 видів чагарників. Дрізд-омелюх у Талаському Алатау за 6 місяців споживає 13 – 30 тис. і розносить 30 – 60 тис. насінин шишкоягід гірського ялівця арчі. Згряя галки альпійської за один день здатна розсіяти до 90 тис. насінин арчі. Широке розповсюдження на Гавайських островах завезеного з Мексики чагарнику латанти відбулося тільки після акліматизації на островах птаха – індійської майни (Passeriformes: Sturnidae), яка охоче споживала ягоди цього чагарнику. Птахи, які живляться ягодами полуниці, а також бузини, калини, крушини, жимолості, лоха вузьколистого та інших чагарниково-деревних культур, розповсюджують їх насіння під час осінніх перельотів. В результаті цього заселяються цими рослинами осикові колки в степу і в аренних деревостанах. Спостереження Т. І. Попова (1914) показали, що при виникненні западин у них першими з'являються верби і осика, легке насіння яких заноситься вітром.

У молодих поростях цих дерев зупиняються перелітні птахи, які «засівають» утворені лісові колки шипшиною, крушиною і багатьма іншими чагарниковими культурами.

Певну ендозоохорну роль у розповсюдженні насіння виконують і деякі ссавці. У степових екосистемах найактивнішими ендозоохорами є, в основному, ратичні. В лісових екосистемах – ведмеді, куниці, зайці та інші. Насіння в більшості випадків, крім наявності стійкості до травних соків, як правило, дрібне й основна маса його не подрібнюється зубами, а проходить непошкодженою через ротову порожнину. Підраховано (Екимов, 1959), що насіння різних трав, які споживаються цими тваринами, зберігає здатність до проростання у 26 – 70 %.

Деякою мірою здатні розповсюджувати насіння і молюски. Досліди зі слимаком (*Arion empiricorum*) і виноградним слимаком, яких годували полуничею, чорницею, показали, що насіння, побувши в кишковому відділі 10 – 12 годин, здатне проростати.

Синзоохорія – активне розповсюдження плодів і насіння у процесі утворення тваринами запасів кормових об'єктів. Частину збереженого насіння тварини часто не знаходять або повністю не використовують за призначенням. Таке насіння проростає та утворює нові рослинні асоціації за межами асоціацій автотрофів. Особливо яскравими прикладами можуть бути сойка і горихвістка (Passeriformes: Corvidae) (рис. 46). Сойка збирає і переховує жолуди в підстилці. Запасна діяльність сягає 75 – 90 днів і кожен птах за осінь утворює до 2,5 тис. ма-

леньких «комор». Допомагає птахам у створенні таких «комор» наявність місткого під'язичного мішура, здатного вмістити 5–7 жолудів. Перенесення жолудів сойками з-під пологу дібров у інші місця, як правило, більш відкриті, сприяє утворенню нових лісових угруповань. Наприклад, в аренних сосняках у понижених ділянках площею від 400 до 1 000 м² в лісах Присамар'я (на Дніпропетровщині) сойки за сезон «висаджують» від 110 до 230 дубків. Згодом у таких місцях формуються острівні судіброви. В молодих сосняках, розташованих на лівобережжі Дніпра поблизу Києва, куди сойки регулярно залітають, з'явилося від 10 до 40 дубового підросту на 100 м². У Воронезьких лісах (Екимов, 1959) внаслідок зоохорної діяльності сойки на відстані декількох кілометрів від дубняків на 1 га площі сосняку з'явилося 522 молоді дубки. Аналогічні випадки спостерігаються в Дібровському лісі на Дніпропетровщині, де мешкає багато сойок, що «висадили» дубки у штучних соснових насадженнях. На Кавказі відмічено занесення сойками жолудів із долинних лісів у гори на висоту до 2 – 3 км.

Горіхівка (з тієї ж родини) розповсюджує плоди кедра сибірського (сосна кедрова) і ліщини. Свої сховища – «комори» горішків вона утворює на землі під мохом, лишайниками, лежачими деревами, в камінні. Частина не спожитих горішків проростає. Завдяки цьому відбувається відновлення кедрової сосни на вирубках, згарищах, або на ділянках, де відбулася загибель дерев від згубного впливу шовкопряда в період його масового розмноження. Так, у Прибайкаллі на вигорілих ділянках лісу горіхівки «висадили» протягом року на площі 1 га понад 43 тис. горішин (Новиков, 1979).

Порівнювання будови дзьоба сойки і горіхівки, які характеризуються відносно великими розмірами, конічною формою з незначним вигином і гострими краями, а також хватальних лапок (у сойки) зі сферичною продовгуватою формою жолудів і горішків показує, що і тут, як у випадках із птахами-запилювачами, відбулися певні морфологічні коадаптації.

У розселенні насіння багатьох трав'янистих рослин беруть участь і мурашки (Insecta: Hymenoptera: Formicidae). Мірмекохорія є однією із форм синзоохорії. Вона проявляється в різних морфологічних і екологічних коадаптаціях рослин і мурашок. У так званих мірмекохорних рослин насіння має особливі придатки, багаті на олійні речовини, які приваблюють мурашок. Між тим, самі плоди і насіння таких рослин мають тверді оболонки, які захищають їх від пошкодження. Мурашки активно їх збирають і переносять у свої сховища, де багато потім

проростає. За спостереженнями шведських зоологів, одна колонія рудої лісової мурашки переміщує за літо понад 36 тис. плодів і насіння.

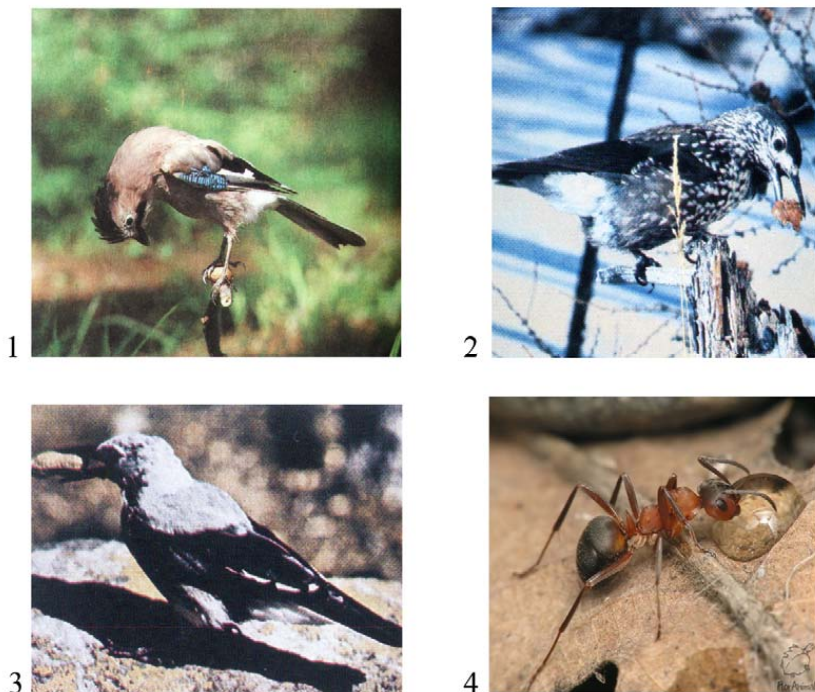


Рис. 46. Найхарактерніші представники синзоохорів:

*1 – сойка; 2 – горіхівка звичайна; 3 – горіхівка північноамериканська;
4 – мурашка руда лісова*

У результаті синергічної дії всіх форм зоохорії значно збагачуються екосистеми як за рахунок появи нових рослин, так і за рахунок висівання тваринами насіння в більш сприятливих умовах, де воно одержує шанс росту. Воно може прорости, розвинутися і виконати своє головне функціональне призначення автотрофів – формування первинної продукції. Особливо цінною у цьому аспекті є роль зоохорії як екологічного чинника в реабілітації відпрацьованих гірничими виробками земель. Так, на прикладі спонтанного формування вторинних систем після марганцеворудних виробок (на Дніпропетровщині) на першому етапі провідну стартову роль при

формуванні вторинних екосистем відіграє фітоценоз, утворений орнітохорами.

Після формування піонерної рослинності за рахунок вегетативного розмноження і анемохорії вступав у середовищетвірну діяльність зооценоз, де серед різних функціональних проявів значне місце посідає зоохорія і, особливо, найактивніша його компонента – орнітохорія. Внаслідок дії орнітохорів почала розвиватися друга черга асоціацій із формуванням чагарникових заростей і деревостану і, в першу чергу, формувань із лоха вузьколистого. Це, у свою чергу, сприяло поступовому біорізноманіттю. Утворені вторинні екосистеми як за біорізноманіттям, так і за продуктивністю вже через 10 – 15 років на 70 – 80 % відповідали природним непорушеним екосистемам.

Функціональна роль тварин у природному лісовідновленні.

Вплив середовищетвірної діяльності тварин на функції різних компонентів екосистем у кінцевому результаті відбивається на продукційних процесах і на утворенні екологічних механізмів гомеостазу. Зміни мікро- і нанорельєфу, рослинних асоціацій, фізичних, хімічних і біологічних особливостей ґрунту, активізації елементів біогеоценозу у різних блоках екосистем створюють необхідні умови для реалізації потенціальних можливостей компонента фітоценозу. Тут, крім відтворення, значну роль у продуктивних процесах відіграє природне середовище. Особливо це має значення для тих екосистем, де головні автотрофні едифікаторні елементи мають довгий вік (від декількох десятиків до багатьох сотень років). Наприклад, лісові екосистеми, існування яких залежить від певного темпу відновлення едифікаторів. У природних лісових екосистемах, де функціональні зв'язки між едифікаторами і зооценозом сбалансовані, і якщо не втручаються екстремальні чинники (природні, або антропогенні), процеси лісовідновлення постійно розвиваються спонтанно. Цей процес залежить головним чином від створення сприятливих умов для проростання насіння і подальшого розвитку підросту в умовах, що забезпечують рівень виживання в конкуренції за простір, світло, поживні речовини тощо. Забезпечення умов проростання і поживними речовинами здійснюється часто за допомогою середовищетвірної діяльності тварин.

Відомо, що серед агротехнічних прийомів широко використовуються різного типу оранки, боронування, внесення добрив. У лісових екосистемах цю функцію виконують тварини. Вони, завдяки різним видам рийної активності, розпушують ґрунт і вносять значну кількість органічних добрив за рахунок метаболічного опаду (табл. 6).

Таблиця 6

Вплив рийної діяльності ссавців на лісовідновлення у степових лісах
Присамар'я (1997 – 1998 рр., кількість сходів на 1 м²)

Лісові екосистеми	Деревна порода	Сходи	Контроль	Порії ссавців				Середній індекс ефективності порий/контроль
				кріт європейський	сіп'як звичайний	нориці	кабан дикий	
Централізована діброва	дуб черешчатий	цього-річні	0,21	0,46	–	0,38	0,31	1,8
		річні	0,14	0,34	–	0,22	0,27	1,9
	клен гостролистий	цього-річні	0,39	1,39	–	1,05	0,48	2,5
		річні	0,23	0,88	–	0,79	0,43	3,0
	ясень звичайний	цього-річні	0,10	0,29	–	0,24	0,19	2,4
		річні	0,06	0,16	–	0,13	0,12	2,3
	берест листовидний	цього-річні	0,03	0,06	–	0,05	0,04	1,7
		річні	0,01	0,04	–	0,03	0,03	3,0
	всього	цього-річні	0,73	2,20	–	1,72	1,02	1,2
		річні	0,44	1,42	–	1,17	0,85	2,6
	Загальний природний відхід, %			39,7	35,5	–	16,7	1,3

Лісові екосистеми	Дерева порода	Сходи	Контроль	Порі ссавців				Середній індекс ефективності порій/контроль
				кріг європейський	сліпак звичайний	нориці	кабан дикий	
Штучні дубові насадження на плакорі	дуб черешчатий	цього-річні	0	–	1,21	–	0,83	–
		річні	0	–	0,61	–	0,32	–
	клен гостролистий	цього-річні	0,71	–	4,47	–	1,69	4,3
		річні	0,16	–	2,29	–	0,83	9,7
	всього	цього-річні	0,71	–	5,68	–	2,52	5,8
		річні	0,16	–	2,90	–	1,15	12,6
	Загальний природний відхід, %		77,5	–	–	–	–	1,5

Завдяки рийній активності різних тварин значно поліпшуються умови для проростання насіння різних деревних порід. Зменшується твердість ґрунту, збільшується вологість, зростає аерація, зменшується на перших етапах покриття трав'яного покриву, який може зашкоджувати проростанню насіння деревостану і навіть розвитку проростків, насіння прикопується. Порівняння кількості проростання деревних порід у дослідних умовах із контролем показує, що рийна активність різних ссавців – ефективний екологічний чинник у лісовідновленні (див. табл. 6). Наприклад, у заплачних дібровах значно зростає кількість сходів: у дуба черешчатого в 1,5 – 2,2, у ясеня звичайного – в 1,9 – 2,9, у клена гостролистого – в 1,2 – 3,6 рази. У середньому інтенсивність проростання насіння дуба черешчатого під впливом рийної

активності ссавців збільшується в 1,8, клена гостролистого – в 1,9, ясеня звичайного – в 2,4 і береста листовидного в 3,0 рази (рис. 47).

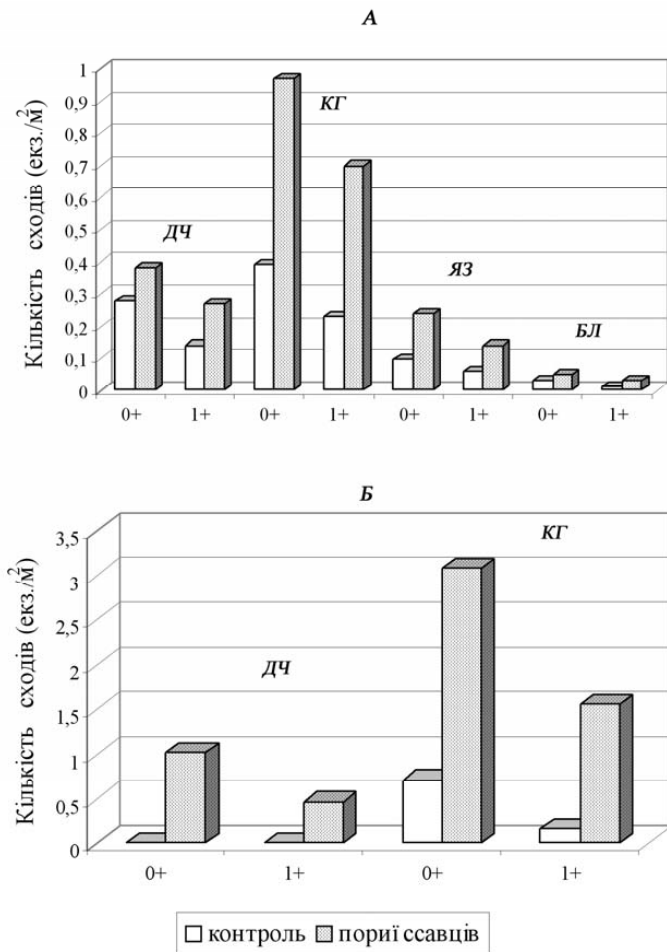


Рис. 47. Вплив рийної діяльності ссавців (узагальнені ґрунторії) на процеси відновлення головних едифікаторів:

*А – заплавні діброви, Б – штучні дубові насадження на плакорі в Присамар'ї;
 ДЧ – дуб черешчатий, КГ – клен гостролистий, ЯЗ – ясеня звичайний,
 БЛ – берест листовидний*

Роль ссавців у лісовідновленні в штучних насадженнях, де умови проростання занадто жорсткі (грунт дуже твердий, сухий, ущільнений), велика. Тут, у непорушених ділянках, майже не відбувається природного відновлення дуба і дуже слабке відновлення клена гостролистого. Тільки завдяки рийній активності ссавців відбувається відновлення основного едифікатора, посилюється процес відновлення клена гостролистого.

Рийна активність ссавців значно зменшує річний природний відхід проростів. У природних лісових екосистемах цей відхід становить понад 40, а у штучних насадженнях – понад 78 %. У порях ссавців ці показники, відповідно, зменшуються у 1,3 і 1,5 раза.

Таким чином, завдяки специфічній середовищевірній активності значно зростає лісовідновлення природних та штучних екосистем, а у штучних насадженнях їх діяльність є невід’ємною і незамінною її частиною.

Наведений матеріал свідчить, що функціональна роль різних фауністичних і екологічних угруповань є важливим екологічним чинником сприяння формуванню первинної біологічної продуктивності екосистем: збереження певної кількості чистої продукції автотрофів за рахунок природного контролю зоофагів над фітофагами, участь тварин у природному відтворенні автотрофів – заплідненні, розповсюдженні, створенні необхідних екологічних умов лісовідновлення.

ГРУНТОТВІРНА ФУНКЦІЯ ТВАРИН

Ґрунт є самостійним природним біокосним тілом, яке утворюється, безперервно змінюється в часі і просторі і має свою історію. Він являє собою природно історичне тіло, рівнозначне поняттям: мінерал, рослина, тварина. В. В. Докучаєв, основоположник сучасного ґрунтознавства, ще у 1883 році говорив, що ґрунт, як будь-який рослинний і тваринний організм, живе і змінюється, розвиваючись і порушуючись. Ґрунти завжди і повсюди є результатом сукупної діяльності материнської гірської породи, живих і відмерлих живих організмів (як рослин, так і тварин), клімату, віку, місцеперебувань і рельєфу місцевості. Іншими словами – ґрунт являє собою результат тих багатоманітних і безперервних змін, які відбуваються у материнській породі під впливом діяльності різних організмів, клімату, формування природних умов і рельєфу. Таким чином, на характер і напрям ґрунтоутворного процесу безпосередньо впливають природні екологічні чинники, під дією яких формується ґрунтовий покрив. Це перш за все кліматичні, геоморфологічні, гідрологічні і складний комплекс біотичних чинників, які зумовлені типом біогеоценозу.

Вперше думку про участь тварин у ґрунтоутворенні шляхом розкладу мертвої речовини висловив ще у 1800 році англійський природознавець В. Кірбі, який описав процес деструкції мертвих дерев у лісі і участь у ньому комах і грибів. Ч. Дарвін у відомій доповіді на засіданні Лондонського геологічного товариства в 1837 році, підсумовуючи численні дослідження, вказав на величезну роль дощових черв'яків у ґрунтоутворенні, а саме на переробку червами через травний тракт гумусових речовин. Слідом за Ч. Дарвіном наш співвітчизник І. Леваківський (1871) вперше вказав на значну роль савців-ґрунтовоїїв у формуванні ґрунтів лісів, а російський ґрунтознавець П. А. Костичев показав у досліджах із личинками грибних комариків їх роль у перетворенні листяного опаду на перегній. У 1887 році І. І. Мечников указав, що у степових районах личинки жука-кузьки і близьких видів відіграють таку ж саму роль, як і дощові черви у більш вологих. У 1889 році В. І. Вернадський показав, що при винесенні ґрунтового матеріа-

лу ссавцями із більш глибинних горизонтів збільшується вміст легко-розчинних солей у верхніх шарах ґрунту.

На початку ХХ сторіччя Н. А. Дімо показав ґрунтовірну роль мурашок, термітів, нориць та інших. Середина і кінець ХХ сторіччя охарактеризувалися цілою серією праць, які досконало розкрили роль тварин у ґрунтоутворенні. Перш за все це праці М. С. Гілярова і його школи, Б. Р. Стриганової, Г. Ф. Курчевої, Н. М. Чернової та інших із визначення ролі комплексу безхребетних тварин і А. І. Воронова, І. Г. Курпреннікова, В. В. Кучерука, В. Д. Абатурова, К. С. Ходашової, В. Л. Булахова, О. Є. Пахомова – комплексу хребетних.

Механізми впливу тварин на процеси ґрунтоутворення проявляються в результаті діяльності в основному трьох видів середовищевірної діяльності: споживчої, видільної і рийної. Розглянемо всі ці чинники впливу тварин на ґрунтовірні процеси.

8.1. Трофічна (споживча) діяльність тварин у ґрунтоутворенні

Споживча діяльність є однією із масових і всеохопних форм впливу тварин на різні біотичні процеси. Різні тварини споживають рослини, тваринні і мертві органічні рештки. Масштаби цього споживання залежать перш за все від особливостей розподілу і чисельності тваринних організмів.

Роль споживчої діяльності безхребетних тварин

Раніше було показано, що співвідношення тварин у різних наземних екосистемах та їх функціональних блоках дуже різне. Головна енергетична маса тварин (до 60 – 90 %) міститься в підстилково-ґрунтовому блоці. Серед них переважають безхребетні тварини-сапрофаги. На них припадає до 90 – 98 % тваринних організмів підстилково-ґрунтового горизонту. Решта 1 – 10 % (безхребетні і хребетні) – фітофаги і зоофаги. Завдяки своїй численності ґрунтові тварини можуть складати до 3,5 т/га живої ваги. Тільки там, де ґрунт не має вираженої підстилки і бідний на перегній, сапрофаги можуть поступатися іншим тваринам. Головна роль у ґрунтовірних процесах безумовно належить безхребетним сапрофагам (рис. 48, 49).

Життєдіяльність ґрунтових тварин проходить у підстилці, на поверхні ґрунту, у ґрунті. Вони тут розмножуються, живляться, переміщуються у горизонтальному і вертикальному напрямках, відмира-

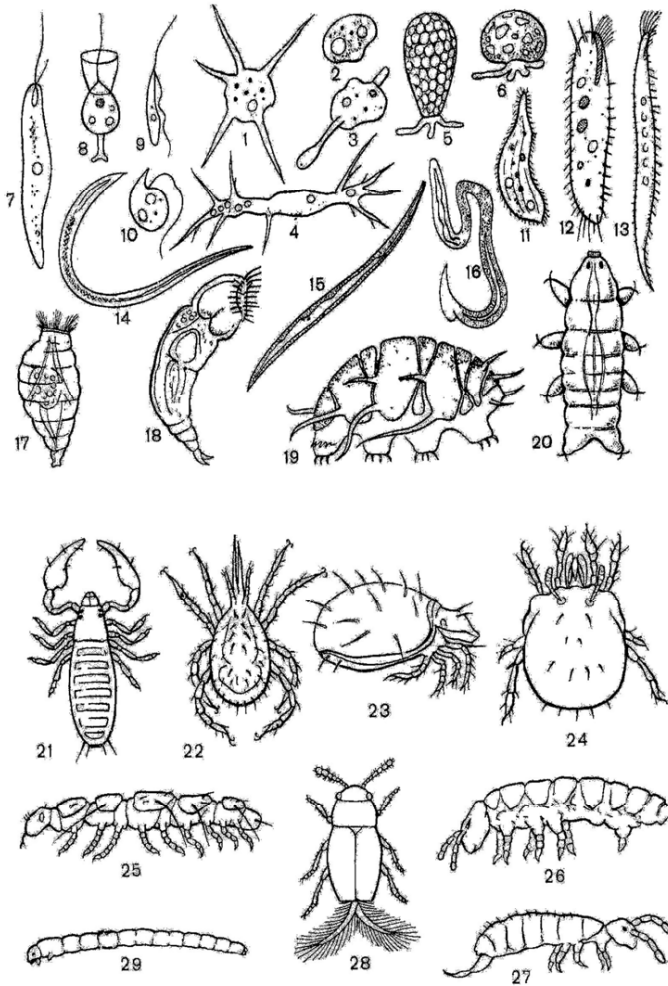


Рис. 48. Мікрофауна ґрунтів (за W. Dunger, 1974):

1–4 – голі амеби, 5–6 – черепашкові амеби, 6–10 – джгутикові, 11–13 – інфузорії, 14–16 – круглі черви, 17–18 – коловертки, 19–20 – тихохідки, 21 – псевдоскорпіони, 22 – гамазовий кліщ, 23–24 – панцирні кліщі, 25 – пауропода, 26–27 – колемболи, 28 – жук із родини Ptiliidae, 29 – личинка хірономід

ють). Тому їх вплив значний і різнобічний. Але найсуттєвішим впливом є їх участь у розкладанні і гуміфікації рослинних решток.

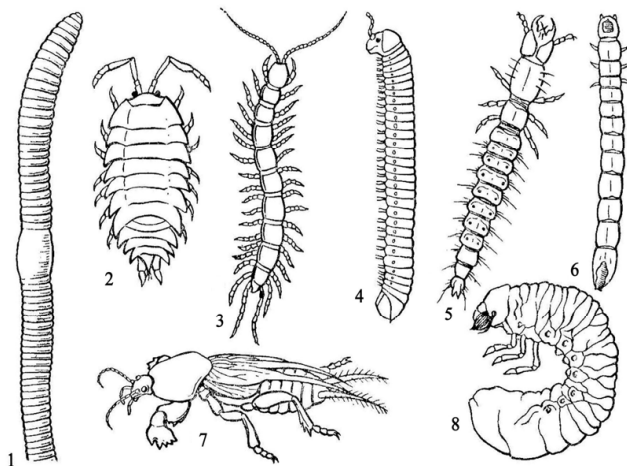


Рис. 49. Ґрунтова мезофауна (за W. Dunger, 1974):

1 – дощовий черв'як, 2 – стонога, 3 – губонога багатоніжка, 4 – двопарнонога багатоніжка (ківсяк), 5 – личинка туруна, 6 – личинка ковалика, 7 – капустянка, 8 – личинка хруща

Сапрофаги – тварини, що споживають в їжу рештки тканин рослин і тварин, які розкладаються. Крім облігатних сапрофагів, мертві рештки можуть часом поїдати і споживачі живої тканини (фітофаги). Це так звані факультативні сапрофаги, коли личинки деяких комах – шкідників коріння часто переходять на живлення відмерлим корінням. Дослідження особливостей живлення ґрунтових сапрофагів показали наявність у них вибірковості відносно виду рослин, частин рослин і ступеня попереднього розкладу рослинних решток. За характером трофічної спеціалізації серед ґрунтових сапрофагів виділяють такі трофічні групи: I – споживачі решток вищих рослин: листяного опаду, хвойного опаду, деревини, коріння, яке розкладається; II – споживачі нижчих рослин: мікофаги, фітофаги, бактеріофаги; III – детритофаги; IV – копрофаги (споживачі екскрецій). Багатьом ґрунтовим сапрофагам властиве змішане живлення рештками вищих рослин і представниками мікрофлори. Наприклад, деякі орибатиди можуть споживати

вати листяний опад і деревину лише за наявності у них певних видів грибів, які також перетравлюються тваринами.

У великих систематичних групах ґрунтових сапрофагів окремі види суттєво відрізняються своєю спеціалізацією, отже, і своїми функціями у розкладанні рослинних решток.

У той же час вибір об'єктів живлення, яким вони віддають перевагу, визначається і мікростаціональними особливостями місцеперебувань. Так, у популяції *Tomosegus*, які мешкають у товстому шарі підстилки, основними об'єктами живлення є дитрит і гіфи грибів, а в особин, які трапляються на ділянках із нерозвиненою підстилкою, – спори бактерій і грибів.

Суттєва різниця у трофічній спеціалізації спостерігається у ґрунтових сапрофагів мезофауни. Серед дощових черв'яків виділяються групи детритофагів і споживачів листяного опадів і деревини, яка гніє. У личинок типулід більшість видів у лісових ґрунтах живляться листяним опадом, однак серед них зустрічаються і спеціалізовані ксилофаги (*Stenophora*). Часто представники одних і тих же систематичних груп тварин у різних природних умовах можуть виконувати різні функції розкладання рослинних решток на основі живлення (Козловская, 1974).

Сапрофаги здатні споживати рослинні рештки у будь-якому вигляді на всіх стадіях розкладу: відмерлі трави, плоди, квіти, листя дерев, деревину, екскреції тварин (копрофаги), дитрит. Майже у кожній значній систематичній групі більшою чи меншою мірою трапляються сапрофаги (найпростіші, черви, кліщі, мокриці, багатоніжки, енхітреїди, ногохвістки, личинки комах, мух-товстоніжок, комарів-довгоніжок, лікоріїд, пластинчастовусих та інших). Серед пластинчастовусих особливе значення мають гнойовики, які своєю діяльністю як у личинковій, так і у дорослій стадії за короткий проміжок часу (3 місяці) можуть ліквідувати екскреторний опад худоби. В Австралії, наприклад, де рогата худоба і вівці не є аборигенами, а інтродуковані, їх екскреції, у зв'язку з відсутністю комах-копрофагів і специфічних сапрофагів, можуть лежати немінералізованими протягом 3–5 років, поки не розкладуться під впливом абіотичних чинників. Фекалії накопичуються і за 1–2 роки вкривають усю площу пасовиськ, погіршуючи їх продуктивність (так, екскреції від однієї корови щорічно покривають до 365 м² площі пасовиськ).

Одні сапрофаги живляться безпосередньо опадом (первинні агенти розкладу), інші споживають рослинний матеріал, який одноразово

чи багаторазово пройшов через травні тракти тварин (вторинні і наступні агенти розкладання). Вони зустрічаються від Арктики до Антарктики.

Сапрофаги й інші представники ґрунтової фауни безхребетних беруть безпосередню участь у процесах гуміфікації і мінералізації рослинних решток у ґрунті вже на етапі процесу травлення. У травній системі тварин відбувається руйнування стінок рослинних клітин, розкладання крохмалю, пектину, клітковини, меншою мірою – лігніну, білків та інших азотумісних сполук. У кишкового відділі ґрунтових тварин відбувається новоутворення проґумінових (у личинок двокрилих), або гумусових сполук (у дощових червів) і формування мінерально-гумінових комплексів, які у ґрунті складають основу стабільного гумусу. Всі ці глибокі перетворення органічних решток в організмі тварин відбуваються за допомогою їх власних ензимів, а також за участі симбіотичних мікроорганізмів і найпростіших. У кишкового відділі відбувається селективна активізація мікрофлори, яка, у свою чергу, стимулює певні процеси розкладання органічного матеріалу (Козловская, 1974).

Таким чином, комплекс ґрунтових сапрофагів складається з окремих трофічних груп, які виконують різні функції у складних процесах перетворення органічного матеріалу на ґрунт. У зв'язку з цим були запропоновані різні схеми класифікації ґрунтових сапрофагів. Серед них виділяють групи первинних і вторинних деструкторів (Dunger, 1963), групи механічних руйнівників, мінералізаторів і гуміфікаторів, групи карболіберантів (переробляють вуглець, крохмаль, пектин, клітковину, лігнін – диплоподи, личинки комах, молюски) і нітроліберантів (личинки двокрилих, дощові черви, енхітреїди переробляють білкові сполуки) (Козловская, 1972; Стриганова, 1975).

Щорічно у природних системах надходить у ґрунт і на ґрунт велика маса рослинних залишків. Тільки одного листя дерев (не враховуючи плодів, гілок, трави тощо) за рік опадає від 0,3 т/га сухої речовини в альпійських і тропічних лісах і до 15 т/га у тропічних. У хвойних лісах від надземних частин і коріння – 2,0 – 6,4 т/га, у помірних листяних – 2,5 – 7 т/га, у лугових і степових екосистемах від 6 до 13 т/га сухої маси трав'яних залишків. І всю цю масу рослинних решток повинні переробити на мінеральні поживні речовини мікроорганізми і сапрофаги. Їх взаємна дія підвищує ефект мінералізації. Взаємовідносини між ґрунтовими тваринами і мікрофлорою мають в основному характер консортивних зв'язків, і при розкладі рослинних залишків ті й інші

тісно залежать одне від одного. Мікрофлорою часто живляться сапрофаги, а бактерії – відмерлими тілами цих тварин.

Грибні спори, які проходять через кишковий тракт безхребетних, не втрачають схожості, деякі мікроорганізми не тільки залишаються живими, а й масово розмножуються. Потрапляючи з екскреціями тварин у ґрунт, вони розсіюються і постійно збагачують субстрат. У той же час сапрофаги стимулюють діяльність мікроорганізмів. Роздрібнюючи рослинний матеріал, тварини збільшують у багато разів його загальну площу і цим сприяють посиленому розмноженню мікрофлори. Пропускаючи їжу через кишковий тракт, частково перетравлюючи і змінюючи трофічний матеріал хімічно та фізично, безхребетні тварини (сапрофаги і фітофаги) створюють ще більш сприятливі умови для розвитку мікробної флори. У результаті екскреції стають центрами бурхливого розмноження бактерій і грибів. Їх чисельність у екскреціях у десятки разів більша, ніж у навколишньому ґрунті і підстилці.

Взаємозалежність між ґрунтовими сапрофагами і мікрофлорою проявляється і в утворенні головного продукту ґрунтоутвірного процесу – гумусу. Формування гумусових речовин відбувається під впливом діяльності мікроорганізмів і сапрофагів, гідротермічного режиму, хімічних і фізичних властивостей ґрунту. Гумус являє собою сукупність органічних речовин різного походження, змішаних із мінеральними частками ґрунту. Ця сукупність включає гумусові речовини, продукти життєдіяльності рослинних і тваринних організмів, продукти їх розкладу. Ґрунтові тварини поряд з рослинами і мікрофлорою відіграють важливу роль у створенні біологічної активності ґрунтів, у збагаченні ґрунту важливими для розвитку і росту рослин речовинами. Вони мінералізують частково споживані ними органічні речовини у прості сполуки. У процесі обміну речовин при споживанні рослинних решток тваринами відбувається розщеплення складних органічних сполук на легко мінералізовані речовини, сечовину і гіпурову кислоту, гуанін. Крім того, з екскреціями тварин у ґрунт потрапляють солі: хлориди, фосфати калію, натрію, кальцію тощо.

У ґрунті відбувається постійне відмирання безхребетних при зміні одного покоління іншим через несприятливі умови, хвороби і т. ін. Завдяки цьому у ґрунт надходять білки, вуглеводи й інші органічні речовини, які мінералізуються мікроорганізмами.

Так, за даними Г. Ф. Курчевої, внаслідок природної смертності дощових черв'як (*Lumbricus terrestris*) у ґрунт лісових екосистем може

надходити щорічно 60 – 70 кг/га (крім прижиттєвого виділення 33 кг/га) азоту.

Найпростіші ґрунтові тварини у процесі метаболізму виділяють у ґрунт гетероауксини, які впливають на пророщування насіння і розвиток рослин, а дощові черви, енхітреїди, личинки двокрилок збагачують ґрунт вітамінами групи В й ідентичними їм біогенними стимуляторами. Для процесів розкладання і синтезу органічних речовин у ґрунті велике значення має його власна ферментативна активність, якою не володіють безпосередньо живі організми. Ця активність зумовлена наявністю ґрунтових ензимів, що виробляються корінням вищих рослин, мікроорганізмами і ґрунтовими тваринами і постійно виділяються у ґрунт після відмирання і у прижиттєвому стані. Безхребетні, як правило, мають багатий набір істівних ензимів, сконцентрованих у травному тракті. Крім звичайних ферментів, що гідролізують білки, вуглеводи, жири, у ряду сапрофагів знайшли ензими, які гідролізують дуже стійкі рослинні полісахариди. Багато ферментів виробляється кишковою мікрофлорою. Частково і самі тварини утворюють ферменти, які перетравлюють клітковину. Врешті-решт усі ферменти потрапляють у ґрунт, що значно сприяє мінералізаційному процесу.

Для утворення гумусових речовин особливо велике значення мають окислювальні ферменти – поліфенолоксидази, які виробляються мікроорганізмами. За їх допомогою гумусові речовини можуть утворюватися не тільки у клітинах мікроорганізмів, а й вільно у ґрунті. Ці ж ферменти широко розповсюджені серед рослин і тварин (вони беруть участь у диханні, живленні, у синтезі зовнішніх покривів і містяться в порожнинній рідині – гемолімфі. Дослідження українських зоологів (Акимов и др., 1975) показали, що травні ферменти мають різну активність у різних груп тварин. Так, кліщі *Caloglyphus berlese* і *Aleuroglyphus ovatus* мають увесь склад досліджених ферментів, які не відрізнялися своїм співвідношенням у ферментативному спектрі, але розрізнялись ступенем активності. У першого виду протеолітична активність майже удвічі вища, ніж у другого, а активність карбогідраз – аж на порядок. Наявність серед них хітинази вказує на певну адаптацію кліщів до мікофагії, а целюлози – до сапрофагів. Після відмирання тварин усі ферменти надходять у ґрунт і інтенсифікують гумусоутворення.

Ґрунтові сапрофаги можуть не тільки розкласти органічні сполуки, які є джерелом утворення гумусових речовин, а й синтезувати ці речовини у процесі травлення. Особливо цим відзначаються дощо-

ві черви і личинки багатьох двокрилих. Відомо, що кількість і форма гумусу залежить, в основному, від видового і кількісного складу, характеру діяльності ґрунтової фауни. Як правило, ґрунтознавці визначають такі форми гумусу: грубий гумус (мор), який містить багато нерозкладених рослинних решток і мало екскрементів безхребетних. Тут переважає грибний тип розкладу. Ґрунтова фауна збіднена. Ці ґрунти переважно зустрічаються у хвойних лісах із підзолистими і дерново-підзолистими ґрунтами.

Другий тип – м'який або зернистий (муль) – найкращий гумус. В його зернистій структурі майже відсутні нерозкладені рослинні залишки, що є результатом інтенсивної діяльності численних безхребетних – особливо дощових червів. Завдяки пропусканню ними через кишковий тракт ґрунту відбувається рівномірне перемішування органічних решток з мінеральними частками. Ця форма гумусу властива для старих і бурих лісових ґрунтів і чорноземів. Проміжною формою між мором і мулем є волокнистий гумус – модер. Модер має доволі м'яку і пухку структуру, але у нього відсутня зернистість. Для нього характерні мікроартроподи – кліщі, ногохвістки, тоді як для мулу – численні крупні сапрофаги (мезофауна) – черви, молюски, енхітреїди, багатоніжки, мокриці, личинки комах (із значним переважанням перших). В утворенні модеру в основному беруть участь крупні членистоногі. Таким чином, наявність різних типів гумусу зумовлена, насамперед, складом ґрунтової фауни, а потім – лише мікрофлорою та кліматичними чинниками. На цій основі М. С. Гіляровим (1965) була розроблена зооіндикація ґрунтів.

Усі ґрунтові безхребетні – сапрофаги так чи інакше беруть участь в утворенні гумусу. З інших безхребетних найбільше значення в утворенні гумусу мають терміти і мурахи (в тропічних зонах) і енхітреїди. Участь у процесі утворення гумусу може ілюструвати схема, запропонована німецьким зоологом В. Дунгером (рис. 50). Відношення між запасами гумусу і кількісним складом ґрунтових тварин-сапрофагів може бути переконливим свідченням їх участі в утворенні гумусу. Кількісний склад їх зумовлюється географічними і кліматичними зонами і типами ґрунтів (рис. 51).

Ефективність участі трофіки різних сапрофагів у процесі деструкції органічної речовини залежить не тільки від видів, а й від розмірів тварин (Звягинцев и др. 1987). Так, мезофауна здійснює лише часткову мінералізацію органічних речовин (8 – 20 % у різних представників). Окрім екскрецій у середовище надходить значна кількість рідинних і газоподібних продуктів обміну (до 30 % споживаної їжі).

Зі зменшенням розмірів ґрунтових хребетних у харчовому раціоні набувають пріоритетного значення мікроорганізми. Для мезофауни ця величина складає до 20 – 30 %, для мікроартропод – 60 – 70 %, для найпростіших – 100 %.

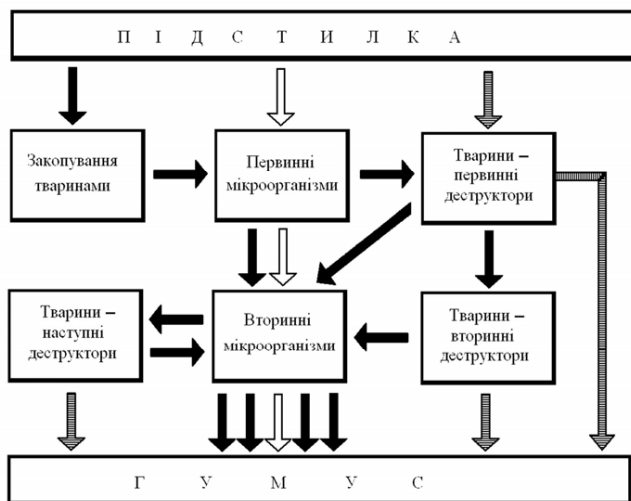


Рис. 50. Схема взаємовідносин між мікроорганізмами і ґрунтовими тваринами при розкладі підстилки і утворенні гумусу (за Г. Ф. Курчевою, 1973):

білі стрілки – процес розкладу без участі фауни; чорні – за участі фауни

Стимулювальний вплив безхребетних на розклад рослинного опаду зумовлений не лише механічним подрібненням, а й зміною складу мікроорганізмів. Мезофауна змінює склад мікробного угруповання на користь бактерій, що швидко ростуть. Мікроартроподи спеціалізуються в основному на споживанні грибного міцелію, найпростіші споживають бактеріальні клітини.

Вплив ґрунтових тварин на ґрунотвірні процеси головним чином зумовлюється ступенем розкладу ними рослинних решток. Вище зазначалося, що розклад рослинних решток є результатом дії двох функціональних елементів – сапрофагів і мікроорганізмів. Дія редуцентного блоку, який складається лише із мікроорганізмів, значно поступається ефективністю при сумісній його дії з сапрофагами. Дослідження, проведені Г. Ф. Курчевою (1973) у Центрально-Чорноземному заповідни-

ку шляхом ізоляції сапрофагів від участі у розкладанні рослинних решток, показали, що розкладання в лісових екосистемах відбувається майже втричі швидше за участі тварин, ніж без них, а у степових, лугових екосистемах і лісових галявинах, де зволоженість ґрунту менша і значно менше ґрунтових безхребетних, лише в 1,5 – 2 рази (рис. 52). У високогірних сосняках-чорничниках України наявність мезофауни з липня по вересень сприяла підвищенню ефективності розкладання в 2,3 рази, а у гірсько-лугових ґрунтах – у 1,9 – 2,2 рази (Царик, 1975). Лише дощові черви прискорюють розкладання листяного опаду дуба, берези в змішаних лісах середньої смуги Європи у 2 – 3 рази (Перель, 1978).

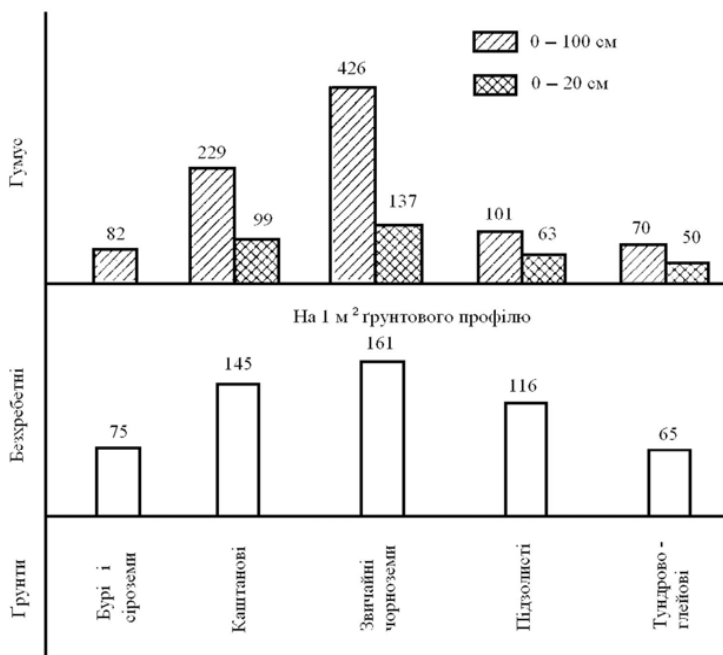


Рис. 51. Співвідношення запасів гумусу (т/га) і кількісного складу мезофауни (екз/м²) в різних ґрунтах (за Г. Ф. Кучеровою, 1973)

На площадках без безхребетних тварин листя залишилося цілим. Там, де тварини діяли разом з мікрофлорою, листя перероблялося на фрагментарні рештки і за 2 – 3 місяці процес розкладання завершувався.

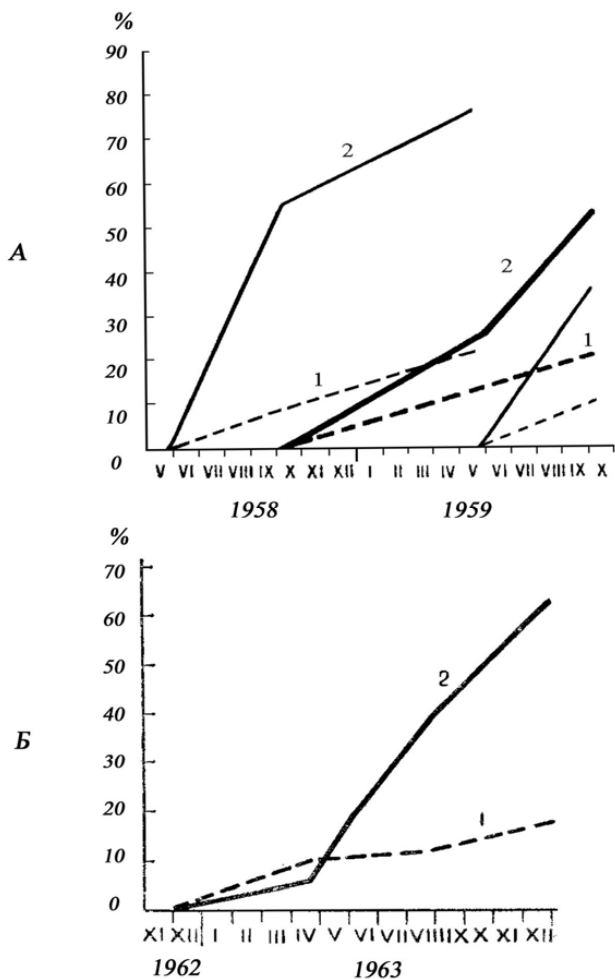


Рис. 52. Розклад рослинних решток (дубового листа) в лісовому біогеоценозі (А) і на лісовій галявині (Б):

1 – без участі безхребетних (бактеріально-грибний розклад);
 2 – за участі безхребетних (природний сапрофітно-бактеріально-грибний розклад); А – весняний опад, Б – осінній опад

Штучне збільшення чисельності активних сапрофагів (червів, енхітреїд, мокриць, ківсяків) навіть у посушливий період підвищує ефективність розкладу рослинних решток (рис. 53). Так, у посушливий період тільки при штучному збільшенні кількості (інтродукції) сапрофагів ступінь розкладання підвищується в 1,4 раза. Поливання ділянки при природній кількості всіх редуцентів підвищує інтенсивність розкладання в 1,7 – 2,2 раза. На це, можливо, впливали такі чинники. При інтродукції сапрофагів певна частина покидала дослідну ділянку, а при зволоженні, навпаки, приваблювалася. Діяльність сапрофагів продовжується і у зимовий період, але дуже сповільнюється. В зимовий період узагалі процес розкладання рослинних решток відбувається повільно, та все ж за присутності сапрофагів він прискорюється у 1,5 – 3 рази, порівняно з впливом тільки мікрофлори. Багато ґрунтових тварин починають активну діяльність уже при температурі ґрунту 0 °С, а при +2 – 3 °С їх активність значно посилюється. А енхітреїди, наприклад, починають розкладати рослинні рештки навіть при температурі нижче 0 °С. У суворі зими участь ґрунтових безхребетних у процесі розкладання рослинних решток майже відсутня, особливо у відкритих безлісих ландшафтах.

Таким чином, можна зробити висновок, що завдяки високій чисельності і біомасі ґрунтових сапрофагів переробляється значна маса рослинних залишків і у сприятливі за гідротермічним режимом роки у ґрунт повертається в середньому стільки ж поживних речовин, скільки споживають живі рослини у природних лісових, лугових і степових екосистемах. Завдяки діяльності сапрофагів була створена і зберігається плодючість чорноземів на високому рівні.

Роль споживчої діяльності хребетних тварин

За характером живлення наземних хребетних тварин поділяють на консументів першого порядку (фітофаги: гризуни, зайці, ратичні, копитні, а також деякі птахи і плазуни); консументів другого порядку – первинних зоофагів, які споживають здебільшого різних безхребетних (земноводні, деякі плазуни, комахоїдні ссавці і птахи); консументи третього порядку – вторинні зоофаги (хижаки) – у всіх класів хребетних. За біомасою фітофаги складають у різних екосистемах від 50 до 90 %. Лише в тих системах, де природні процеси порушені або дуже зволожені, за наявності внутрішньосистемних водних включень частка зазначеної трофічної групи становить 30 – 40 %. Так, у заплавних дібровах у степовій зоні зоофаги за рахунок земноводних можуть переважати над фітофагами. Серед хребетних трапляються тварини зі

змішаним характером живлення – поліфаги (кабани, борсуки, ведмеді, їжаки та ін.). Споживання приросту фітопродукції може коливатися у межах від 2 до 80 %. В різних типах степових лісів України річне вилучення біомаси всіма хребетними складає від 18 до 130 т/км² (сирова вага). Причому вилучена біомаса первинної продукції складає 15 – 62 т, а з розрахунком непрямих втрат 42 – 169 т/км², що складає 2 – 18 % від її приросту. Вилучення зоофагів вторинної продукції складає 3 – 12 %.

В інших типах систем у різних географічних зонах ці дані можуть зростати до 30 %. Споживана хребетними тваринами продукція при прямому вилученні переробляється фізично і хімічно і у перетравленому вигляді надходить на поверхню ґрунту, де значно швидше розкладається редуцентами і швидше бере участь у ґрунотвірних процесах.

У вигляді неперетравлених залишків різними хребетними виділяється 10 – 70 % від загальної маси споживаної їжі. У ссавців – у межах 10 – 50, птахів – 20 – 40, земноводних і плазунів – 30 – 70 %.

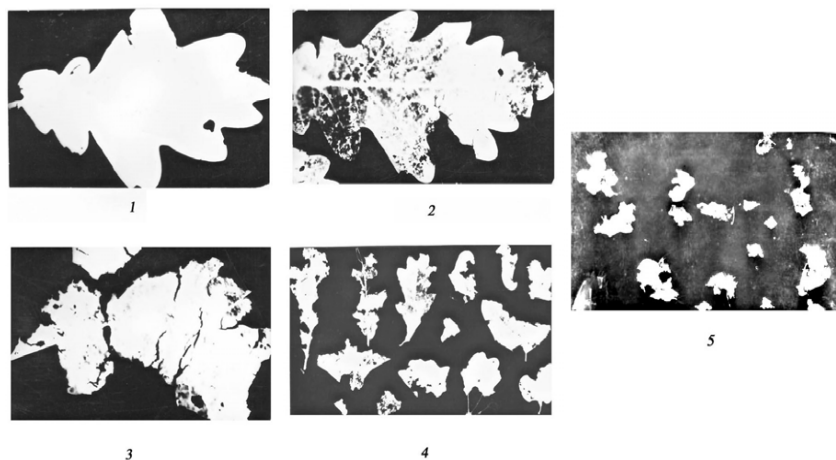


Рис. 53. Вплив метаболітів гризунів на розклад дубового листа у заплавної діброві:

- 1 – листя дуба в момент закладання експерименту, 2 – ступінь розкладання листа в підстилці через місяць (контроль), 3 – те ж саме (експеримент),
4 – ступінь розкладання листа в підстилці через рік (контроль),
5 – те ж саме (експеримент)

Раніше роль трофіки хребетних у редукційному процесі цим і обмежувалася. Але, як показали дослідження (Абатуров, 1979, 1984), в екосистемах пасовищного типу, де фітофаги перевищують за масою сапрофагів, значною мірою вони беруть на себе і редукційну функцію. Причому досить важливою є участь хребетних не тільки в утворенні і виділенні екскрецій, а й у повному розщепленні (мінералізації) споживаної рослинної продукції у процесі метаболізму в їх організмі. Незначна частина цієї продукції іде на утворення вторинної продукції (1 – 3 %), решта (30 – 90 %) повністю розщеплюється на прості органічні чи мінеральні сполуки (вуглекислий газ, вода, аміак, сечовина, метан та ін.). Особливо важливі азотні продукти розкладу. Вони всі добре розчиняються у воді, у ґрунті швидко переходять у форми, доступні для рослин. Таким чином, до 10 – 20 % усієї надземної маси рослинної продукції щорічно розщеплюється хребетними в процесі метаболізму і повертається в середовище. В цілому близько 7 – 15 % зольних елементів, які містяться у рослинній масі, звільняються хребетними тваринами і повертаються у ґрунт.

Непряме вилучення значно раніше надходить в опад і скоріше втягується у процес розкладу різними редуцентами. У цілому споживча роль тваринних організмів у розкладанні органічних речовин і ґрунтоутворенні надзвичайно висока і у різних екосистемах на різних географічних широтах може складати від 10 до 70 % від усього біотичного чинника ґрунтоутворення (у процесі мінералізації органічної речовини).

8.2. Видільна роль тварин у ґрунтовірних процесах

Видільна і споживча роль тварин у ґрунтоутворенні є однією ланкою процесу. При споживанні рослинної і тваринної продукції через так званий пасовищний шлях кругообігу речовин, як зазначалося, відбувається первинний мінералізаційний процес ще у травному тракті консументів. Масштабами він поступається детритному шляху, але за важливістю процесу посідає значне місце. До 20 – 90 % споживаної консументами біопродукції надходить у систему у вигляді екскреторного опадку. Своєю масою зоогенний опад, де основу складають екскреції, поступається фітогенному опадку не більше ніж на порядок, але за значенням посідає одне з провідних місць у системі. Так, за даними досліджень, проведених на Присамарському біосферному стаціонарі, запаси фітогенно-

го опад у різних степових дібровах складали від 6,1 до 16,1 т/га, а зоогенного – 1,8 – 5,6 т/га. Видимість значного переважання рослинного опад над тваринним пояснюється масовим надходженням його за короткий час (осінній період) і досить довгим часом його мінералізації. Зоогенний опад надходить протягом року (з переважанням у літній період), але швидкість мінералізації його зростає у 4 – 100 разів (Булахов, Шульман, 2006). За рахунок екскреторного опад у екосистемі надходить значна кількість органічної речовини, яка виступає прямим джерелом постачання поживних речовин і результатом їх надходження в систему як катализаторів мінералізаційного процесу.

Видільна роль безхребетних тварин. Через споживання первинної продукції безхребетними фітофагами і вторинної зоофагами у наземні екосистемі в різних географічних широтах за рік надходить від 0,1 до 1,2 т/га сухої переробленої органічної речовини – копролітів. Лише гусінь зеленої листовійки у період її масового розмноження може давати до 0,5 т/га сухої ваги копролітів. При надходженні у підстилку вони містять у десятки раз менше мікроорганізмів, ніж мертвий покрив у системі. Але вже через добу на місцях надходження копролітів кількість редуцентних організмів у 40 раз перевищує їх чисельність на ділянках без екскрецій. Маса копролітів містить певну кількість уже напівпереробленої органічної речовини. Але з копролітами надходить лише незначна частина поживних речовин порівняно з тими, які звільнюються з мертвого опад шляхом каталізації процесу розкладу рослинних залишків за допомогою редуцентів. Їх кількість збільшується в декілька разів. Крім того, у ґрунт безпосередньо надходять копроліти і у процесі життєдіяльності сапрофагів, які перетравлюють мертвий покрив. Від ґрунтової фауни у ґрунт надходить у різних екосистемах 3,5 – 6 т/га сухої речовини у вигляді копролітів, а у тропічних лісах ця величина може досягати 45 т/га.

Значна роль у цьому відношенні припадає на дощових черв'я, які виділяють від зазначеної маси до 80 % (а у деяких випадках і більше). Дощові черви здатні продуктувати за добу близько 362 мг сухої ваги копролітів на 1 г сирової ваги тварин при температурі ґрунту 5 °С і до 2 353 мг при 15 °С. За розрахунками Дж. Курі (Curry, 1995), популяції тільки двох видів (*Lumbricus terrestris*, *Aporrectodea caliginosa*) із щільністю населення 90 – 120 екз/м² можуть продуктувати в лісових екосистемах помірної зони до 9 т/га сухої маси копролітів. Ківсяки в місцях концентрації в лісових посадках степової України можуть постачати до 2,5 т сухої речовини, мухи-товстонижки лише за 100 днів

при чисельності $200 \text{ екз./м}^2 - 1 \text{ т/га}$. На перших етапах утворення ґрунтові прошарки на скелях, що обросли мохами та лишайниками, майже повністю покриваються копролітами кліщів і ногохвісток, а вже пізніше в дію вступає ґрунтова мезофауна. У фісташкових заростях на лесовидних суглинках копроліти займають до 1 % всієї площі з масою 352 кг/га . Роль копролітів у формуванні взаємодії між ґрунтовими тваринами і мікродеструкторами вже розглядалася у попередньому підрозділі.

Трофічна структура ґрунтової мезофауни є екологічним чинником, що зумовлює ферментативну активність у ґрунотвірному процесі. Експериментальні дослідження, проведені як у польових, так і у лабораторних умовах (Пахомов, Кунах, 2005), показали, що зоофаги і сапрофаги активно впливають на протеолітичну і целюлозолітичну активність ґрунту. Фітофаги в той же час не є головним чинником у цьому відношенні. Враховуючи співвідношення цих трофічних груп у ґрунті, можна констатувати значну роль ґрунтової мезофауни у формуванні ферментативної активності ґрунту, яка значною мірою формує ступінь інтенсивності ґрунотвірних процесів.

Видільна роль хребетних тварин. Масштаби видільної діяльності. Від хребетних тварин у різні екосистеми надходить значно менше екскреторного опадів (всього $0,07 - 0,29 \text{ т/га}$ в сухій вазі), де частка ссавців становить $43 - 77$, птахів – $12 - 31$, плазунів – $2 - 12$, земноводних – $1 - 23$ % залежно від гідротермічного режиму системи і наявності включень різного розміру водойм. В умовах лісостепу тільки в колоніях нориць у ґрунт потрапляє за рік $10 - 15 \text{ г/м}^2$ свіжих екскрецій, при масовій їх чисельності – в середньому до $0,04 - 0,1 \text{ т/га}$.

У місцях, де спостерігається незначна кількість копрофагів і сапрофагів, відбувається накопичення величезної маси екскрецій птахів або ссавців. На Фолклендських островах кожен рік на новій ділянці гніздування з виділень пінгвінів утворюються болотоподібні накопичення рідких екскрецій. У прибережній зоні Південної Америки (Чилі, Перу) на так званих пташиних базарах (поселення пеліканів, бакланів та ін.) утворюються величезні маси пташиних екскрецій – гуано, товщина якого у деяких місцях досягає 30 м. В печерах у тропіках на поселеннях кажанів і гуахаро із ряду козоїдів також утворюються накопичення великих мас екскрецій. У помірній зоні – значно менше, але така кількість також перевищує можливість споживання їх копрофагами. Так, під гніздовими колоніями граків за сезон накопичується залежно від розміру поселень $5,8 - 76,8 \text{ кг/м}^2$ виділень, на літніх ночів-

лях до 2,5 т, на зимових – 18,8 тонни. «Виробники» надмірного надходження екскрецій показані на рисунку 54.

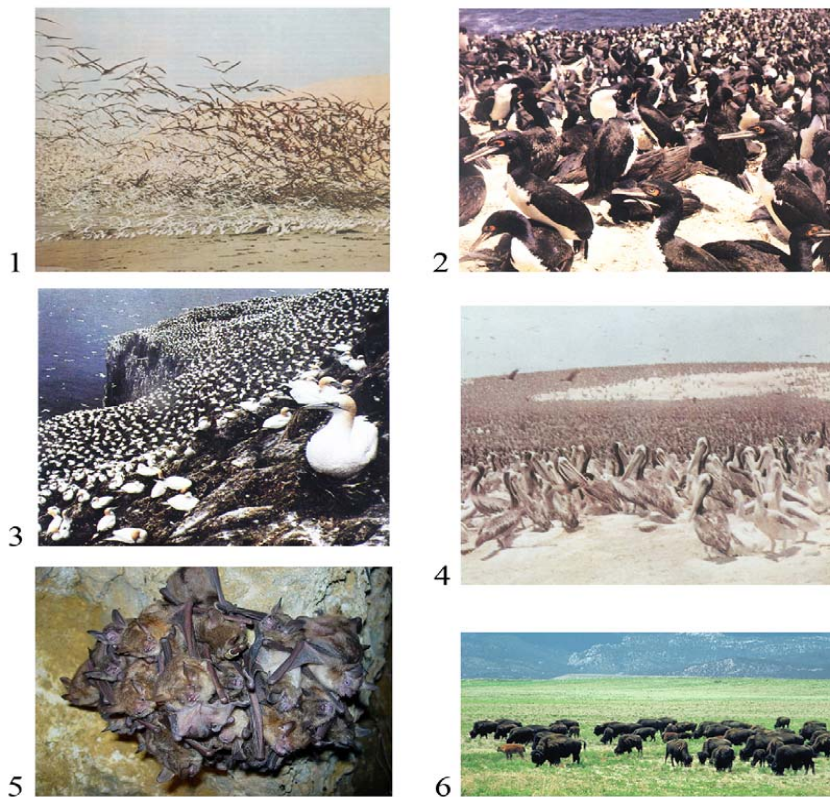


Рис. 54. Скупчення тварин під час міграцій, на гніздуванні, пасовищах:

1 – мартини, 2 – баклани, 3 – олуші, 4 – пелікани, 5 – кажани, 6 – зубри

Екскреції хребетних у значних масштабах випадають на підстилку, стимулюючи процес її розкладання (екскреції птахів, надземних ссавців, частково плазунів і земноводних). У той же час значна частина потрапляє безпосередньо у ґрунт. Ґрунтові ссавці (кроти, сліпаки, сліпачки, цокори, гофери й інші) виділяють майже 100 % екскрецій прямо у ґрунт. Різні мишоподібні норники залишають у ґрунті до

40 – 50, а часникова жаба – до 70 – 80 % екскрецій. Форми участі екскрецій у різних ґрунтотвірних процесах можуть бути такими:

- безпосередній вплив екскрецій хребетних на процеси деструкції рослинних решток і постачання поживних речовин;
- вплив на формування фізико-хімічних властивостей ґрунтів як безпосередніх абіотичних чинників ґрунтотвірного процесу;
- вплив на розвиток біодеструкторів;
- формування ферментативної активності ґрунтів і накопичення вільних амінокислот у ґрунтах;
- інтенсифікація гумусоутворення.

Роль екскрецій хребетних у деструкційних процесах. Вище показано роль основних біодеструкторів – мікрофлори і сапрофагів. Відносно хребетних тварин за кількістю екскреторного опаду вона менша, але за впливом їх як каталізаторів редуцентного процесу – велика. Як і у безхребетних (Козловська, 1985; Стриганова, 1987), у хребетних уже в травному тракті переробляються поживні речовини (особливо рослинного походження), а їх екскреторні виділення багаті на вітаміни групи *B*: тіамін, рибофлавін, іпозит, пантогенову, нікотинову і фолієву кислоти й інші, які активізують роботу мікроорганізмів. У кишковому тракті хребетних, за даними досліджень зоологів Дніпропетровського університету (Пахомов, 1989), тільки у мишоподібних гризунів кількість мікроорганізмів складає до 22×10^7 клітин на 1 г вмісту травного тракту. Значна частина їх при виділенні складає стартовий етап у формуванні мікроорганізмів у місцях надходження екскрецій тварин. Будучи факультативними анаеробами, вони при відмиранні служать істивними об'єктами для мікрофлори – аеробів, загальна кількість яких порівняно з контрольними ділянками у місцях надходження екскрецій різних тварин, а також і в експериментах з екскреціями різних тварин, зростає у 2 – 6 разів. Тільки екскреції ссавців у підстилці і ґрунті у лісових екосистемах степової зони поліпшують розвиток мікрофлори у середньому в 1,5 – 3 рази, ґрунтової мікрофауни (найпростіші) – у 1,4 – 2,5, мікроартпод – сапрофагів (кліщі, ногохвістки) – у 1,6 – 4, ґрунтової мезофауни – сапрофагів – у 1,6 – 2,9 рази; підвищується ферментативна активність ґрунтів і накопичення амінокислот відповідно в різних екосистемах і під впливом екскрецій різних хребетних у 1,2 – 5,3 і у 1,3 – 2,5 рази.

Причому, як показали дослідження, зростання ферментативної активності відбувається не лише у місцях надходження екскрецій (або розміщення їх у експериментальних ділянках), а й на значному просторі від них (рис. 55, 56).

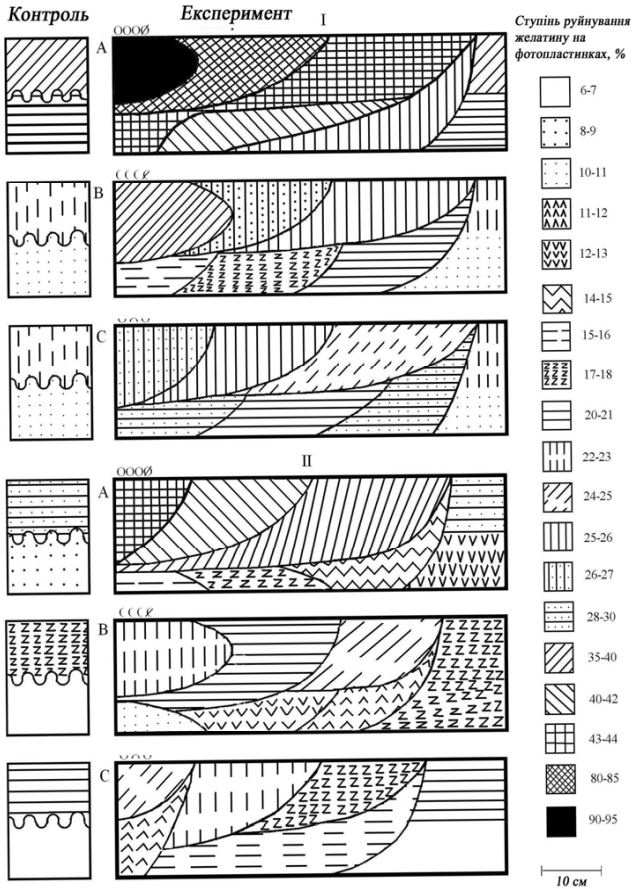


Рис. 55. Поширення зони впливу екскрецій сарни на протеолітичну активність ґрунту:

I – суглинистий ґрунт у заплавіній липо-ясеневій діброві; II – піщаний ґрунт у сухуватому борі на арені; А – через місяць, В – через 6 місяців, С – через 10 місяців

Зростання кількості мікродеструкторів і амінокислот у ґрунтах під екскреціями й інтенсифікація ферментативної активності сприяють значному прискоренню деструкції рослинних решток в екосистемах.

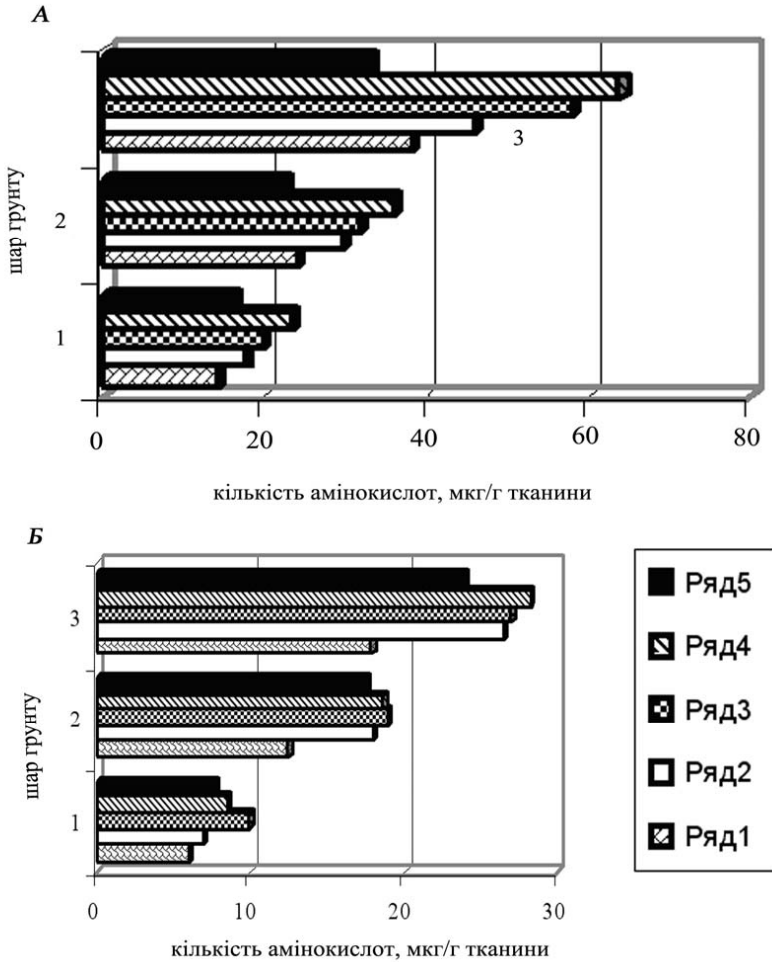


Рис. 56. Характеристика зони впливу екскрецій сарни на загальну кількість амінокислот у ґрунті залежно від відстані до експериментальної ділянки (байрачна діброва степової зони України):

А – період експозиції екскрецій 1 місяць (червень – липень),
Б – період експозиції екскрецій 6 місяців (червень – листопад);
 Ґрунтовий горизонт: 1 – 0–10 см, 2 – 10–20 см, 3 – 20–30 см.
 Ряд 5 – контроль, ряд 4 – відстань до експериментальної ділянки,
 ряд 3 – 15–30 см, ряд 2 – 30–45 см, ряд 1 – 45–60 см

Надходження екскрецій хребетних тварин у різні екосистеми сприяють зміні фізичних властивостей ґрунтів. Ці зміни значно інтенсифікують вплив абіотичних чинників на процеси розкладу мертвої органіки. Під впливом екскрецій різних тварин у заплавної діброви твердість ґрунту зменшується на 10 – 29, польова вологість ґрунту зростає на 5 – 11, аерація – на 7 – 15 %. В арених степових борах – відповідно на 6 – 18; 3 – 8; 7 – 14 %.

У результаті синергічної дії вказаних чинників під дією екскрецій хребетних значно прискорюється процес деструкції підстилки за рахунок лише екскреторної діяльності хребетних тварин. Експериментальні дослідження показали, що під екскреціями мишоподібних гризунів (миші, нориці) підстилка у заплавної діброви мінералізується у 1,7 раза інтенсивніше, ніж без екскрецій, під екскреціями ратичних (козуля, лось) – у 1,4 – 1,52 раза. У штучних дубових насадженнях на плакорі під екскреціями гризунів швидкість деструкції підстилки зростає у 1,5 раза. В степових борах екскреції лише ратичних прискорюють розклад підстилки у 1,54 – 1,82 раза (рис. 57).

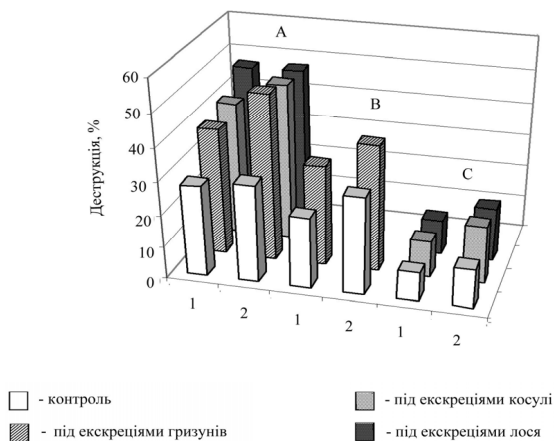


Рис. 57. Вплив екскрецій ссавців на швидкість деструкції підстилки у степових лісах України:

A – заплавна діброва, B – штучні дубові насадження на плакорі, C – сосновий бір на арені; 1 – деструкція підстилки (в %) через 6 місяців експозиції екскрецій (з грудня по червень), 2 – деструкція підстилки через 12 місяців експозиції екскрецій

Роль екскрецій хребетних в інтенсифікації гумусоутворення і постачання поживних речовин. У результаті прискорення процесу розкладання рослинних решток хребетними, кількісний склад біодесторукторів, ступінь накопичення амінокислот й інтенсифікації ферментативної активності у ґрунті збільшуються.

В бідних на гумус піщаних ґрунтах у степових борах кількість гумусу збільшується відповідно на 10 – 32 і 4 – 14 %. В долинних лісах Північно-Східного Сибіру (Чернявський, Домнич, 1989) кількість гумусу під екскреціями лося зростає у 1,5 – 1,9 раза.

Безпосередньо з метаболітами хребетних у ґрунт надходить у лісових дібровах степової України 13 – 20 кг/га органічних речовин (в абсолютній сухій вазі), у штучних лісових насадженнях – 7 – 10 кг/га, у степових борах – 5 – 7 кг/га і відповідно зольних елементів 20 – 30 кг, 12 – 14 кг і 6 – 14 кг/га. Самі екскреції розкладаються у різних хребетних за 1,5 – 2 роки.

При дії екскрецій як каталізаторів деструктивного процесу з урахуванням ступеня їх річного надходження і відповідного рівня розкладу підстилки порівняно з природним у ґрунт надходить (в т/га) 0,24 органічних речовин і 0,17 – мінеральних. У степових борах – відповідно: 0,89 і 0,20. Загальне надходження органічних речовин у процесі розкладання під екскреціями хребетних перевищує їх надходження безпосередньо від екскрецій майже у 10 разів у дібровах і у 52 рази у степових борах (рис. 58).

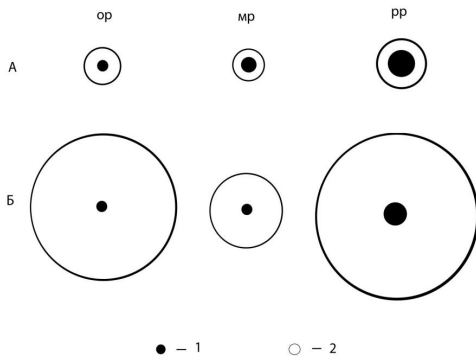


Рис. 58. Порівняльна характеристика прямого надходження поживних речовин з екскреціями (1) і при вилученні їх із запасів підстилки під впливом екскрецій тварин (2) у дібровах (А) і борах (Б) степової зони України:

ор – органічні речовини, мр – мінеральні речовини, рр – всі речовини

Різниця між величинами надходження поживних речовин у дібровах і борах зумовлюється більш інтенсивною природною мінералізацією підстилки. У заплавних дібровах інтенсивність природної мінералізації за рік складає 42 – 60, у борах 10 – 14%.

В підсумку ґрунти заплавних степових дібров під дією екскрецій хребетних збагачуються азотом у 1,3 – 1,9 раза, фосфором у 1,7 – 2,3, калієм у 1,2 – 1,7, степових борів відповідно у 1,8 – 9,2; 1,2 – 2,8; 1,1 – 1,8 раза.

Наведені дані свідчать, що видільна діяльність тварин є важливим зоогенним чинником ґрунотвірних процесів.

8.3. Роль рийної діяльності тварин у ґрунотвірних процесах

Механічний вплив тварин, пов'язаний із порушенням ґрунтового покриву, перш за все викликаний рийною діяльністю. Вона зумовлена створенням підземних сховищ, місць розмноження, збереження корму, пошуку і здобичі кормових об'єктів. Так, від розмірів тварин, характеру поселення і особливостей живлення залежить величина нір, підземних ходів, глибина їх залягання тощо. Норіння тварин, чи окопування, і пов'язана з ними рийна діяльність є однією із функцій, спрямованих на створення відповідних умов для забезпечення оптимальних потреб для існування виду.

Рийна діяльність тварин є масштабним проявом серед різних етологічних особливостей у реалізації їх життєдіяльності. Для безхребетних тварин це характерно для всіх ґрунтових і частково надземних екологічних угруповань. Серед хребетних перш за все виділяють облігатних ґрунторіїв, життя яких безпосередньо відбувається в ґрунті (рис. 59) – кроти, сліпаки, сліпушонки, цокори, гофери, піскорії, землекопи і багато інших, а також факультативні ґрунторії (рис. 60), які мешкають на поверхні ґрунту (переважно добувають їжу) і у ґрунті влаштовують нори, гніздові камери, кормові комори тощо. Це так звані норники: із ссавців – різні види мишоподібних гризунів, ховрахи, кролі, байбаки, тушкани, борсуки та інші; із птахів – берегові ластівки, рибалочки, бджолоїдки, ракші; із земноводних – жаба часникова й інші. Здійснюючи рийну діяльність, ґрунторії впливають на фізичні і хімічні властивості ґрунтів, посилюють процеси розкладання рослинних решток, інтенсифікують біологічну активність ґрунтів.

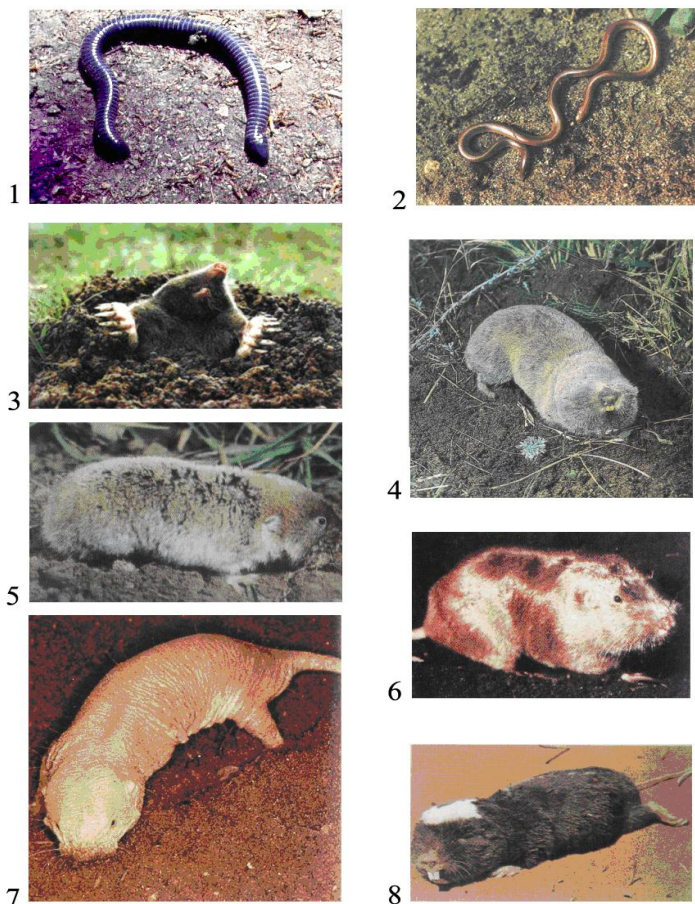


Рис. 59. Головні представники облігатних ґрунторіїв-хребетних:

Земноводні (Amphibia): 1 – кільчаста черв'яга (ряд безногі) – Aroda); Плазуни (Reptilia): 2 – сліпозміяка (ряд лускати – Squatata, родина сліпців – Thyphloridae); Ссавці (Mammalia): 3 – крім європейський (ряд комахоїди – Insectivora); 4 – сліпак звичайний; 5 – сліпачок звичайний; 6 – гофер рівнинний; 7 – землекоп голий; 8 – піскорий готтентотський

Рийна діяльність тварин забезпечує сприятливі умови для багатьох сапрофагів та інших тварин. Таким чином, вона є значним опосе-

редкованим чинником ґрунотвірного процесу: створює умови для діяльності різних біодеструкторів та посилює дію абіотичних чинників, які зумовлюють цей процес в екосистемах.

Рийна діяльність безхребетних тварин ще недостатньо вивчена. Ґрунтові безхребетні порівняно з хребетними у процесі переміщення у ґрунті більш повільні. Особливо сповільнені рухи у найпростіших. Для подолання 10 см шляху їм потрібно до трьох тижнів. Вони мешкають у так званій ґрунтовій плівковій воді. Якщо води у ґрунті багато, вона сама розносить їх по капілярах. Багато безхребетних використовують природні шпари або самі прокладають ґрунтові ходи. Для переміщення по природних шпарах необхідно, щоб розміри тіла відповідали розмірним параметрам отворів. Тому для ґрунтових тварин, які мешкають у щільних або пересохлих ґрунтах, створюються несприятливі умови. Тоді вони використовують ті ґрунти, які розпушуються або звожуються більш активними ґрунториями.

По природних шпарах переміщуються так звані мікроартроподи (див. рис. 48), дрібні членистоногі з розмірами тіла 0,1 – 1 мм. Тварини ґрунтової мезофауни (черви, багатоніжки, мокриці, личинки багатьох комах) риють ходи самостійно, але роблять це по-різному. Одні розсувають ґрунтові частинки, вклинюючись у них, інші подрібнюють ґрунт за допомогою різних пристосувань.

В першому випадку тварини фіксують задній кінець тіла у ході, а передній виносять уперед, ніби угвинчуючись у ґрунт. Ці акти повторюються безперервно у процесі руху. Таким чином рухаються і розпушують ґрунт різні черви, личинки двокрилих, багатоніжки. Більш раціонально тварини переміщуються, подрібнюючи ґрунтові частки (личинки багатьох комах – турунів, коваликів, чорнишів, а також мокриці).

Самостійно прокладають нори личинки багатьох пластинчастовусих – особливо хрущів. Вони можуть заглиблюватись у ґрунт до двох метрів. Ногами і головою вони подрібнюють ґрунт і відгрібають його до заднього кінця тіла, задньою частиною тіла і спиною вдавлюючись у стінки ходу, а часто і закупорюють тілом хід, підтримуючи в утвореній камері постійно високу вологість повітря.

У пустельних сіроземах та інших щільних ґрунтах мешкають так звані норові мокриці, які прокладають до 60 – 70 нірок глибиною до 2 м. Тільки за три літні місяці вони здатні винести на поверхню до 1 т/га своїх копролітів із ґрунтом.

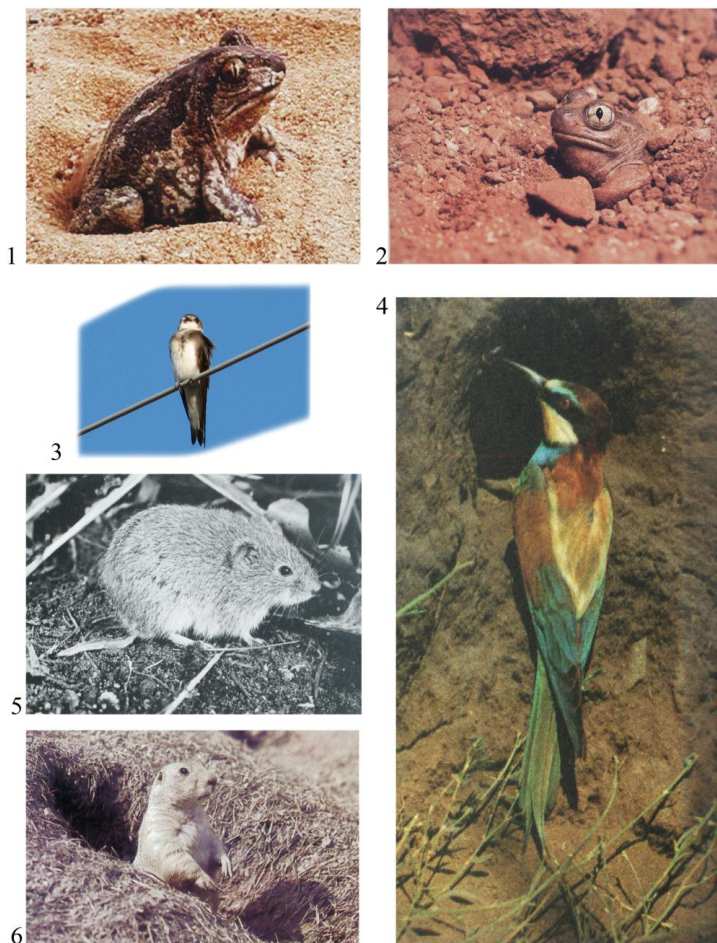


Рис. 60. Найпоширеніші факультативні ґрунторій-хребетні:

Земноводні: 1 – часничниця звичайна; 2 – лопатоніг. Птахи: 3 – ластівка берегова; 4 – бджолоїдка. Ссавці: 5 – норця звичайна; 6 – байбак

Значну рийну діяльність здійснюють терміти і мурахи (рис. 61, 62). Мешканці південних ґрунтів – терміти, бджоли і мурахи ведуть

суспільний спосіб життя. Кожна їх колонія складається з нащадків однієї гігантської сім'ї. В тропічних районах вони споруджують великі гнізда під землею або на її поверхні у вигляді пагорбів. У жарких пустелях терміти прокладають галереї у ґрунті на глибину до 8 м. Прокладаючи ходи, вони викидають землю на поверхню, поліпшуючи температурний, водний і газовий режим ґрунту, а зтягнуті рослинні рештки в підземні ходи-галереї підвищують вміст перегною на 20 – 30 %. Термітник складається із ґрунтових частин, які скріплюються екскреціями і слиною комах.

Суттєву роль у ґрунтоутворенні відіграють мурахи. Їх біомаса у деяких екосистемах може досягати до 50 кг/га. У степових, лугових і лісостепових екосистемах мурахи будують свої гнізда у вигляді земляних пагорбків або великих куп, зібраних із рослинних решток, висота яких у середньому може досягати 0,7 м, діаметр – до 1 м. В умовах лугових степів Харківської області тільки мурахи роду *Lasius* здатні за рік винести на поверхню до 50 м³ ґрунту. Створюючи гнізда, мурахи в суглинках фісташкових чагарників порушують ґрунт на 5 % площі. Ґрунтові ходи під мурашниками досить глибокі. Своєю діяльністю вони не тільки поліпшують аерацію і вологопроникність ґрунту, а й сприяють підвищенню частки гумусу у ґрунті, зтягуючи рослинний матеріал на глибину до 1,25 м. Мурахи, виносячи на поверхню ґрунт, збагачений обмінними основами, що накопичуються в алювіальному шарі, сприяють зменшенню кислотності ґрунтів. Накопичення в гніздах органічної речовини перешкоджає закисленню. Внаслідок рийної і гніздобудівної діяльності в ґрунтах під гніздами і в норах понижується кислотність ґрунту на 10 – 37 % (Зрянин, 1999)

Найактивнішим землерисом серед комах безумовно є капустянка. Її рухи схожі з роботою кротів, які прокладають ходи спеціально пристосованими передніми кінцівками (див. рис. 49).

Значну рийну роботу у ґрунтах виконують личинки комах. Так, личинки жуків на прибережних ділянках водойм Західного Сибіру солончакові ґрунти переробляють майже повністю. Лише личинки *Heterocerus fenestratus* переривають ґрунт до 15 % всієї площі (Павлова, 1975). Личинки багатьох лускокрилих, які живляться на поверхні в аридних екосистемах, у нічні часи зариваються в ґрунт. Так, різні личинки родини Noctuidae, живлячись у нічні години на чагарниках кандиму в Каракумській пустелі, вранці спускаються на ґрунт у радіусі до 2 м від стовбура і заглиблюються, залежно від темпе-

ратури повітря, на 10 – 60 см. Під одним чагарником одна особина утворює за сезон до 42 – 70 отворів, а з урахуванням загальної кількості – до 1 700 – 2 900 при середній чисельності і до 30 000 – при масовій чисельності (Даричева, 1984), що зумовлює значне зростання аерації і капілярності ґрунту.

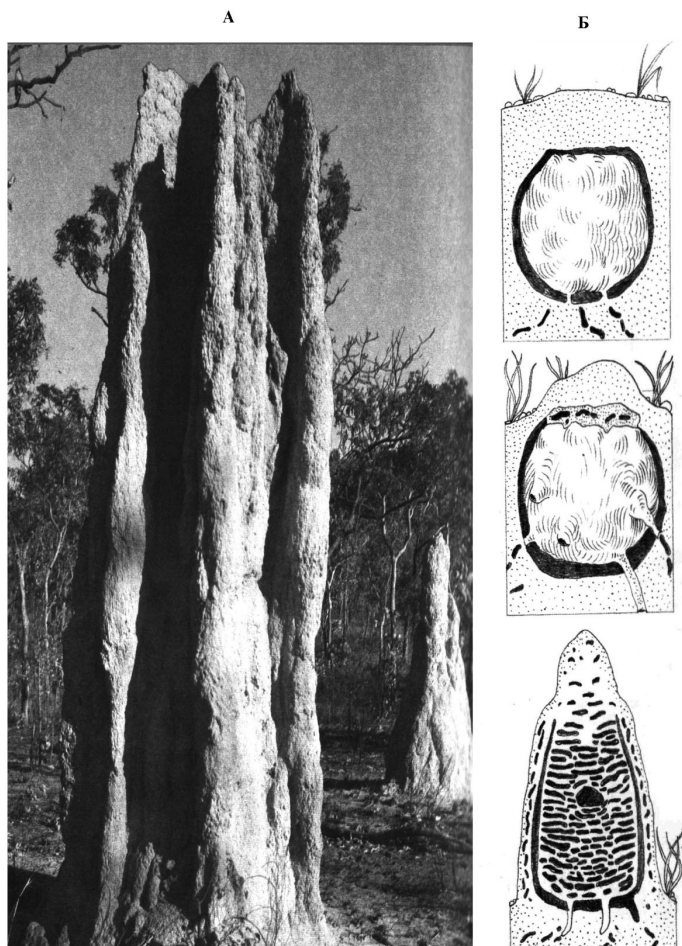


Рис. 61. Термітник на півночі Австралії (А), послідовні етапи перетворення підземного гнізда термітів на гніздо з надземним куполом (Б) (за М. Фройде, 1986)

Рийну діяльність безхребетних часто називають локомоторною функцією. Безхребетні, прокладаючи численні ходи, нірки, перш за все перемішують ґрунт із занесеними рослинними рештками і з масою екскрецій, які виділяють ґрунтові тварини. Тільки змішування ґрунту з рослинними рештками, а також, у багатьох випадках, зволоження ґрунту підвищує майже у 1,5 – 2 рази інтенсивність деструктивного процесу. Збільшуючи свердловинність ґрунтів, безхребетні (мезофауна) підвищують вологопроникність, поліпшують умови зволоження і тим самим створюють сприятливі умови для діяльності мікроорганізмів, мікрофауни.

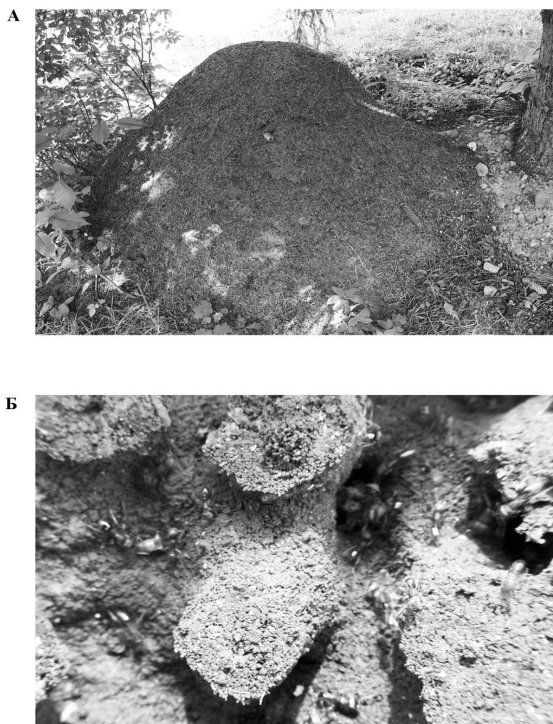


Рис. 62. А – мурашник представників роду *Formica*;
Б – ґрунтові ходи мурашок роду *Myrmica*

Зростання аерації ґрунту при утворенні безлічі ходів і нірок також сприяє аеробним процесам мікробіологічного розкладання у ґрун-

ті, що веде до більш повної мінералізації органічної речовини. Затягуванням рослинних решток у ґрунт тварини також стимулюють мікробіальний і сапротрофний процес розпаду у глибинних шарах.

Дошові черви та інші представники ґрунтової мезофауни можуть розглядатися як одні із найбільш функціонально діяльних ґрунтових тварин помірної зони. Простір, який зазнає комплексного впливу діяльності червів (рийна + екскреторна), може охоплювати навколо нори від 2 до 10 мм. Цей простір визначається як «дрилосфера» (Bouche, 1975; Lavelle, 1998). У таблиці 7 показана зміна властивостей ґрунту залежно від віддалення від стінки ходу дошового черв'яка.

Таблиця 7

Залежність властивостей ґрунтів у лісових екосистемах від відстані стінки нори дошового черв'яка в червні (Lavelle, 1998)

Лісовий біогеоценоз	Показники властивостей ґрунту	Відстань від ходу нори (мм)		
		2	10	50
Дубовий ліс	C %	7,12	3,13	2,02
	N %	0,37	0,22	0,17
	C/N	19,45	14,25	12,29
	CaCl ₂	5,58	4,88	4,40
	Вологість, %	53,90	33,61	30,58
Липовий ліс	C %	5,49	3,14	2,34
	N %	0,36	0,30	0,24
	C/N	15,30	10,35	9,67
	CaCl ₂	59,75	40,37	34,35

Ходи дошових черв'яків виділяються більш темним забарвленням. Зміна темного забарвлення послаблюється до 15 мм. Вказаних у таблиці лісових біогеоценозах вміст органічного вуглецю й азоту був значно вищим у дрилосфері (кількість вуглецю на відстані 10 мм від стіни нори зросла в 1,5 раза, а на відстані до 2 мм – у 3,5; азоту – відповідно у 1,3 і 2,2; вологість – у 1,1 і 1,8 раза). Біомаса мікродеструкторів зростає у 3,7 – 9,2 раза. Враховуючи кількість нір на 1 м² (до декількох сот), можна зробити висновок про значний вплив рийної діяльності даної групи

тварин на біотичний процес ґрунтоутворення. Так, за даними багатьох досліджень видно, що площа поверхні нір може складати близько 5 м^2 на 1 м^2 ґрунту. Дощові черви після кожного дощу, коли ущільнюється ґрунт, а також навесні, після танення снігового покриву, проробляють безліч дрібних ходів. На 1 м^2 поверхні залежно від рівня опадів таких нір у ґрунті вони утворюють від 300 до 1 000. Також у місцях, де ґрунти витоптані і ущільнені, черви розпушують їх, роблячи багато ходів, викидаючи невеличкі купки ґрунту на поверхню (рис. 63).

Лабораторні дослідження з вивчення впливу дощових червів на властивості ґрунтів, які зумовлюють процеси ґрунтоутворення, проведені у спеціальних так званих мікрокосмах (ємності, в яких змодельовані умови природних екосистем та їх компонентів) з використанням радіоактивного мічення (Пахомов, Кунах, 2005), показали, що 10 % запасу азоту оновлюється протягом 85 діб, а швидкість мінералізації органічних речовин зростає у 2,3 – 7,5 раз. Крім того, у дрилосфері кількість мікро- і зоодеструкторів збільшується у 3,7 – 6,5 раз, рівень неорганічного азоту підвищується у 1,2 – 1,8 раз.

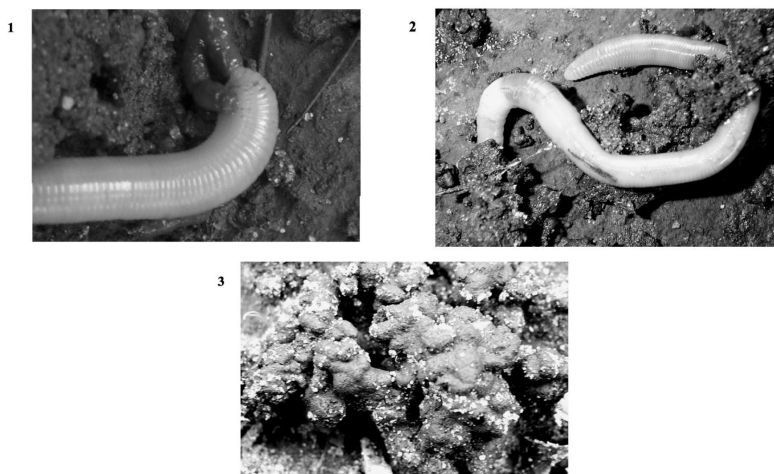


Рис. 63. Послідовні стадії викидання черв'яками копролітів:

*1 – момент викидання копролітів, 2 – черв'як серед копролітів,
3 – копроліти на поверхні ґрунту*

Локомоторна діяльність дощових червів пов'язана з механічною обробкою ґрунту, що сприяє оптимізації фізичних властивостей ґрун-

тів як біотичних чинників ґрунтоутворення. Так, дощові черви (*Aporrectodea caliginosa*) із щільністю до 100 екз./м² здатні проробити ходи довжиною 1 058 км на 1 га ґрунту протягом лише одного тижня і сприяти втягненню в механічний оборот близько 7,9 т ґрунту (Cottingham, 1994).

Рийна діяльність безхребетних, на перший погляд, поступається масштабами перед такою діяльністю хребетних, яку кожен здатний спостерігати у природі. Але невтомна праця ґрунтових безхребетних, якою охоплюється майже вся площа екосистем, неперевершена.

Рийна діяльність хребетних тварин

На особливу роль рийної діяльності хребетних було звернено увагу ще наприкінці XIX сторіччя. До теперішнього часу одержаний матеріал свідчить про значну їх роль у різноманітних процесах ґрунтоутворення. Серед хребетних тварин найбільш активну і масштабну роботу здійснюють ссавці і рийні форми земноводних. Рийна діяльність птахів спостерігається лише у берегових зонах водойм або у ярах із крутими схилами.

Особливу увагу дослідників привертають ссавці як значні чинники формування нанорельєфу, фізичних і хімічних властивостей і біологічної активності ґрунтів (Леваківський, 1871; Панков, 1921; Підоплічко, 1931; Воронов, 1936; Мигулін, 1946; Абатуров, 1966; 1984; Булахов, 1975; Пахомов, 1998).

Типи рийної діяльності. Серед різних форм рийної діяльності ссавців найбільше значення як середовищетвірні фактори мають норіння і прокладання у ґрунті численних ходів. Усі нори поділяються в основному на чотири типи: нори кротового типу, характерні для кротів, сліпаків, цокорів та інших; нори муридного типу (різноманітні мишоподібні гризуни); нори байбакового, або ховрашиного типу (байбаки, ховрахи); нори борсучого типу (борсуки, полярні лисиці тощо).

Нори кротового типу утворюють систему з густою мережею постійних (глибинних) і поверхневих нір. Глибинні нори крота, сліпака являють собою систему підземних ходів від 2 до 20 см у ґрунтовому шарі у весняно-літній період і від 50 см (кротові) до 200 см (сліпакові) – у зимовий. З глибинних нір землерії викидають купи ґрунту, утворюючи специфічні кротовини. У норах тварини утворюють гніздові камери і кормові комори (сліпаки) із запасами кормових об'єктів та інші спорудження (рис. 64). Глибина залягання глибинних нір залежить від особливостей екосистем ґрунту, зволоження тощо (рис. 65), а також від розташування кормових об'єктів, якими живляться ґрунторії.

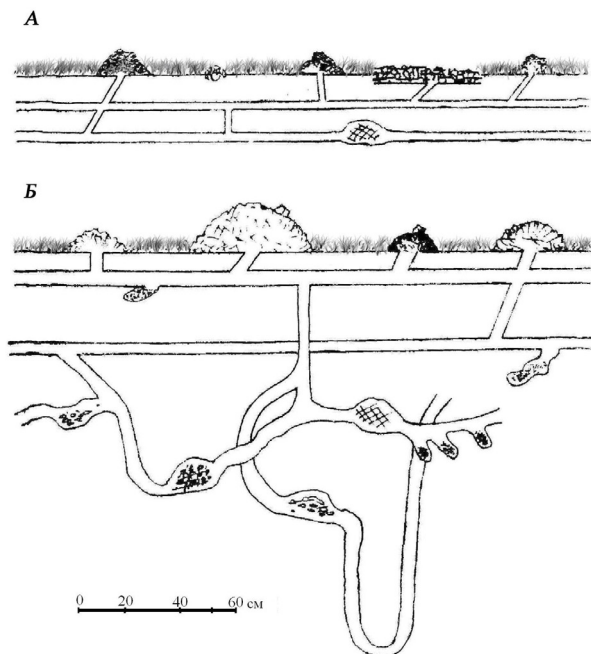









Рис. 64. Кротовий або сліпаковий тип норіння:

А – кротові нори та ходи, Б – нори та ходи сліпака;

-  – поверхові;
-  –глибинні ходи крота і сліпака у різних горизонтах ґрунту;
-  – гніздові камери;
-  – кормові камери (комори) сліпака;
-  – відморки сліпака з екскреціями;
-  – кротовини;
-  – сліпаковини

Так, у сліпака, який живиться підземною частиною рослин, ходи розташовані на глибині, у крота-комахоїда – у верхньому ґрунтовому шарі.

Мишоподібні гризуни поряд із норами, які є сховищами і закінчуються тупиками, споруджують систему ходів із декількома виходами з улаштуванням гніздових камер.

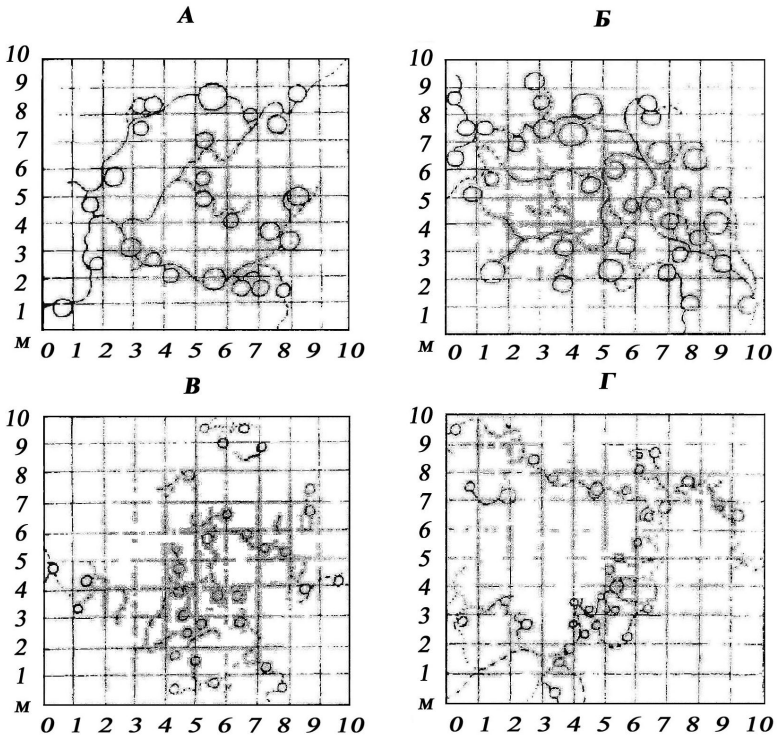


Рис. 65. Схема розміщення внутрішньогрунтових пориїв кротів і сліпаків у степових лісах:

- A – сліпака у байрачній липо-ясеневій діброві;*
- Б – сліпака у штучних дубових насадженнях на плакорі;*
- В – крота у заплавної липо-ясеневій діброві;*
- Г – крота в аренному бору*

Такі нори належать до муридного типу, який, у свою чергу, поділяється на муридний підтип (різні миші) і мікротинний тип (різні норичі) (рис. 66). Головна частина внутрішньогрунтових ходів розташована, в основному (до 85 – 90 %), у верхньому шарі ґрунту (0 – 10 см) і значно менша на глибинах 10 – 20 см (10 – 15 %), решта – на більш глибоких рівнях (рис. 67).

Байбаковий тип нір характеризується, в основному, вертикальною пронизуючою структурою із системою складних нір на значних глибинах. Ховрашині нори мають вертикальну і схилу структуру, а хом'якові, крім того мають складну структуру із складними спорудженнями камер (рис. 68).

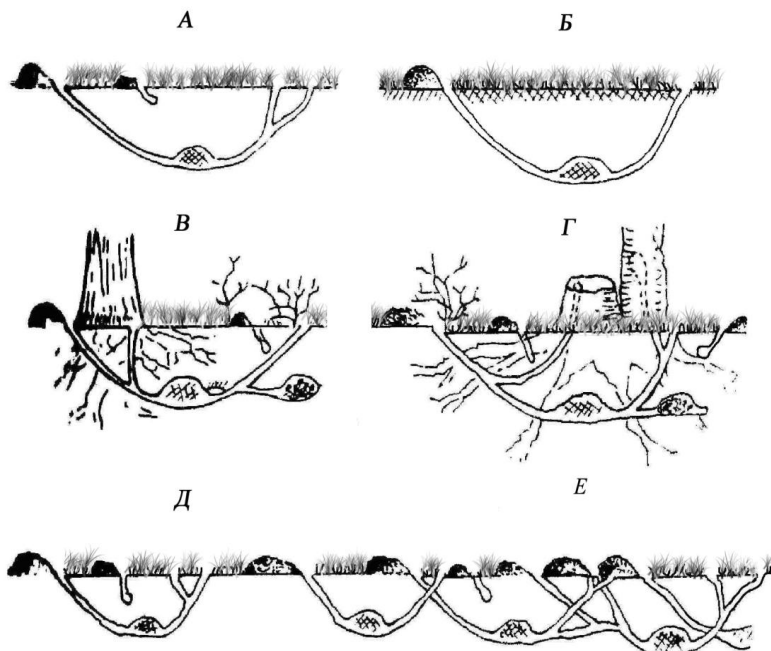


Рис. 66. Муридий тип норіння:

А, Б, В, Г – муридий підтип; Д, Е – мікротинний підтип; А, Б – прості літні нори хатньої та лісової миші; В – осіння нора лісової миші; С – нора жовтогорлого мишака; Д, Е – поодинокі нори та колоніальні поселення рудої норці;
 ———— — нори у ґрунтовому горизонті, ———— — нори під корою та всередині стовбурів дерев і пеньків, ———— — викиди ґрунту (мишовини), ———— — гніздові камери, ———— — кормові камери (комори), ———— — тимчасові сховища

Борсучі нори більш масивні за своїми параметрами та більш глибокі (рис. 69), але, враховуючи їх рідкісність, вплив на процеси ґрунтоутворення незначний.

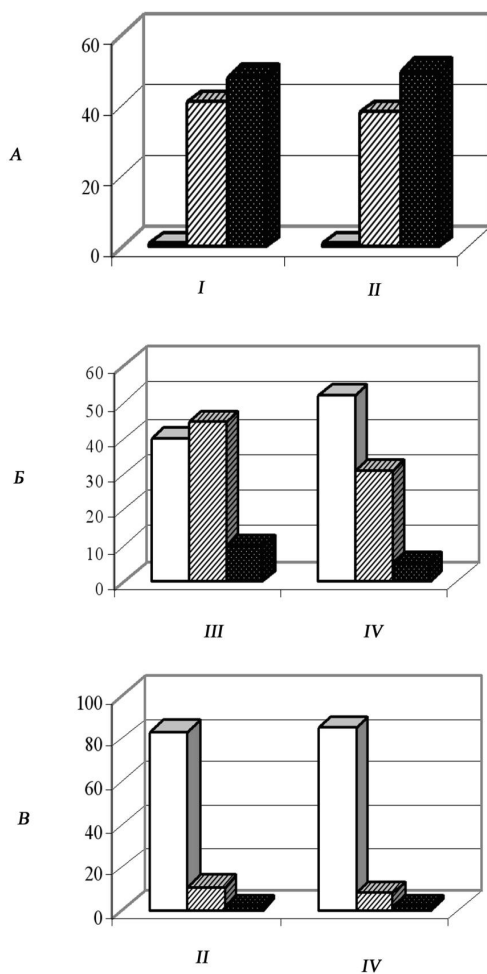


Рис. 67. Співвідношення глибини залягання внутрішньогрунтових ходів ссавців у степових і лісових біогеоценозах:

Грунтові горизонти: □ – 0–10 см, ▨ – 10–20 см, ■ – понад 20 см.

А – сліпак, Б – кріт, В – мишоподібні гризуни;

I – штучний дубняк на плакорі, II – свіжувата байрачна липо-ясенєва діброва,
III – сухуватий аренний бір, IV – свіжа заплавна липо-ясенєва діброва

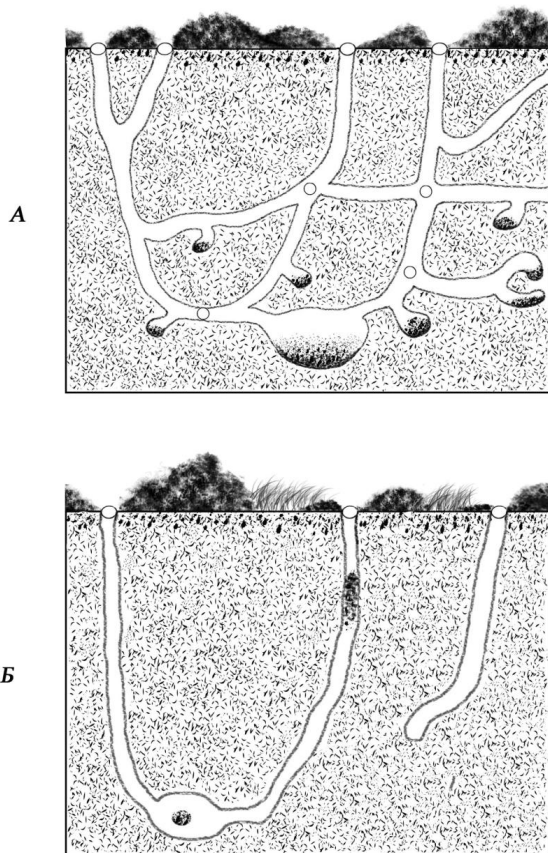
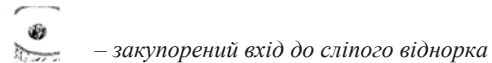
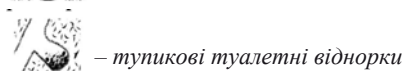
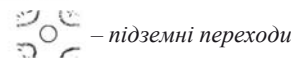


Рис. 68. Байбаковий тип норіння:

А – постійна нора байбака степового,

Б – вертикальна та схилові структури нір ховраха малого



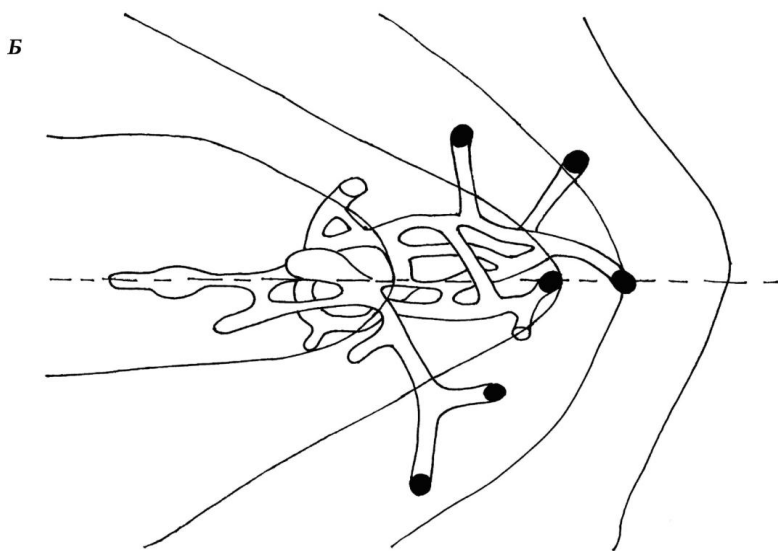
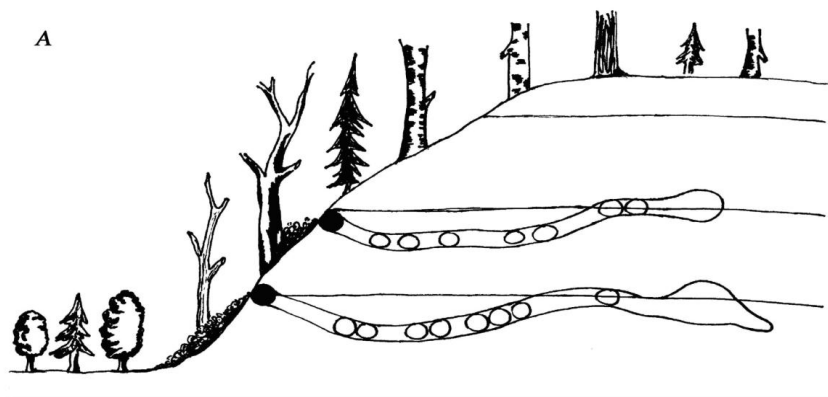


Рис. 69. Борсучий тип норіння:

А – вертикальний розріз нори борсука на крутому схилі байрачної діброви;

Б – схема будова «борсучого містечка» (горизонтальна проекція);

– нори, ● – входи, ○ – підземні переходи, ~ – гніздові камери

Масштаби рийної діяльності. Для оцінки ефективності впливу рийної діяльності хребетних має значення масштаб. У різних видів ґрунторіїв масштаби роботи різні. У дрібних ґрунторіїв (мишоподібні гризуни) вони охоплюють значну площу екосистем. У крупніших (кріт, сліпак) порії займають дещо меншу територію, але ефективність їх з винесення ґрунту і перекладання його шарів буває значно більшою і тривалішою. Так, мишоподібні гризуни, особливо нориці, у степових байрачних дібровах у деякі роки займають поріями 50 – 90 % території. Звичайно вони щорічно виносять на поверхню у степових байрачних дібровах до 6 т/га, у заплавлених дібровах – до 4 т/га, в арених борах – до 1,5 т/га. Кроти в широколистяних лісах виносять до 19 т/га ґрунту (Абатуров, 1984), на луках Чехії – до 55 т/га (Grulich, 1954). Сліпаки у степових байрачних дібровах викидають на поверхню до 19 т/га, у штучних лісових насадженнях – до 13 т/га, у лісостеповій зоні – до 2,2 – 2,3 т/га.

За даними В. В. Кучерика (1960), у лугових степах на 1 га нараховується до 7 500 входів нір дрібних гризунів, у типових дерновинно-злакових степах – понад 5 000, у напівпустелях – до 2 000, пустелях і широколистяних лісах – до 1 000, у тайзі – до 500. Їх доповнюють нори звірків середньої величини (ховрахи, хом'яки та ін.) – у відкритих ландшафтах і широколистяних лісах – до 100. В умовах лісових екосистем степової зони України (Пахомов, 1998) кількість викидів мишоподібних гризунів у різні роки коливається в межах 12 – 65 тис., сліпаків 0,7 – 3,4 тис., крота 0,4 – 7,5 тис. (в сосняках – 0,1 – 2,7 тис.). Часникові жаби, вриваючись у ґрунт і вириваючись, роблять у степових лісах у посушливий період від 24 до 420 тис. порійів.

Вплив порійів на фізичні властивості ґрунтів. Пронизуючи і розпушуючи ґрунт, перемішуючи його в горизонтальному і вертикальному напрямках, ссавці виконують значну роботу зі зменшення твердості ґрунтів і збільшення аерації, польової вологості і водопроникності.

Твердість є однією з основних характеристик фізичних властивостей ґрунтів. Затвердіння, розтріскування сповільнюють ґрунтовірні процеси, спричиняють втрати вологи. Особливо негативно це позначається у географічних районах з аридним кліматом. На таких ґрунтах затримується розвиток рослин і багато поживних речовин стають недоступними. Ссавці своєю рийною діяльністю пом'якшують ґрунти. У викидах різних ссавців твердість ґрунту залежно від типу екосистем і ґрунтового покриття зменшується в 11 – 17 разів, ніж поверхня ґрунту

в контролі. Причому найбільша ефективність у зміні твердості ґрунтів відмічається саме в найтвердіших ґрунтах – у степових ділянках та у плакорних штучних насадженнях, а найменша – у заплавних дібровах із незначною твердістю ґрунтів. На глибинах ґрунтового шару від 0 до 40 см твердість ґрунту зменшується у 1,5 – 3 рази. Серед хребетних, які своєю діяльністю ефективно впливають на твердість ґрунту, перш за все треба відзначити часникову жабу. Будучи масовими тваринами (кількість у різних системах може коливатися від декількох десятків до 5 тис. ос./га), вони щоденно вранці (4.00 – 5.00 год.) закопуються у ґрунт залежно від погодних умов на 0,1 – 0,8 м. У дуже суху погоду – до 2 м. Увечері і вночі (20.00 – 24.00) ці жаби виходять на поверхню. За активний період діяльності вони на кожному квадратному метрі у заплавної діброві роблять до 45 – 75 вертикальних свердловин, і тут твердість ґрунту зменшується у 1,5 – 2 рази. Різні ґрунторії охоплюють в різних екосистемах від 3 до 10 % площі в звичайні роки і до 60 – 70 % в роки масової чисельності. Тому ефективність рийної діяльності хребетних у зменшенні твердості ґрунту є ефективним і дійовим додатком до такої діяльності ґрунтових безхребетних, які виконують роботу «по боронуванню» в природних екосистемах.

Рийна діяльність ссавців впливає на твердість ґрунту у двох напрямках. По-перше, на поверхні утворюється нанорельєф із винесеного ґрунту. Цей ґрунт, як правило, розпушений і утворює нові сприятливі місця перебування для багатьох біоредукентів. По-друге, значно пом'якшується земля на глибині до 40 см. Формується ґрунтова фауна, перемішуються рослинні рештки з ґрунтом і взагалі інтенсифікується процес розкладання органічної речовини.

Разом із твердістю змінюється і *об'ємна вага ґрунту*. Об'ємна вага винесеного ґрунту складає всього 0,3 г/см³, що в 3 – 4 рази менше об'ємної ваги верхніх степових горизонтів і у 2 – 3 рази в лісових екосистемах степової зони. Зменшення твердості і об'ємної ваги ґрунту під впливом ґрунторіїв зумовлює зростання порозності й аерації.

Порозність ґрунтів відповідає ступеню капілярності і шпарності, від яких залежать умови існування багатьох важливих елементів ґрунтової біоти як чинників ґрунотвірного процесу. У місцях впливу ґрунторіїв залежно від їх виду і типу ґрунтів у степових лісах порозність ґрунтів зростає в горизонтах на 15 – 40 %. Розпушування ґрунту і пронизування його різноманітними норами і ходами значно підвищує *аерацію ґрунтів*.

Самі нори безпосередньо посилюють аерацію ґрунтів і створюють постійний потік повітря у ґрунті. Так, нори сліпачків можуть займати площу до 6 – 7 тис. м² на га, нори рудої нориці у тайгових лісах – до 2 – 14 % обсягів підстилки. Мишоподібні гризуни в лісостепових дібровах утворюють на 1 га від 0,4 до 3,4 м² повітряних порожнин. Підземна нориця утворює мережу протяжністю 2,5 м/м². В умовах степових лісів у плакорних умовах сліпак утворює мережу нір в 1 021 м/га, мишоподібні гризуни – 16 тис. м/га, а у роки масової чисельності – до 36 тис. м/га, кроти – в різних системах від 1,5 до 4 тис. м/га. Завдяки цьому в байрачних дібровах у степу ґрунторій-ссавці у середньостатистичні за чисельністю роки утворюють до 25 м³ повітряних порожнин на гектар лісу, що становить до 0,83 % обсягу верхніх шарів ґрунту. В інших лісових системах ці показники можуть коливатися від 2 до 15 м³. Значне підвищення аерації ґрунтів створює умови для розвитку анаеробних мікродеструкторів і сприяє розвитку значної кількості сапрофагів.

Гідротермічний режим. Другим дуже важливим фактором є вплив рийної діяльності на терміку ґрунтів, яка разом із вологістю утворює їх особливий гідротермічний режим.

Пронизування ґрунтового покриву різними типами нір є важливим чинником зміни *температури ґрунту*, тому що у самих норах і ходах формується особливий мікроклімат, який характеризується високою стабільністю. Крім того, викиди ґрунту зумовлюють його температурний режим. У викидах температура, як правило, підвищується на 10 – 20 %. Але на нижніх горизонтах ґрунтів ці викиди утворюють своєрідний буфер, в результаті чого локальне коливання амплітуди температур затихає в горизонті 10 – 20 см у той час, як у контрольних ділянках воно прослідковується до 30 – 40 см горизонту. Таким чином утворюється локальна стабілізація температурного режиму, більш сприятлива для існування багатьох комплексів ґрунтової фауни. У цілому у жаркому кліматі під впливом рийної діяльності ссавців температурний баланс ґрунтів у всій системі понижується на 1 – 2 °С.

Польова вологість ґрунтів має особливе значення у посушливих регіонах. В умовах дефіциту вологи в степових лісах, особливо у плакорних місцеперебуваннях, рийна діяльність ссавців виступає важливим біотичним чинником, який компенсує жорсткість природних зональних умов і оптимізує загальний режим зволоження ґрунту. Поліпшуються лісорослинні умови і зростає ефективність роботи біодеструкторів. Усі види рийної діяльності ссавців однозначно впливають на підвищення польової вологості ґрунту. Ефективність цього впливу

тим більша, чим більший дефіцит вологи. Під викидами ґрунту ссавців у різних степових лісах польова вологість ґрунту зростає на 2 – 23 %. Поверхнєве розпушування ґрунту кабанами, хижакками, кротоми сприяє накопиченню і зволоженню ґрунту залежно від віку пориїв на 6 – 25 % відносно контролю (рис. 70). Пронизуюча норна мережа сприяє більш масштабному і глибинному проникненню вологи, значно збільшуючи водопроникність і водний режим ґрунтів. Навкруги нір ґрунт зволожується у радіусі до 60 – 70 см, що сприяє загальному високому приросту вологи у всій екосистемі на 2 – 4 %, а у місцях норної мережі – на 17 – 74 % (див. рис. 31).

Серед інших хребетних тварин у зволоженні ґрунту велику роль, як уже згадувалося, відіграє активний землерий із земноводних – жаба часникова (див. рис. 60). На місцях заривання водопроникність ґрунту зростає на 36 – 61 %. Важлива функція її рийної діяльності полягає також в активному зволоженні ґрунту. Дослідження (Булахов, 1977) показали, що щоденно часникові жаби вносять у ґрунт певну кількість води, яка запасується під їх шкірою та у сечовому міхурі. Одна тварина здатна за добу вносити до 0,7 – 3 см³ води. У посушливі роки за літній період часникові жаби, що мешкають у степових заплавних дібровах, вносять до 30 м³ води, у штучних лісових насадженнях на плакорі – до 15 – 17 м³. У місцях заривання цих земноводних вологість ґрунту підвищується на 66,2 – 95 %. У вологі роки і у період опадів ця особливість майже не проявляється (рис. 71).

Деструктивна функція рийної діяльності хребетних. Деструкція органічних речовин є однією із важливих форм участі хребетних у ґрунтотвірних процесах. Особливо ефективна рийна діяльність тих хребетних, які розпушують і перемішують ґрунт (кабани, мишоподібні гризуни). Виділення, трупи різних тварин (особливо безхребетних) і рослинні рештки, які надходять в екосистеми, завдяки рийній діяльності таких тварин перемішуються з ґрунтом і більш прискорено мінералізуються.

Мінералізація екскрецій (гризунів) під впливом тільки рийної діяльності в байрачних дібровах відбувається у 1,2 – 1,4 раза, у заплавних дібровах – в 1,3 – 1,6 раза ефективніше, в заплавних дібровах, відповідно, у 1,4; 1,7 і 1,5 – 1,9. Рийна діяльність у даному випадку виступає як опосередкований чинник. Прискорення деструктивного процесу відбувається як за рахунок змін аерогідротермічного режиму в місцях пориїв, так і за рахунок більш ефективного розвитку різних біодеструкторів.

8. ҐРУНТОТВІРНА ФУНКЦІЯ ТВАРИН

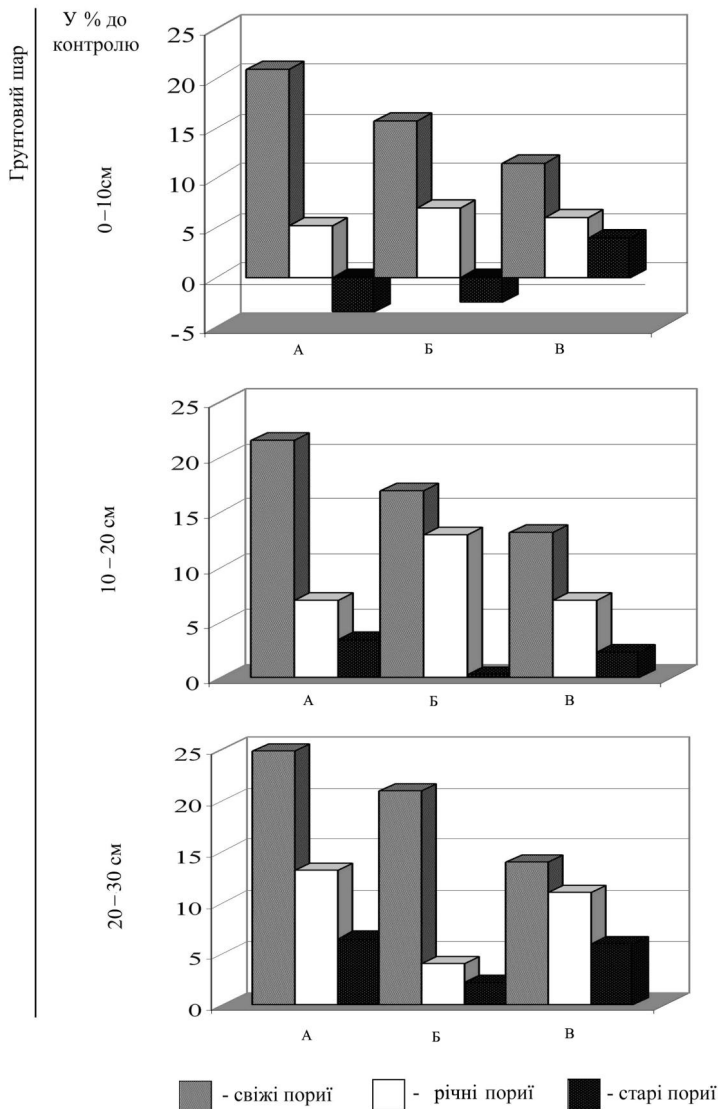


Рис. 70. Ефективність (у %) впливу поріїв кабана на вологість ґрунтів у заплавної діброві (А), штучному дубовому насадженні на плакорі (Б) і в аренному борі (В) (контроль – нульова лінія)

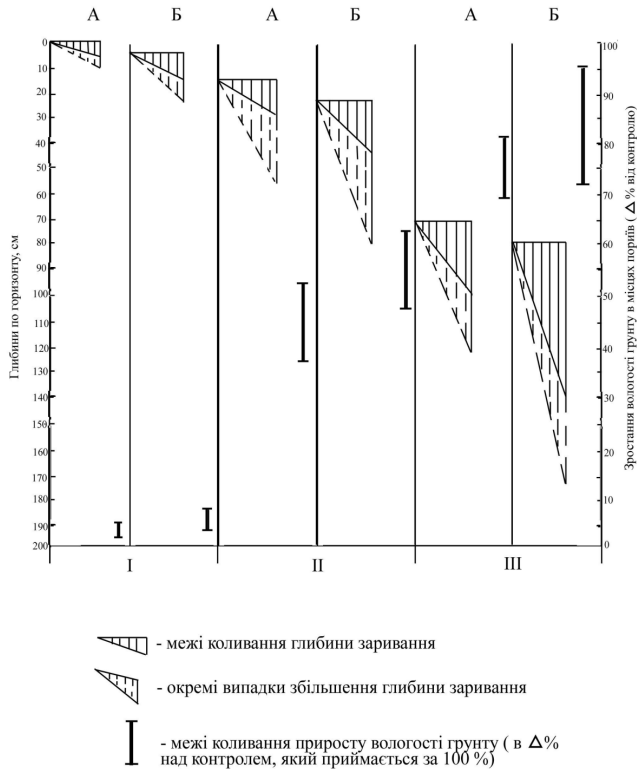


Рис. 71. Залежність вертикального заривання часникової жаби і впливу її поривів на вологість ґрунту в різні за рівнем вологості роки:

A – заплавні діброви, Б – штучні дубові насадження на плакорі; I – дуже вологі роки, або дощовий період; II – помірно вологі роки; III – посушливі роки

У природі різні середовищеві дії хребетних дуже важко диференціювати. Так, екскреторна і рийна діяльність хребетних виступає як інтегральний чинник мінералізаційного процесу. Як було вже показано, кожний з цих чинників викликає зміну фізико-хімічного режиму ґрунтів, що значно оптимізує абіотичні умови редукційного процесу. Надходження у ці місця екскрецій, їх перемішування з ґрунтом, а також перемішування із ґрунтом решток рослин (опаді і трофічних решток від діяльності фітофагів) ще більше інтенсифікує процес де-

струкції. Такий синергічний вплив двох форм діяльності тварин на деструкційні процеси можна прослідкувати в колоніальних поселеннях нориць (рис. 72).

У літній період сумісний вплив рийної та екскреторної діяльності у колоніях нориць інтенсифікує деструкцію рослинних решток в 1,7 – 7 разів порівняно з ділянками, де ця діяльність відсутня.

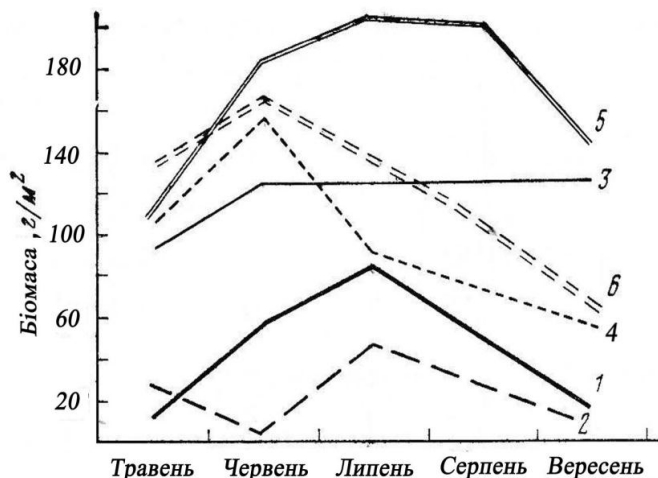


Рис. 72. Сезонна динаміка біомаси рослинних решток у колоніях нориць і на ізольованих від них ділянках (контроль) у степових екосистемах лісо-степової зони України (за Р. І. Злотіним і К. С. Ходашовою, 1974):

1 – рослинні рештки на контрольних ділянках; 2 – те саме, на колоніях нориць; 3 – підстилка на контрольних ділянках; 4 – те саме, в колоніях; 5 – загальна біомаса надземних решток на контрольних ділянках; 6 – те саме, в колоніях

Вплив пориїв на хімічні властивості ґрунтів. Рийна діяльність хребетних є значним біотичним чинником у формуванні хімічних властивостей ґрунтів. Вплив її на хімічні властивості ґрунтів зумовлюється в основному двома факторами: зміною фізичних параметрів ґрунту і посиленням деструкційного процесу. Перш за все це позначається на переміщенні у ґрунті хімічних елементів і речовин, збагаченні ґрунту на важливі поживні речовини, гумусоутворенні, розсоленні ґрунтів та ін.

Переміщення хімічних елементів, крім звичайних шляхів, у результаті фізико-хімічних процесів пересування водних розчинів і жит-

тедіяльності рослин здійснюється також тваринами-грунторіями, де роль їх діяльності виступає найбільш масштабно. Як правило, вони риють нори у глибоких ілювіальних горизонтах ґрунту, або у ґрунто-твірних породах, збагачених на хімічні речовини більше, ніж поверхові горизонти, і втягують їх у біотичний кругообіг. У результаті рийної діяльності хребетних переміщується верхній гумусовий горизонт із материнськими породами, які лежать нижче, що сприяє збагаченню нижніх горизонтів органічною речовиною. У той же час, «праця» ссавців сприяє винесенню на поверхню багатьох хімічних макро- і мікроелементів. Так, у широколистяних лісах Східної Європи кроти викидають на поверхню до 340 кг/га Fe_2O_3 , 910 кг/га Al_2O_3 , 185 кг/га CaO і Mg , що значно перевищує надходження цих речовин у ґрунт з опадом. В умовах степових лісів України кроти виносять з нижніх у верхні горизонти ґрунту до 19 кг марганцю, 2 кг хрому, до 1 кг нікелю, ванадію і молібдену. Найбільше мікроелементів виявлено у пориях сліпака в степових екосистемах і штучних лісових насадженнях на плакорі. Кількість міді зростає у верхніх шарах на 7 – 11, марганцю – на 2 – 19, магнію – на 4 – 14, цинку – на 8 – 53 %.

К. С. Ходашова (1970) показала, що запаси кальцію, який щорічно викидається сліпаком у кореневий шар ґрунту в лісостепових ландшафтах, приблизно дорівнює його кількості, що використовується на приріст травостою. На ділянках сінокошу у результаті «трудової» діяльності сліпаків у зону активного біологічного кругообігу надходить майже та ж кількість кальцію, яка вилучається із сіном.

Особливо велике значення рийна діяльність ссавців має для процесу гумусоутворення. У результаті «праці» кротів у нижчих шарах ґрунту степових лісів збільшується кількість загального гумусу на 10 – 34 %, сліпаків – на 18 – 39 %. Винесений на поверхню малогумусний ґрунт уже через рік за вмістом гумусу майже зрівнюється з поверхневими шарами, а у наступні роки у результаті інтенсифікації гумусоутворення кількість гумусу зростає як у викидах, так і під викидами. Загальна ефективність впливу всіх ґрунторіїв сприяє зростанню гумусу на 1 га степового лісу на 0,3 – 0,5 %.

Таким чином, ґрунторії здійснюють важливу функцію в ґрунтоутворенні – сприяють зростанню кількості гумусу загалом у системі і, що особливо важливо, збагачують гумусом нижні шари ґрунту.

У місцях впливу різних порийів зменшується кислотність ґрунту, рН ґрунту під дією порийів у степових дібровах зростає на 3,7 – 11,4 %, а аренних борах – на 2,3 – 14,1 %.

Значну роль рийна діяльність ссавців відіграє у розсолненні ґрунтів. Це особливо важливо для засолених ґрунтів, а також для тих регіонів, де активно використовується штучний полив водою з природних водойм з підвищеним мінеральним складом. Так, на прикладі рийної діяльності ховрахів у напівпустелях Заволжя Б. Д. Абатуровим (1984) показано, що у зв'язку з виникненням на місцях пориїв зоогенного мікрорельєфу (викиди ховрахів формують мікропідвищення, а їх нори – западини) утворюється більш значна площа водозабору, куди більше стікають і накопичуються дощові і талі води і по норах проникають у нижні шари ґрунту. Таким чином, перерозподіляючи поверхневі води і створюючи умови для більшого зволоження ґрунту і вимивання солей на значну глибину (до 1,5 м), ховрахи сприяють процесу розсолювання ґрунту (рис. 73). На ефективність цього впливу вказують такі дані як наявність на одному гектарі до 600 вертикальних нір із щорічним додатком до 80 і збільшенням на їх місцях водопроникності в 19 разів.

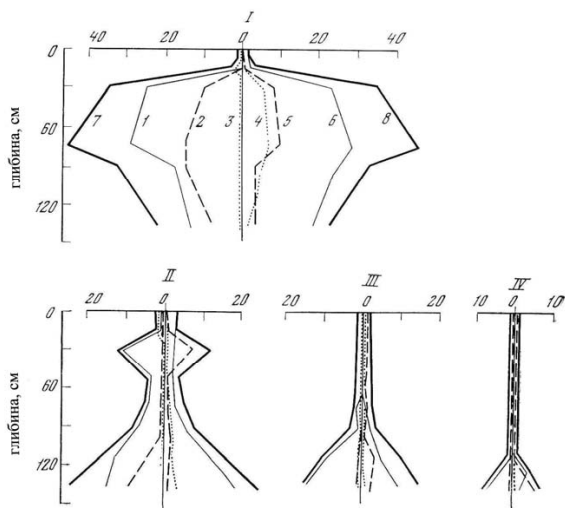


Рис. 73. Послідовні стадії розсолнення ґрунтів (солончаковий солонець під впливом нір ховрахів малого в напівпустелі Північного Прикаспію (за Б. Д. Абатуровим, 1979):

I – не порушений солонець, **II** – ґрунт після значного весняного зволоження біля нори ховраха (утворення «просадки»), **III** – ґрунт на місці багаторазового норіння («стара просадка»), **IV** – ґрунт у западині, що утворилася на місці просадки. Склад водної витяжки (мг-екв/100 г ґрунту): 1 – SO_4 ; 2 – Cl ; 3 – HCO_3 ; 4 – Mg ; 5 – Ca ; 6 – Na ; 7 – сума аніонів; 8 – сума катіонів

Інтегральний вплив усіх екологічних і систематичних фауністичних угруповань у різних видах середовищевірної діяльності у всіх біогеоценотичних блоках, як у горизонтальному, так і вертикальному напрямках, визначає односпрямовану дію, відображаючи еволюційну суть історичного розвитку ґрунту.

Розглянутий матеріал не тільки засвідчив значну роль тваринних організмів у найважливіших біогеоценотичних процесах – ґрунтоутворенні, а й показав, що ця роль незамінна. Кожна із груп організмів, реалізуючи свій спосіб життя, виконує величезну роботу з охопленням усієї системи, визначаючи прямо або опосередковано ґрунтовірні процеси.

БІОТИЧНІ ЗВ'ЯЗКИ ЯК ОСНОВА ДЛЯ СТВОРЕННЯ ФУНКЦІОНАЛЬНИХ МЕХАНІЗМІВ ЕКОСИСТЕМ

Основоположник екології як науки Ернст Гекель (Haeckel, 1866) назвав екологію сумою пізнання всіх відносин тварин із середовищем, включаючи і ті, з якими вони вступають з іншими тваринами і рослинами в прямі чи побічні зв'язки співробітництва чи ворожнечі. Все це стосується не лише тварин, а й усіх живих істот. Як зазначив Швердтфегер (Schwerdfeger, 1963), екологія вивчає системи або структуру, які визначають як «множинність, частини якої певним чином взаємопов'язані», або «упорядкована різноманітність, частини якої пов'язані взаємодією в єдине ціле». Приймаючи як відомий факт, що система для свого існування і функціонування має відповідні механізми, вказана взаємодія організмів визначає ці механізми. Формування різних взаємовідносин між організмами як у популяції, так і за її межами, утворює численні біотичні зв'язки. Різноманітні зв'язки між біотичними елементами на різних рівнях організації екосистем Клементс і Шелфорд (Clements, Shelford, 1939) визначили як коакції, які поділили на два типи:

- гомотипічні коакції, тобто взаємодія між особинами одного виду (внутрішньовидові взаємозв'язки);
- гетеротипічні коакції, або взаємовідносини між особинами різних видів (міжвидові взаємозв'язки).

Але такі угруповання не повністю відображають схему численних зв'язків, які утворюються не лише між організмами, а й між організмами і системами, формуючи різні біотичні зв'язки. Є всі підстави вважати, що названі два типи коакцій, або взаємозв'язків, можна виділити в єдину групу видових або популяційних зв'язків, а другу важливу групу біотичних відносин виділити в системні біотичні зв'язки, характерні для різних рівнів систем. Множинність різних типів і угруповань біотичних зв'язків зумовлена їх проявами і представленням на всіх рівнях організації.

9.1. Видові біотичні зв'язки

Внутрішньовидові біотичні зв'язки дуже різноманітні, серед них головними є такі:

Групові взаємовідносини. Групові взаємовідносини формуються залежно від еволюційно сформованого ступеня захисних механізмів виду, способів харчування і розмноження. Групові утворення можуть складатися з двох або багатьох особин. Існування видового угруповання відомі у майже всіх систематичних категоріях тварин, але найбільш візуально проявляються у комах і хребетних. Груповий ефект проявляється у багатьох видів, які можуть нормально розмножуватись і виживати тільки в тих випадках, коли вони представлені великими популяціями. Так, баклан, головний виробник гуано в Перу, може існувати лише в зграї не менше 10 000 особин. Кількісний склад особин у групі, як правило, визначається типом екосистем чи ландшафтів. У відкритих ландшафтах (степи, прерії, пустелі), де загроза завжди більш можлива, такі групові утворення включають значну кількість особин. У лісових екосистемах більш характерні поодинокі особини, або групи з невеликою їх кількістю. Лише дрібні види можуть створювати масову чисельність у групі.

При групових утвореннях з більш-менш значною кількістю особин значно полегшуються пошуки їжі і захист від ворогів. Об'єднані у зграю, вовки здатні здолати жертву великих розмірів, тоді як поодиноці це неможливо. Олені й інші ратичні можуть успішно оборонятися від хижаків, якщо вони об'єднуються в стада. Груповий ефект найкраще проявляється у фазності, тобто існуванні виду одночасно в двох формах – одиноких особин і об'єднаних у стада чи зграї, але в різні періоди їх циклу життя. Класичними прикладами можуть служити перелітна сарана, згрупована в перелітні зграї, багато видів птахів (журавлі, шпаки тощо), або міграції риб на нерест (лососеві, тарань та ін.). У вітчизняній літературі групові ефекти часто називають етологічною структурою популяцій, де розглядаються такі угруповання: *поодинокі* види, які ведуть поодинокий спосіб життя, *колонії* – групові поселення осілих видів тварин. Вони можуть існувати протягом довгого часу або лише в період розмноження (наприклад, граки, чайки та ін.). Серед нижчих таксономічних форм тварин у колонії утворюється споріднена регуляція життєвих відправлень (колоніальні тунікати), де окремі співчлени функціонують як органи в організмі. Найскладніші колонії у суспільних комах із розподілом функціональних

обов'язків. *Зграї* – тимчасові об'єднання тварин, які проявляють біологічно корисну організованість дії (риби, птахи, ссавці). *Стада* – довготривалі і постійні об'єднання тварин порівняно із зграями.

Вказані популяційні угруповання мають різний середовищотвірний ефект в екосистемах. Чим більші угруповання, тим ефективніша дія тварин на ті чи інші функціональні прояви в системі.

Внутрішньовидова конкуренція. Внутрішньовидові взаємозв'язки в більшості випадків характеризуються збереженням між особинами солідарності, яка спрямована на забезпечення успіху розмежування, живлення і передачу спадкових властивостей. Внутрішньовидова конкуренція проявляється в боротьбі за територію і площу, які забезпечують умови існування виду. Особливо це проявляється в період розмноження. В цих випадках охорона території є обов'язком в основному самців, наприклад, багатьох видів птахів, риби (колючка) та інші. Територіальні співвідношення – це найбільш ефективне помноження простору живання – ресурсів середовища.

Іншим проявом внутрішньовидової конкуренції є існування соціальної ієрархії, яка характеризується наявністю в популяції особин домінуючих і підпорядкованих.

Конкуренція між особинами одного виду за їжу виникає більш гостро в міру росту популяції, що зумовлює, з одного боку, регуляцію чисельності виду відповідно до запасів їжі, а з іншого – регуляцію самих ресурсів. Ці взаємозв'язки утворюють регуляторні механізми в системі, які є основою її екологічної стійкості.

В деяких випадках внутрішньовидова конкуренція приводить до диференціації виду, який може розпастися на декілька популяцій, що займають різні території. Так, у віссянки саванної одна екологічна форма розміщується на прибережних солончаках, інша – на сухих горбах. Конкуренція може потягти переселення однієї частини популяції з одного географічного району в інший.

Інформаційні зв'язки. Для передачі інформації про готовність до розмноження, про забезпеченість кормами або про знаходження значної кількості кормових ресурсів, про захищеність території або про наявність ворогів у тварин одного і того ж виду утворилися різні шляхи інформаційності між особинами. Найчастіше це хімічні інформаційні зв'язки, які здійснюються за рахунок функцій залоз, або виділення, якими тварини маркують свою територію чи сповіщають про її особливості. Це різні телергони, що діють на організм того ж виду – гомотелергони або феромони. Розрізняють феромони статеві, які забез-

печують зустріч і впізнавання особин різної статі і стимулюють статеву поведінку; феромони тривоги, феромони слідові, агрегаційні, які викликають скупчення великої кількості особин, феромони для мічення території. Найбільше вивчені феромони комах, які відіграють в їх житті винятково важливу роль. У риб і земноводних відомі статеві і тривожні феромони. У ссавців (гризунів, ратичних, приматів) – пахучі виділення. Інформаційні зв'язки, крім формування поведінки, мають певне значення в більш рівномірному розподілі, або скупченні популяції, що впливає на ефективність середовищевірної діяльності.

Міжвидові біотичні зв'язки. Взаємодії популяцій двох видів (або більше) подаються у таких комбінаціях символів: 00, – –, ++, +0, –0 і +–* (Одум, 1986). Ці взаємодії утворюють різні види біотичних зв'язків між різними видами (табл. 8).

Таблиця 8

Типи біотичних зв'язків, які існують між різними видами (за Даждо, 1975)

Типи зв'язків	Види, які живуть спільно		Види, які живуть окремо	
	вид А	вид Б	вид А	вид Б
Нейтралізм	0	0	0	0
Конкуренція	–	–	0	0
Мутуалізм (симбіоз)	+	+	–	–
Протокооперація (співробітництво)	+	+	0	0
Аменсалізм (А – аменсал Б)	–	0	0	0
Коменсалізм (А – коменсал Б)	+	0	–	0
Паразитизм	+	–	–	0
Хижацтво	+	–	–	0

Примітки: (0) – взаємовідносини між видами не позначаються на їх розвитку;

(+) – розвиток виду можливий, або полегшується;

(-) – розвиток виду утруднюється, або робиться неможливим.

Нейтралізм: обидва види незалежні і не здійснюють один на одного ніякого впливу.

Конкуренція – кожен із видів чинить на інші несприятливі дії. Конкуренція відбувається в пошуках їжі, місць сховищ, місць розмноження.

Мутуалізм – кожен із видів може жити, рости і розмножуватись лише в присутності іншого. Вони розвиваються в так званому симбіозі.

Протокооперація – обидва види утворюють спільнотне угруповання. Воно не є обов'язковим, тому що кожен вид може існувати окремо, але життя в спільноті приносить обом користь.

Прикладом таких зв'язків може бути спільне гніздування декількох видів птахів – крячок і чапель, що є прикладом співробітництва, яке дозволяє їм успішніше захищатися від хижаків.

Аменсалізм. При аменсалізмі один вид – аменсал – зазнає пригнічення росту і розмноження, інший – який називається інгібітором, – таких незручностей не має і одержує перевагу в розвитку. Аменсалізм як форма біотичних зв'язків більш відома для рослин.

Коменсалізм. Один з видів – коменсал – дістає користь від співжиття, а інший не одержує ніякої вигоди. Такі зв'язки між коменсалами характеризуються взаємною толерантністю. Однією з форм коменсалізму є форезія, тобто коли організм більших розмірів носить іншого, значно меншого.

Мутуалізм і коменсалізм є перехідною формою до паразитичних відносин.

Паразитизм. Вид-паразит, як правило, дрібних розмірів, принаймні менший за свого хазяїна. Він сповільнює ріст і розмноження свого хазяїна, від якого цілком залежить його розмноження і розповсюдження. Паразит може викликати загибель свого хазяїна.

Хижацтво – хижак завжди існує за рахунок своєї жертви, якою він живиться. Жертва завжди гине.

Паразитизм і хижацтво належать до трофічних зв'язків, які зумовлюють матеріальний обмін і енергетичний баланс у системі.

Усі перелічені види біотичних зв'язків різних видів утворюють безліч біотичних каналів, по яких відбуваються прямі і зворотні зв'язки в системі, утворюються механізми гомеостазу і прояви функції тієї чи іншої біоти або всієї системи.

Різні комбінації видових біотичних зв'язків утворюють системні зв'язки, які є визначальними у структурі і функції екосистем.

9.2. Системні біотичні зв'язки

Численні форми біотичних зв'язків, у які вступають представники того чи іншого виду в системі, визначають найголовніші умови існування живих організмів в угрупованнях – можливість добування їжі і завоювання життєвого простору. В той же час при реалізації всіх еко-

логічних потреб, які зумовлюються біотичними зв'язками, формуються своєрідні форми впливу як на біотичні, так і абіотичні чинники середовища, що виконують середовищеві функції. Різні біотичні зв'язки проявляються в різних за рівнем організації системах і нормуються масштабами і різноманітністю біорізноманіття, систем і їх рівновіддаленістю. У формуванні системних біотичних зв'язків незалежно від рівня їх організації проявляються трофічні, топічні, форичні, фабричні (або середовищеві) взаємозв'язки. Всі вони беруть участь на системному рівні у продукційному процесі, у кругообігу речовин, матеріально-енергетичному балансі, розповсюдженні біоти, у відтворювальних функціях, ґрунтовірному процесі, в нормуванні біорізноманіття та інших функціональних проявах систем.

Консортивні зв'язки – основи організації біогеоценозу. Основоположник учення про консорції В. М. Беклемішев (1951) під консорцією розумів групу видів, пов'язаних спільністю долі з центральним видом (рослиною чи твариною). Як критерій визначення консорції ним були покладені топічні і трофічні зв'язки організмів. Спільне існування організмів, постійні контакти між ними в процесі живлення і впливу на середовище протягом усього життя центрального виду – *детермінанта* – основа початкового трактування консорцій. В цьому їх відмінність від інших форм біотичних взаємозв'язків, зокрема, від ланцюгів живлення. Близькі до цієї думки багато відомих учених-геоботаніків (Раменский, 1952; Лавренко, 1959; Дылис, 1964; Работнов, 1964 та ін.). Але, на їх думку, детермінантом може бути лише автотроф, тобто рослина. В подальшому розуміння про консорції було розширено. Крім кон'юнктивних форм міжвидових біотичних відносин (паразитичних, симбіотичних, епіфічних та ін.), до консорцій віднесли диз'юнктивні форми зв'язків (трофічні зв'язки тварин-фітофагів), взаємозв'язки квіткових рослин із комахами-опилювачами, приуроченість гніздування птахів до певних рослинних видів чи угруповань. Але в кожному випадку ці зв'язки формуються не у всій системі, а лише з конкретним детермінантом. Консортивні зв'язки в цьому плані дуже відрізняються від ланок живлення, при якому здійснюється біотична трансформація органічної речовини й енергії в системі.

Основним детермінантом у системі є автотроф. Консорції з автотрофним детермінантом називають первинною консорцією. В інших – більш рідкісних випадках – детермінантом може виступати гетеротроф – кит, птах, будь-яка інша, як правило, велика тварина. Консорцію з гетеротрофним детермінантом називають вторинною кон-

сорцією (Селиванов, 1976). Таким чином, центром консорції може бути як автотроф, так і гетеротроф. В сучасному уявленні визначення консорції формується як «консорція – сукупність різнорідних між собою і залежних від центрального члена чи ядра угруповання». Консорції – спеціалізовані форми міжвидових біотичних взаємовідносин. Відповідно з цим визначенням до консорцій належать усі види прямих кон'юнктивних міжвидових зв'язків (трофічних, топічних і медіопатичних), а також деякі форми диз'юнктивних відносин, які тісно пов'язані з детермінантом і членами консорції.

Структурно навколо детермінанта утворюються концентри, які складаються із членів консорції – *консорментів* або *консортів* і які послідовно пов'язані один з одним. Безпосередньо з детермінантом пов'язані консорти першого порядку або консорти першого концентра, потім другий концентр пов'язаний з першим, а третій пов'язаний з другим (рис. 74), кількість концентрів залежить від рівнів зв'язків між консортами.

За рівнем організації консорції бувають *елементарні*, або *меро-консорції*, тобто якоїсь частини автотрофа (крони, стовбура, квітів, коріння тощо), *індивідуальні* – конкретний екземпляр автотрофа, який відрізняється віком або місцеперебуванням у різних екосистемах, і т. п., *видові* – конкретний вид автотрофа (об'єднання всіх консортів в межах ареалу виду-детермінанта), *популяційні* – з охопленням популяції виду автотрофа, *синузальні* або *парцелярні* консорції – комплекс автотрофів синузії чи парцели біогеоценозу. В. В. Мазинг (1976) крім цих виділяє ще *клонові* консорції, які об'єднують консортів за окремими клонами (тобто сукупності всіх пагонів, які розрослися від однієї материнської особи), *регіональні* консорції, які об'єднують консортів у межах певного регіону.

За структурою консорції поділяються на *ендобіонтних* (консорт міститься в тілі організму, наприклад – паразити), *ектобіонтних* – консорти пов'язані з детермінантом на зовнішніх його частинах і *екзобіонтних* – консорти пов'язані з детермінантом тимчасово (наприклад, у період цвітіння автотрофа чи гніздування птахів). За функціональними зв'язками виділяють такі блоки: *паразитичні*, *симбіотичні*, *трофічні*, *топічні* (у свою чергу поділяються на топічно-захисні, топічно-етологічні, топічно-репродуктивні), *медіопатичні*, *форичні*, *репродуктивні*, *сапротрофні* та інші. Консорти, які входять до певної консорції, називаються *трофоконсортами*, *топоконсортами* і т. п.

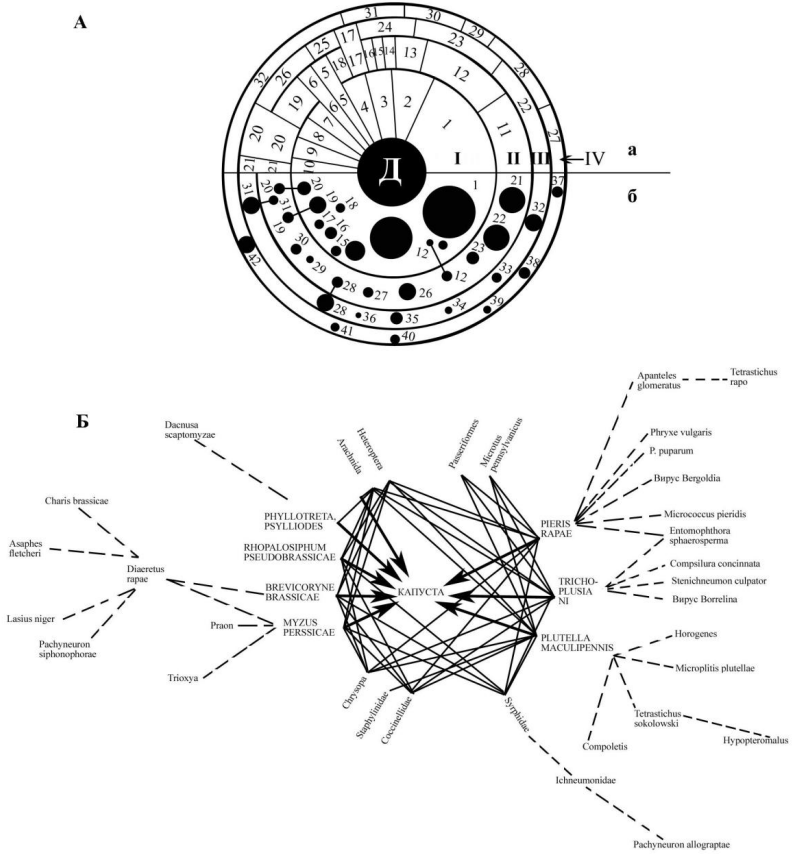


Рис. 74. Схематичне зображення структури консорцій:

Концентричне зображення розташування консорцій за їх рівнями – концентрами (за Мазингом, 1966) – (А) у двох варіантах: а – секторне розміщення консорцій, б – об’ємне зображення консорцій. Величини секторів і кін визначають кількісне або вагове значення консорція. 1, 2, 3, ... – номери консорцій, сектори.

Стрічкове зображення консорцій і центрів (Б) (за Піментелем, 1961): I – консорції першого концентру, II – консорції другого концентру, III – консорції третього концентру, IV – консорції четвертого концентру (як правило, це паразити і збудники захворювань). Консорції першого концентру зображені жирними стрілками, другого концентру – тонкими, третього і четвертого – переривчастими. Д – детермінант, який на рисунку Б представлений «капустою»

Часто детермінанти перебувають у різних екосистемах, однак обслуговуються не лише консортами одного таксономічного виду, а й одним і тим же консортом – особиною. В такому разі виділяють подвійні консорції, приклад яких показано на рисунку 75.

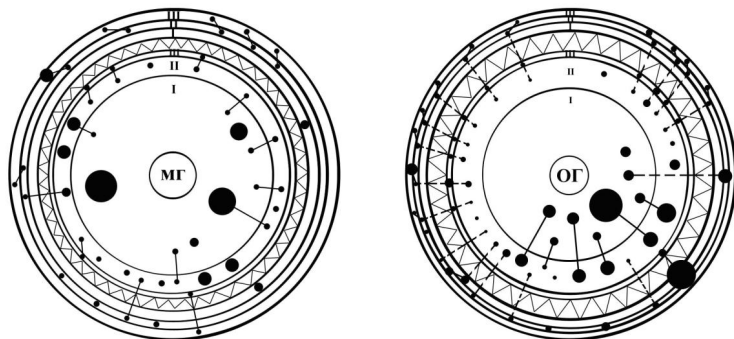


Рис. 75. Принципова схема просторової конструкції подвійної консорції озерних і наземних екосистем у солончаковій терасі Присамар'я:

МГ – мегалімінні солончакові озера із синузальної консорції гігромакрофітів;

ОГ – олігогалімінні солончакові консорції з тим самим детермінантом;

∨∧∧ – роздільна межа між водною (внутрішньою) і наземною (зовнішньою) частинами консорції;

●, ● – консорти-птахи, розмір кульок свідчить про біомасу консорта.

●—● – консорт займає 2 центри; I, II, III – центри

У той же час існують зв'язки, які пов'язують організми не безпосередньо, а опосередковано. Найчастіше такі ситуації виникають у медіопатичних зв'язках. Наприклад, особливе місце у формуванні консортивних зв'язків займає рийна діяльність хребтних (земноводних, ссавців).

Консортивні зв'язки, що утворюються при рийному типі середовищевірної діяльності, можна віднести до екзобіонтних за структурою і типічних медіопатичних за функцією консорції, які визначають взаємозалежний розвиток організмів на основі середовищеутворення, де загальною біогеоценотичною базою як для детермінанта, так і для консортів є ґрунтовий блок. Ґрунт, як інтегральний продукт діяльності автотрофів, гетеротрофів і редуцентів, у даному випадку бере на себе роль пов'язуючої, контактуючої ланки, на основі якої утворюються певні консортивні взаємовідносини організмів, що визначають загальну долю їх існування. Землерії – консорти в синузальних кон-

сорціях дуба в степовій зоні пристосовують фізичні і хімічні властивості ґрунту в жорстких умовах степу до екологічних вимог автотрофа. Вони понижують твердість ґрунту, збільшують його польову вологість, понижують кислотність, активізують процес гумусоутворення і тому подібне. Особливо цінний вплив на зволоження ґрунту, яке в умовах степу є дефіцитом. У свою чергу, дубові насадження утворюють необхідні умови для існування землерийв. Такі відносини, що явно не є прямими і безпосередніми, а проявляються лише опосередковано через утворення чи підтримку середовища одних організмів для інших, називаються трансбіотичними. Виходячи з визначення консорції, В. М. Беклемішев (1951) тут явно прослідковує спільність долі цілої групи організмів. Такі стосунки виділяються в особливий *трансбіотичні консортивні зв'язки* (Булахов, 1976). Ці зв'язки складають ту необхідну перехідну ланку, яка безпосередньо бере активну участь в утворенні складних біогеоценотичних зв'язків.

Біогеоценотичні біотичні зв'язки. Консортивні зв'язки через індивідуальні, видові і синузальні консорції переходять безпосередньо в біогеоценотичні, об'єднуючи різні детермінанти, особливо едифікаторів. Крім того, функціональні прояви біогеоценозів ґрунтуються також на тих зв'язках, які зумовлюють біогеоценотичні процеси з охопленням інших біотичних диз'юнктивних зв'язків. Біогеоценотичні тісно пов'язані зі структурою біогеоценозу.

Структуру розглядають як іваріантний аспект системи, включаючи в це розуміння як відносини між елементами, так і самі елементи. До поняття структури входить також дискретність частин системи, а також комплекс сукупності зв'язків, відносин і взаємодій між частинами. Ці загальні поняття про структуру повністю стосуються біосистем, насамперед біогеоценозів (екосистем). Їх просторово-часова організація виражається закономірними зв'язками морфологічних і функціональних елементів біологічної форми руху матерії. Відповідно до цих понять структуру біогеоценозу поділяють на структуру складу (наприклад, у лісових екосистемах – структура деревостану, популяційна структура, ценоטיפи, біоморфи і т. п.) і структуру як сукупність зв'язків, або функціональну структуру (Мазинг, 1973).

Структура зв'язків – це перш за все сукупність взаємовідносин між видами – *біоценотичний конекс*. У першу чергу до нього належать прямі трофічні зв'язки, оскільки в основі цих зв'язків лежать ланки і цикли живлення, які забезпечують кругообіг речовин і розкривають механізми систем біоценотичного порядку. Важливе місце в загальній

сукупності біогеоценотичних зв'язків посідає система взаємовідносин між елементами ценозу, тобто рослинами та їх об'єднаннями.

Біогеоценотичний конекс – складний вузол взаємозв'язків із рослинних, тваринних, мікробних і абіотичних елементів.

В результаті взаємодії всіх цих елементів утворюються біогеоценотичні зв'язки між організмом і середовищем, між організмами різноманітних таксонів і функціональних груп.

Загальною ознакою біогеоценотичних зв'язків є охоплення в сукупній взаємодії всіх структурних елементів системи, що визначають її структуру і функцію. До біогеоценотичних входять такі основні біотичні зв'язки:

– *трофічні біогеоценотичні зв'язки*, які визначають перерозподіл речовини й енергії в системі. Вони виникають тут, коли один вид чи група екологічно споріднених видів живляться особинами інших видів чи групами видів. Виникнення конкурсних взаємовідносин між видами, які споживають однакову групу кормів, може мати позитивні і негативні наслідки в системі. Позитивні – це інтегрований тиск трофічно споріднених видів, наприклад – зоофагів на фітофагів, що забезпечує більш ефективний результат у збереженні первинної продукції. Негативні – масовий інтегральний вплив різних фітофагів на автотрофну частину біогеоценозу, що спричиняє значне зменшення продуктивності системи і послаблює розвиток фітоценозу;

– *топічні біогеоценотичні зв'язки*, що характеризують біотопи як середовища існування для багатьох елементів системи, в тому числі і для тваринних організмів. Ці зв'язки дуже різноманітні. Вони полягають у створенні одним видом середовища для іншого (наприклад, норевий коменсалізм), у формуванні субстрату, який служить місцеперебуванням для багатьох видів тварин і рослин. Топічні і трофічні біогеоценотичні зв'язки мають найбільше значення в біогеоценозах і складають основу його існування. Саме ці типи біогеоценотичних відносин об'єднують різні організми в достатньо стабільну систему різних масштабів;

– *форичні біогеоценотичні зв'язки*. Це взаємовідносини, де одні види сприяють розповсюдженню інших. В ролі біотичних транспортерів виступають тварини. Перенесення тваринами насіння, спор, пилку рослин називають *зоохорією*. Перенесення тваринами інших, дрібніших тварин, називають *форезією*. Перенесення відбувається за допомогою різних пристосувань. Зоохорні зв'язки забезпечують, крім розповсюдження, репродукційні можливості багатьох видів рослин, а фо-

резія, крім розповсюдження, – створення нових природних вогнищ заховувань;

– *фабричні біогеоценотичні зв'язки* – це такий тип біогеоценотичних взаємовідносин, у які вступає вид чи група екологічно споріднених видів, які використовують для своїх споруд (фабрикацій) продукти виділень, мертві залишки або живих особин іншого виду. Наприклад, птахи використовують для побудови гнізда гілки дерев, шерсть ссавців, пір'я і пух птахів, траву, листя тощо. Личинки волохокрилець будують хатки із шматочків гілочок, кори, листя, раковин дрібних молюсків і навіть живих молюсків.

Міжбіогеоценотичні біотичні зв'язки. В. М. Сукачов (1964) підкреслював, що кожен біогеоценоз характеризується певним типом обміну речовин і енергією між складовими його компонентами як у межах самої системи, так і з суміжними чи в різній мірі віддаленими. Взаємодія між різними біогеоценозами, яка виявляється у взаємному обміні метаболітами, енергією і живими організмами або їх зачатками, відіграє роль важливого механізму, який забезпечує як глобальну цілісність біогеоценотичної оболонки Землі, так і пов'язаність її окремих великих частин. Такий обмін визначається як міжбіогеоценотичні або міжекосистемні зв'язки. Ці зв'язки мають пряме відношення до найгостріших проблем біосфери.

Біогеоценози – системи відкриті як у вертикальних, так і в латеральних напрямках, у яких вони одержують від своїх прилеглих сусідніх і віддалених систем певну кількість енергії і матеріалів, або виносять значну масу продукції внутрішнього метаболізму за межі своїх горизонтальних кордонів. М. В. Диліс (1973) поділяє міжекосистемні зв'язки на абіотичні і біотичні. Абіотичні зв'язки між екосистемами здійснюються завдяки рухомості повітря, води, дифузії газів. Біотичні – за рахунок розселення тварин, рослин, мікроорганізмів.

Особливо велику роль у здійсненні міжбіогеоценотичних зв'язків відіграють тваринні організми. Різноманітні міжекосистемні зв'язки за допомогою тварин здійснюються таким чином.

– Матеріально-енергетичний обмін у процесі здійснення добових кормових кочівель, які охоплюють різні системи. Наприклад, хижі птахи мають гніздові території і місця відпочинку в лісових екосистемах, а добувають їжу у степових, або на галявинах. Споживана їжа в степових системах після проходження різних відділів кишкового тракту (воло, шлунок, кишковик) в вигляді трофометаболітів залишається в лісових екосистемах. У кількісному плані таке перенесення

найбільш ефективно в гніздовий період під час вигодовування пташенят. Другий приклад – гуси. Проводячи довгий час у воді, значну частину їжі добувають на луках. Під час здійснення різних міграційних маршрутів з охопленням різних систем (особливо птахи, ссавці та деякі комахи) за допомогою зоохорії або форезії відбувається розповсюдження різних репродуктивних органів рослин і дрібних тварин.

– Матеріально-енергетичний обмін при заміні місцеперебувань у процесі розмноження чи розвитку личинок. Особливо масштабно це проявляється у земноводних і у бабок.

– Матеріально-енергетичний обмін у тварин, які мешкають у прикордонних біогеоценозах. Це так званий напівводний екологічний комплекс тварин (водяний шур, видра, ондатра, вужі, жаби і багато видів комах).

– Матеріально-енергетичний обмін при конструктивній діяльності птахів. Багато птахів для побудови гнізд збирають різні матеріали як органічного, так і неорганічного походження в різних екосистемах. Птахи-норники, які будують нори в обривистих берегах річок (наприклад, ластівка берегова) сприяють надходженню значної маси ґрунту з наземних систем у водні.

У міжекосистемних біотичних зв'язках головну роль відіграють тварини при реалізації таких своїх біологічних особливостей як міграційний і репродуктивний цикли, трофічний і конструктивний типи діяльності.

У багатьох хребетних тварин степових лісів України не збігаються місця добування корму, відпочинку і розмноження. Відвідуванням усіх цих місць при здійсненні життєвих потреб у різні цикли життя тварин забезпечуються міжпарцелярні в системах і міжекосистемні зв'язки.

Розмноженням у водних системах різних екологічних груп земноводних і нагулом напівводних видів у наземних екосистемах зумовлюється обмін матеріально-енергетичними ресурсами між водними екосистемами і лісовими біогеоценозами. У заплавах дібрових надходження енергетичних ресурсів із лісових біогеоценозів у водні екосистеми забезпечується такими чинниками і в таких розмірах: відкладання ікри в різні озера наземними формами земноводними ($14 - 44$ ккал/м²), надходження метаболітів за допомогою напівводних форм земноводних із наземних умов у водні ($519 - 891$ ккал/м²). Асимільована енергія біомаси цими ж тваринами у процесі нагулу в лісових біогеоценозах ($2\,244 - 3\,861$ ккал/м²) надходить у водні системи. Витрати матеріально-енергетичних ресур-

сів водними біогеоценозами відбуваються за рахунок розвитку і росту личинок наземних земноводних із використанням ресурсів. За час водного розвитку цих личинок із різних водних систем з кожного квадратного метра прибережної і мілководної зони з водоєм вилучається 242 – 786 г біомаси мікрозообентосу і зоопланктону, 439 – 2 817 г фітобентосу і фітопланктону, 1 613 – 5 355 г маси детриту. У процесі росту і розвитку личинок на метаболічні процеси і утворення вторинної продукції з урахуванням повернення метаболітів вилучається 5 584 – 12 470 ккал/м². Крім цього, личинки напівводних земноводних затрачують на ці процеси 2 219 – 7 465 ккал/м².

Загальний прибуток біотичної енергії з наземних біогеоценозів у водні за участі земноводних за активний період їх діяльності складає 2 897 – 4 797 ккал/м². Витрата частини водних систем за цей час складає 7 080 – 18 386 ккал/м². В результаті міжекосистемного обміну за участі земноводних матеріально-енергетичні ресурси тимчасових водних систем майже повністю надходять у наземні, а постійних (лісові заплавні озера) – до 13,2 % із загального їх біотичного енергетичного балансу (рис. 76).

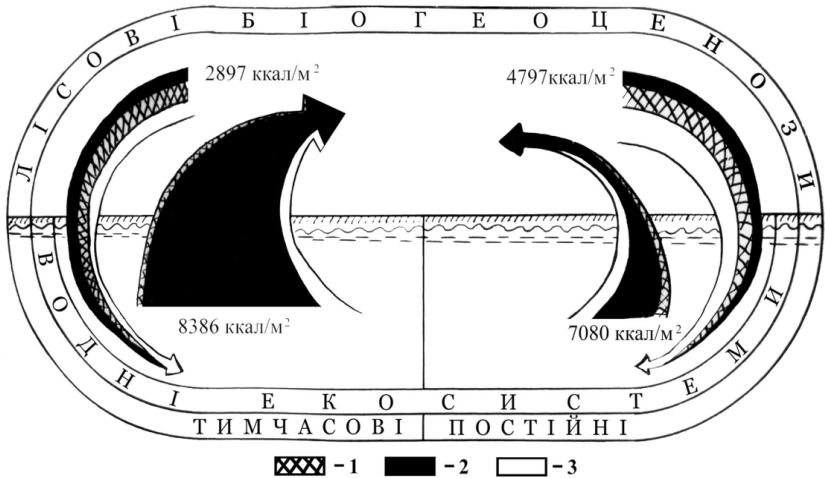


Рис. 76. Схематичне зображення участі земноводних у міжбіогеоценозних зв'язках у заплавах степового Придніпров'я:

1 – екскреція; 2 – репродукція; 3 – нагул

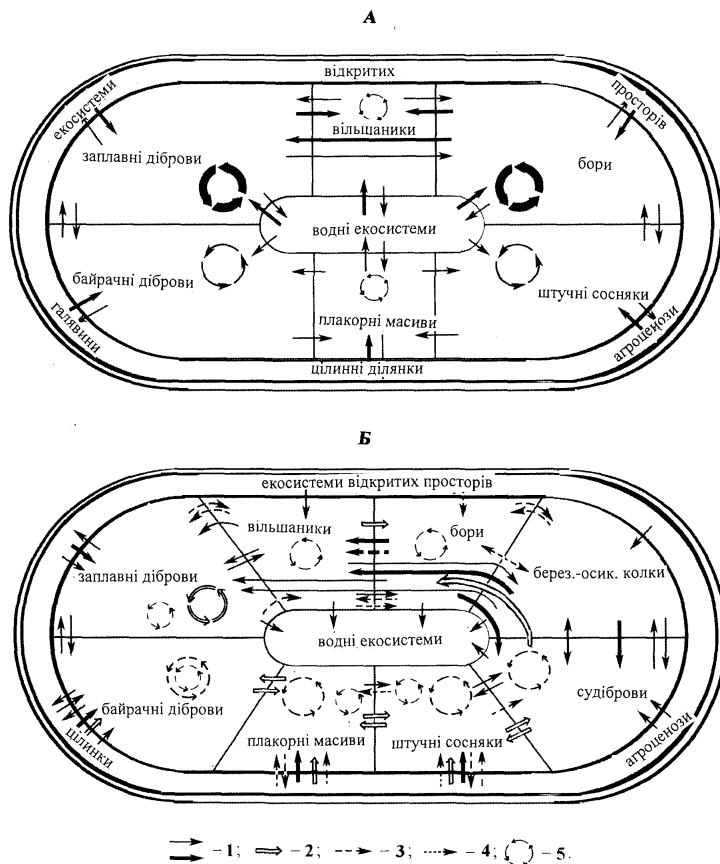


Рис. 77. Схематичне зображення участі птахів (А) і ссавців (Б) у міжбіогеоценотичних і міжпарцелярних зв'язках у лісових екосистемах степового Придніпров'я:

А: 1 – лось, 2 – сарна, 3 – кабан, 4 – гризуни (жирні стрілки – сильні зв'язки, тонкі лінії – слабкі зв'язки), 5 – міжпарцелярні зв'язки;

Б: 1 – сильні зв'язки, 2 – слабкі зв'язки, 3 – міжпарцелярні зв'язки

Велику роль у міжбіогеоценотичних зв'язках виконують птахи (рис. 77, А). Конструктивна діяльність їх сприяє переміщенню на 1 км² лісового біогеоценозу 180 – 370 кг сухої фітомаси. Тро-

фічні зв'язки забезпечують річну міжбіогеоценотичну міграцію 3,8 – 32,4 тис. ккал/га органічних ресурсів. У заплавної діброви переноситься 10,5 – 32,4 тис. ккал/га, у вільшаники – 14,6 тис. ккал/га. Із степових екосистем, агроценозів і узлісних ділянок у байрачні діброви переноситься 4,9 – 9,1 тис. ккал/га, у штучні дубняки – 7,6 – 12,7 тис. В аренних борах дрібні птахи в основному здійснюють міжпарцелярні біотичні зв'язки. Великі птахи (хижі, журавлі) із степових екосистем і агроценозів заносять 6 – 9 тис., із водних – 1,3 – 2,8 тис. ккал/га.

Серед ссавців, які мають широкий спектр просторового руху (живлення, переміщення з місць живлення в захисні умови), велику роль у міжекосистемних зв'язках відіграють хижі і ратичні у всіх лісових екосистемах і гризуни та зайцеподібні в байрачних дібровах і штучних плакорних насадженнях (рис. 77, Б). Лосі в умовах степових лісів за рік із аренних борів та вербняків переміщують у вільшаники, судіброви і частково в заплавної діброви 0,15 – 1,1 т/км² органіки, сарни із вологих ясеневих заплавних дібров у свіжуваті липо-ясеневі діброви – 0,3 – 0,8 т/км², із вільшаників в аренні бори (0,3 – 0,8 т/км²). Кабан із агроценозів за літньо-осінній перехід у байрачні діброви переносить 0,02 – 0,11, в заплавної діброви 0,01 – 0,07, в лісосмуги – до 0,01 т/км² органічних речовин.

Дрібні ссавці здебільшого забезпечують міжпарцелярні зв'язки в системі. Лише в лісосмугах, плакорних штучних дібровах і в байрачних дібровах гризуни сприяють переміщенню відповідно 1,8; 2,3; 0,6 т/км² органіки.

9.3. Трансконтинентальні біотичні зв'язки

Трансконтинентальні біотичні зв'язки здійснюються в основному комахами (перелітною сараною), рибами, перелітними птахами, ссавцями (кажанами). Серед існуючих різноманітних біотичних зв'язків проявляються форичні (в основному форезія), які зумовлюють ряд важливих процесів і розповсюдження паразитів і збудників хвороб, створення нових природних вогнищ захворювання, занесення репродуктивних органів тварин і рослин. Занесення репродуктивних органів сприяє розповсюдженню різних видів рослин та інтродукції водних безхребетних (найпростіших, молюсків, комах) і риб. Під час міграцій (особливо це стосується птахів) вони часто роблять зупинки для відпочинку і живлення, і до пір'я прилипають різні часточки мулу,

У максимально сприятливих умовах на Африканському континенті за осінньо-літній період біомаса птахів за рахунок Євразії збільшується на 2,4 – 2,7 млн. т, Австралійському – на 0,4 – 0,5 млн. т, у Північній Америці – на 0,15 – 0,17 млн. т, у Південній Америці – всього на 15 – 17 тис. тонн.

У весняний період повертається з цих континентів у різні роки до 20 – 30 % від загального числа останніх мігрантів. До Європейського континенту з місць зимівель повертаються птахи загальною біомасою 0,5 – 0,6 млн. т, до Азіатського – 0,6 – 0,8 млн. тонн.



Рис. 79. Комахи-мігранти:

1 – перелітна сарана (*Locusta migratoria*); 2 – мільйони метеликів-данаї (*Danaus plexippus*), які здійснюють переліт із лісів Великих Озер Північної Америки до Мексики

Наведені цифри залежно від умов року можуть різко коливатися, але чітко демонструють величезне значення птахів у матеріально-енергетичному обміні між континентами.

Значення міграцій кажанів у перенесенні біомаси поступається на декілька порядків. Міграції комах мають спорадичний характер і масою значно поступаються хребетним. Але деякі види комах (сарана перелітна, метелики-даная) здійснюють значні міграції, які охоплюють сотні і тисячі кілометрів і переносять певну біомасу (рис. 79).

За масштабами перенесення величезної біомаси з птахами можуть зрівнятися риби і китоподібні, які під час нагульних, нерестових і сезонних міграцій сприяють транскеанічному матеріально-енергетичному обміну в гідросфері як у широтному, так і в меридіональному просторах.

Трансконтинентальні біотичні зв'язки мають планетарний характер і у функціональному відношенні є важливим біотичним елементом усієї біосфери.

Наведений огляд головних біотичних зв'язків і значення в їх утворенні тваринних організмів показав, що вони є могутніми елементами найважливіших біогеоценоценозів і біосферних процесів. Вони зумовлюють продукційні процеси, матеріально-енергетичний метаболізм у системах, біотичну трансформацію енергії в загальному потоці, кругообіг речовин, створення захисних елементів у загальній системі гоомеостазу тощо.

10.1. Загальні положення

Паразитарна й епідемічна функція тварин являє собою один із найбільш потужних напрямів у розвитку органічного світу. Вона виникла вже на ранніх етапах еволюції життя на Землі і в теперішній час охоплює величезну кількість видів живих істот, починаючи з вірусів, бактерій, грибів, найпростіших тварин і закінчуючи високоорганізованими групами тваринного світу. Існує небезпідставна думка, що паразитичних видів не менше, ніж тварин, що вільно мешкають, або не менше третини всього біорізноманіття біосфери. У тваринному світі, де вільне існування організмів помітно переважає, паразитичні види складають не менше 25 %. Займаючи таке масштабне місце в біосфері, це явище відіграє значну роль як у проявах функцій біоти в екосистемах і окремих їх структурних складових, так і в житті людини і її господарстві.

Паразитизм – це особлива форма взаємовідносин двох різних організмів, які належать до різних видів і які мають антагоністичний характер, коли один з них (паразит) використовує іншого (хазяїна) як середовище існування і джерело живлення і покладає на нього регуляцію своїх відносин із довкіллям. Паразитизм відомий на всіх рівнях живого. Зовнішні прояви в системі «паразит – хазяїн», ступінь їх спеціалізації (різні пристосування до паразитування) і специфічності (пов'язання паразита до певного виду хазяїна чи органа тварин) можуть бути різними. Антагоністичність відносин у системі «паразит – хазяїн» визначається ступенем нестійкої рівноваги, порушення якої може привести до розпаду системи і загибелі одного чи обох партнерів. Відносини між паразитом і хазяїном подібні відносинам у системі «хижак – жертва» і підкоряються певним екологічним закономірностям, які визначають регуляцію чисельності популяції хазяїв.

Усіх паразитів поділяють на *облігатних* (обов'язкових) і *факультативних* (необов'язкових). Розрізняють тимчасовий паразитизм (коли паразити нападають на хазяїв лише для живлення) і стаціонарний (паразити проводять на хазяїні все або більшу частину життя). Та-

кож паразитів поділяють на *ектопаразитів*, які мешкають на поверхні тіла хазяїна, і *ендопаразитів*, що живуть у внутрішніх порожнинах, тканинах і клітинах хазяїна. Стаціонарні паразити можуть бути періодичними (у них у циклі розвитку зберігаються вільноіснуючі стадії) і постійними (проходять повний розвиток в організмі хазяїна).

Характерна особливість більшості паразитів – загальне спрощення будови організму, тобто редукція окремих органів (органів травлення, чуття, кінцівок) і ускладнення інших (органів розмноження, прикріплення). З розвитком паразитичних якостей посилюється спеціалізація паразита, звужується коло його хазяїв.

Паразити тварин за систематичним положенням належать до багатьох типів. Є ряди і класи, які повністю представлені паразитами (споровики, трематоди, моногенії, цестоди, блохи, воші). Як правило, хазяїн буває уражений декількома паразитами, які локалізуються в різних органах і тканинах і утворюють своєрідне угруповання – *паразитоценоз*. Часто життєвий цикл розвитку паразита дуже складний і пов'язаний не з одним, а з декількома хазяями, іноді далекими один від одного в систематичному відношенні. Шляхи проникнення паразита в організм хазяїна дуже різноманітні. Вони можуть потрапляти у травний тракт з їжею, активно пробуравлювати покриви і проникати через них, передаватися переносниками. Відомі випадки так званого надпаразитизму, чи гіперпаразитизму, коли паразити самі служать хазяями для інших паразитів.

Географічне розповсюдження паразитів пов'язане з поширенням їх хазяїв і особливостями середовища мешкання. Часто ареали паразитів і їх хазяїв збігаються.

Вивченням розвитку паразитів, їх розповсюдження, взаємовідносин із хазяями і навколишнім середовищем, а також викликаних ними хвороб і заходів боротьби з ними займається розділ біології – *паразитологія*, яка залежно від об'єктів паразитування поділяється на медичну, ветеринарну, агрономічну і фітопаразитологічну. В останні часи набула значного розвитку *екологічна паразитологія*, яка безпосередньо тісно пов'язана з функціональною зоологією.

Натепер відомо багато сотень інфекцій та інвазій. Хвороби, збудники яких природно передаються від диких тварин до людини або до свійських тварин, називаються зоонозними (близько 300 інфекцій та інвазій). Більшість належить до групи хвороб, яку відомий паразитолог академік Є. Н. Павловський запропонував називати природновогневицеви. Для більшої частини природновогневицевих інфекцій го-

ловними хазяями є хребетні тварини. За різними даними, із ссавцями пов'язано до 78 – 84 % арбовірусів, із птахами – 15 – 20, з плазунами і земноводними – 2 – 6 %. Для бактерій і протозойних зоонозів подібні підрахунки не відомі, але безперечно головна маса їх належить до інфекцій хребетних (головним чином ссавців і птахів) і безхребетних (двокрилих і кліщів).

Природновогнищеві хвороби – чітко окреслена група інфекцій та інвазій, яка неоднорідна за походженням і має свої специфічні риси, але одноманітна за розповсюдженням. Головними збудниками їх є віруси, різноманітні патогенні бактерії, найпростіші, гельмінти. Ці збудники постійно циркулюють у популяціях диких тварин. Більшість елементів, які забезпечують циркуляцію збудника в природних системах (як правило, по декілька видів теплокровних носіїв і членистоногих переносників), зумовлюють різноманітність форм передачі. Існує два головні шляхи розповсюдження хвороб. Перший – безпосередній зв'язок із природним вогнищем, який збігається з періодом загострення епізоотії і наявності агресивних переносників, або значне засівання збудником води, об'єктів харчування тощо шляхом розсіювання екскрецій хворими тваринами. Другий шлях – занесення інфекції в інші місця мігруючими тваринами, яке часто призводить до виникнення додаткових циркуляцій збудників серед домашніх і синантропних тварин.

Хвороби, які розповсюджуються тваринами, мають велике соціально-економічне значення. За матеріалами Всесвітньої організації охорони здоров'я, в Північній та Південній Америці понад 7 млн. чоловік уражено збудником хвороби Чагаса і близько 35 млн. перебувають у зоні ризику захворювання. До початку масової вакцинації проти туляремії в окремі роки в колишньому СРСР ця інфекція спостерігалася у понад 150 000 чоловік. У США на боротьбу з бруцельозом витрачається в окремі роки понад 30 млн. доларів. В останні роки поширення «пташиного грипу» через вірус H5N1 викликало захворювання людей з летальними випадками і масовою загибеллю домашніх птахів, що завдало економічних збитків у світі майже на мільярд доларів.

Зараз найпоширенішими є інфекції вірусної етіології – грип, сказ, лімфоцитарний хориомеєнінгіт, жовта пропасниця, кліщовий енцефаліт, різні геморагічні пропасниці та викликані рикетсіями – Ку-пропасниця, цуцугамуші, везикулярний рикетсіоз, пацюкові і кліщові сипнотифозні пропасниці, бактеріями – чума, псевдотуберкульоз, ту-

ляремія, бруцельоз, лістеріоз, еризипелоїд, сибірська виразка, лептоспіроз, кліщовий спірохетоз і багато інших. Декілька інфекцій мають протозойну етіологію – африканський трипаносомоз, хвороба Чагаса, різні малярії, шкірний і вісцеральний лейшманіоз.

10.2. Системні утворення паразитарних зв'язків

Різні паразити, переносники і носії збудників хвороб в екосистемах займають своєрідне положення. Кількість їх видів, особливо серед тварин, дуже велика. В основному середовищем їх існування є живі організми. Проблему «організм як середовище» вперше поставив російський зоолог – академік Є. Н. Павловський (1934), який виходив з того, що специфічність існування паразитів вимагає більш точного поняття «навколишнє середовище». «Вмістилищем ендопаразитів є організм хазяїна з усією складністю його будови і фізіологічних функцій. Тому зовнішнім середовищем для паразитів є безпосередньо те, що оточує їх в організмі хазяїна». Для шизонтів малярійного плазмодія зовнішнім середовищем є еритроцит, в якому селиться цей паразит, а для мерозойта – плазма крові. Для капсульованих личинок трихінел зовнішнім середовищем є тканина поперечно-смугастого м'язового волокна, для цистицерків ців'яка – сполучна тканина м'язів, або тканини головного мозку, для стьожака широкого – порожнина тонкої кишки. Різні клітини, тканини й органи тіла хазяїна відрізняються біохімічною, фізіологічною, структурною організацією, що зумовлює їх нерівнозначність за якістю як зовнішнього середовища для паразитів. Так, яйця багатьох стьожкових червів розкриваються в кислому середовищі шлункового соку, але не в лужному середовищі кишечника. Цисти паразитичних аміб проходять без змін через шлунок і відкриваються лише за дії трипсину. Цисти дизентерійної амеби відкриваються в порожнині кишки, але не в тканинах, де утворюються амєбні абсцеси.

Враховуючи своєрідність організму як середовища, Є. Н. Павловський установив ряд понять: «ендостація», «гостальний біотоп», «паразитоценоз». Місце безпосереднього мешкання паразита в організмі є *ендостацією*. Так, ендостацією трипаносоми «сонної хвороби» є плазма крові. Наступною категорією місцеперебування є *гостальний біотоп* (тобто біотоп як частина тіла хазяїна, в нашому прикладі – кров'яне русло. Для визначення всієї сукупності якої-небудь час-

тини тіла хазяїна або організму вживається термін *паразитоценоз*, під яким розуміється конкретне відображення всього видового складу населення паразитів даної особи хазяїна. А. П. Маркевич (1972) вживає термін «симбіоценоз», тому що він більш конкретно відображає утворені зв'язки. Симбіоценоз є складовою частиною біогеоценозу, компонентом якого є сам хазяїн. При цьому всі чинники біогеоценозу зумовлюють існування симбіоценотичних систем чи паразитоценозів. Деяка співзвучність з відомим терміном «біоценоз» не є повним отождненням цих понять. Паразитоценоз – поняття більш відносно і відображає, в основному, склад паразитів – мешканців деякої частини тіла, або організму хазяїна. Таким чином, паразити утворюють своєрідні паразитоценози, які складаються з різних гостальних біотопів і ендостацій, тобто організм хазяїна перетворюється на середовище для існування паразита.

Ендостації і гостальні біотопи перебувають у тісних взаємовідносинах. В цілому вони утворюють в організмі хазяїна паразитоценоз, який використовується рядом паразитів. Мешкаючи в одному і тому ж гостальному біотопі, різні паразити можуть бути індиферентними один до одного або антагоністами.

Ектопаразити також здатні утворювати гостальні біотопи на тілі хазяїна, які відрізняються від ендопаразитоценозів більш-менш тимчасовими утвореннями. У даному випадку утворюються більш складні зв'язки, де паразит залежить і від хазяїна, і від навколишнього природного середовища хазяїна. В цих умовах виникають своєрідні трофічні ланцюги. На відміну від пасовищного типу трофічних зв'язків, у даному випадку відбувається поступове зменшення розмірів і збільшення чисельності паразитів. Так, на трав'яному ссавці паразитують численні блохи чи кліщі, які живляться його кров'ю, і в свою чергу, служать хазяїном тисячам джугитикових, або вірусів. В подібній біотичній системі може брати участь різне число видів і кількість особин залежно від спеціалізації паразитів і їх чисельності.

Багатьом паразитам притаманна закономірність зміни хазяїв, яка відбувається в процесі онтогенезу і має певну послідовність. Симбіоценотичні зв'язки найчіткіше можна прослідкувати між хазяїном і його паразитами – гельмінтами, а також між паразитичними червами та співчленами біогеоценозу. Ці зв'язки різноманітні і залежать від впливу чинників довкілля, в результаті чого в системі «паразит – хазяїн» циркуляція паразита здійснюється в певних схемах: «остаточний хазяїн – довкілля – остаточний хазяїн», «остаточний хазяїн – до-

вкільля – проміжний хазяїн – остаточний хазяїн», або «остаточний хазяїн – довкільля – перший проміжний хазяїн – другий проміжний хазяїн – остаточний хазяїн». Характер функціонування кожної паразитичної системи визначається механізмом передачі збудника і взаємним впливом складових її видових популяцій.

У гельмінтофауні диких тварин переважають паразити, поєднані з хазяями трофічними зв'язками (до 60 % від загального числа видів). Сюди належать понад 70 % трематод, понад 60 % цестод, 50 % нематод і всі скреблянки. Решта належить до топічних зв'язків. Таким чином, гельмінти існують не ізольовано, а в складі конкретних біогеоценозів, представляючи одного із співчленів угруповань, які беруть участь прямо або побічно через організм хазяїна в регуляції і кругообігу речовин в екосистемах. В той же час гельмінти можуть виконувати роль носіїв і передавачів вірусних і бактеріальних збудників хвороб. Так, більше трьох десятків нематод, крім паразитування на рослинах, передають патогенні віруси. Часто між збудниками хвороб і переносниками – нематодами існує своєрідний зв'язок. Збудник жовтого бактеріозу пшениці не може самостійно викликати захворювання, а вражає рослину лише за присутності пшеничної нематоли. Гельмінти тварин містять як симбіонтів і паразитів багато мікробів і вірусів – стафілококів, стрептококів, бактерій із групи кишкової палички та багато інших. Так, вірус інфлуенції свиней передається мігруючими личинками метастронгілуса. Багато видів жуків-некрофілів є хазяями-форозентами ряду багатьох кліщів і гельмінтів, які пов'язані з птахами і ссавцями і, таким чином, беруть участь не тільки в їх розповсюдженні, а й в утворенні змішаних природних вогнищ скребіоніозу і хоантеніозу птахів.

Паразитичні організми (найпростіші, віруси, бактерії, рикетсії та ін.) часто зустрічаються у багатьох видів найпростіших, як вільноживучих, так і паразитичних. При цьому одна і та ж особина може бути вражена декількома паразитами. Вони відіграють певну роль у регуляції чисельності найпростіших і можуть бути стабілізуючими чинниками в розвитку того чи іншого інфекційного процесу.

Інвазійні паразитарні захворювання, які виникають за допомогою переносників збудників хвороб, називаються трансмісивними. Масштаби трансмісивних захворювань перебувають у певній залежності як від екстенсивності поширення паразитів через їх хазяїв, так і від інтенсивності зараження – чисельності паразитів на хазяїні. Отже, діапазон, який спостерігається в паразитоценологічній сфері біоценотичних зв'язків, може бути дуже просторово великим.

Значення паразитів найбільш відчутне при високій інтенсивності й екстенсивності зараження ними хазяїв, особливо якщо чисельність стає надмірною. В таких ситуаціях паразитарна ситуація може бути дуже загрозливою для популяцій тварин. В таких умовах виникають масові епізоотії.

Вивчаючи закономірності розповсюдження трансмісивних захворювань, Є. Н. Павловський встановив, що ряд захворювань (кліщовий енцефаліт та ін.) пов'язаний з певною територією, де мешкають усі види організмів, необхідних для безперервної циркуляції збудника даної трансмісивної хвороби (рис. 80).

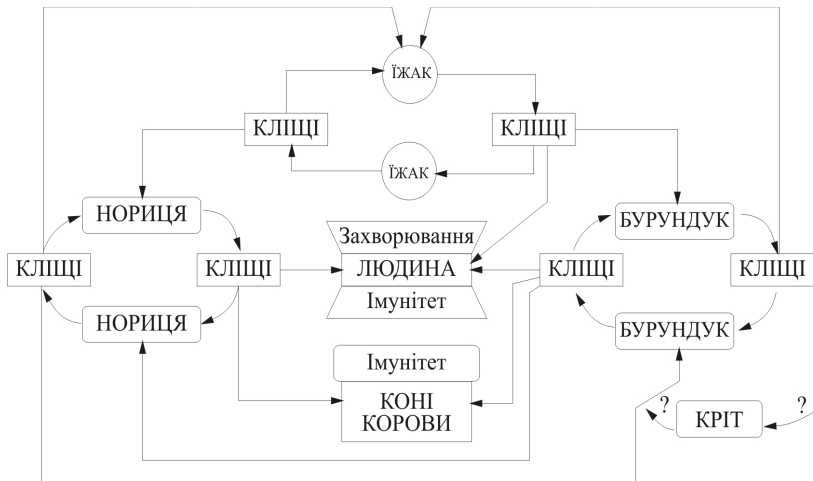


Рис. 80. Схема вірогідних шляхів циркуляції кліщового енцефаліту в його природному вогнищі (за Павловським, 1961)

Ці місця були визначені як *природне вогнище* і мають явно виражений біоценотичний характер. На цій основі було розроблене вчення про природну вогнищевість інфекційних захворювань.

10.3. Різноманіття паразитарних організмів

Біорізноманіття є одним із найважливіших механізмів в організації та реалізації функцій різних екосистем і біосфери в цілому, спря-

мованих головним чином на утворення гомеостазу. У зв'язку з цим велике значення має оцінка різноманіття тих біотичних елементів, які відіграють важливу роль в біогеоценотичних процесах, що мають безпосередній вихід на пізнання структури і функції біосфери та її складових екосистем і використання їх у соціальному аспекті суспільства. Паразитарні організми саме і є тією біотичною групою, яка бере участь майже у всіх проявах функцій екосистеми.

БЕЗХРЕБЕТНІ ТВАРИНИ

ПІДЦАРСТВО НАЙПРОСТІШИХ, АБО ОДНОКЛІТИННИХ (PROTOZOA)

У п'яти з шести типів, що входять до складу підцарства найпростіші або одноклітинні, виявлені паразитарні форми (виняток – тип *Labyrinthomorpha*).

ТИП САРКОМАСТИГОФОРА (SARCOMASTIGOPHORA)

Надклас Корененіжки (*Rhizopoda*).

У надкласі Корененіжок найбільш поширені 5 видів паразитарних амеб, де найзагрозливішою є дизентерійна амеба (*Entamoeba histolytica*) (рис. 81), яка може викликати особливу форму кров'яного проносу (коліту), хвороби, що зветься амебіозом. Залежно від географічного положення зараженість цим паразитом тільки людей може становити від 10 до 30 %. У помірних і північних широтах у більшості випадків зараження амебами обмежується носійством (збудник в організмі хазяїна присутній, але не викликає патології). Лише тоді, коли амеби проникають у тканини, змінюють характер свого живлення, замість бактерій вони активно споживають еритроцити, що й викликає захворювання. Зараженість цим паразитом відбувається цистами амеб (у воді і ґрунті цисти зберігають життєздатність 2 – 3 місяці). Цисти, в основному, розповсюджуються різними видами мух. За останні десятиріччя виявлені раніше не відомі явища факультативного паразитування дрібних вільноживучих амеб в організмі людей. Це мешканці забруднених водойм – прісноводні амеби (представники родів *Naegleria* і *Acanthamoeba*), які, потрапляючи на слизову оболонку, можуть проникати в тканини, у тому числі і в нервову, викликаючи тяжкі захворювання – менінгоенцефаліт (запалення мозку).

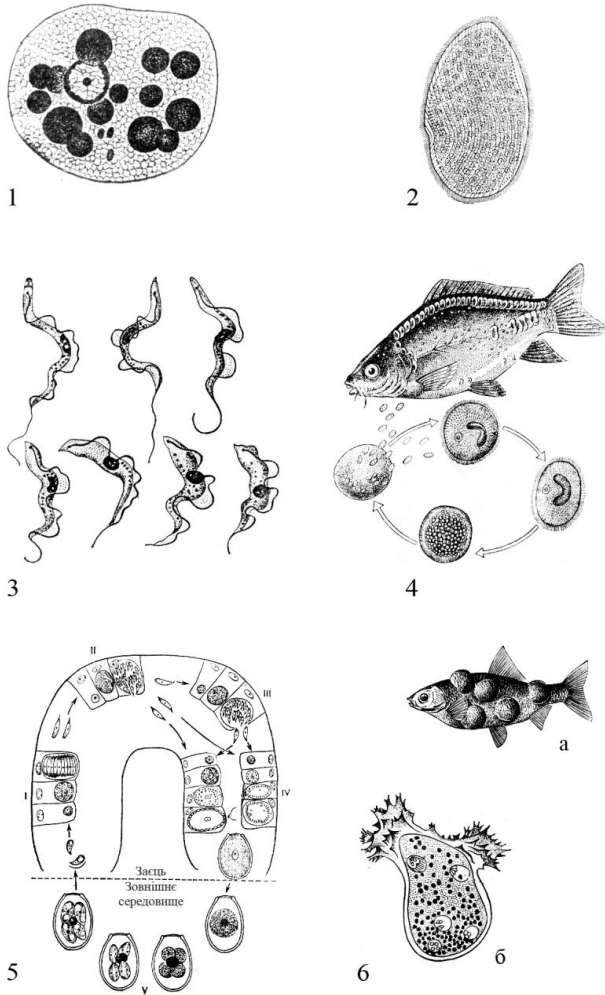


Рис. 81. Деякі представники паразитичних найпростіших (Protozoa):

1 – дизентерійна амеба (*Entamoeba histolytica*) з фагоцитованими клітинами крові; 2 – *Oralina ranarum* із задньої кишки жаби; 3 – різні морфологічні фази *Trichostrongylus brucei gambiense* – сонної хвороби людини; 4 – іхтіофтиріоз риб (*Ichthyophthirius multifiliis*); 5 – цикл розвитку кокцидії (*Eimeria stiedae*); 6 – плітка, уражена плазмодіями мікроспоридій (а – риба, б – плазмодій) (*Chloromyxum*)

Клас Тваринні джгутикові (Zoomastigophorea). У класі джгутикових (Zoomastigophorea) більшість видів перейшла до паразитичного способу життя. Найвідоміші серед них – представники родів трихомонад (*Trichomonas*), лямблій (*Lamblia*), трипаносом (*Tripanosoma*), лейшманій (*Leishmania*) та ін. (див. рис 81). Паразитичні трихомонади (серед них найбільше поширення має *Trichomonas hominis*) мешкають у кишковому тракті хребетних: людини, а також кролів, гризунів, ящірок тощо. При масовому розмноженні викликають проноси. У верхніх відділах кишечника зустрічається паразитичний джгутиконосець лямблія (*Lamblia intestinalis*), що викликає хворобу – лямбліоз. Лямблії зустрічаються у багатьох видів ссавців. Однак вони – вузькоспецифічні паразити: у кожного виду існує свій, характерний тільки для нього, хазяїн.

Значна кількість видів джгутиконосців – паразити крові. Їх середовище існування – плазма крові. Кров’яні джгутиконосці, в основному, належать до трипаносом. У людей паразитує *Tripanosoma brucei gambiense* – збудник тяжкого захворювання – сонної хвороби, яка передається мухою це-це (*Glossina sp.*). На ранніх стадіях захворювання паразит мешкає у плазмі крові, на пізніх – у спинномозковій рідині людини, викликаючи психоневрологічні розлади та, у разі незабезпечення певної медикаментозної терапії, смерть. Природний резервуар інфекції – антилопи. Вони не проявляють симптомів захворювання та виступають носіями збудника. Сонна хвороба – типовий приклад трансмісивного захворювання з природним вогнищем. Крім людини, трипаносоми паразитують у багатьох хребетних (риби, земноводні, плазуни, птахи, ссавці).

Серед ратичних збудником тяжкого захворювання (Нагана) в Африці є *Tr. brucei brucei*, яка також передається гедзями. В Азії *Tr. evansi* викликає дуже близьке за клінічними проявами захворювання – су-ауру. У коней поширена так звана «злучна» хвороба (збудник – *Tr. equiperdum*), яка розповсюджується без переносників, а переходить від однієї тварини до іншої через слизові оболонки статевих органів під час статевого акту.

Лейшманії викликають серйозні захворювання, які передаються москітами, резервуаром у природному середовищі виступають різні гризуни та хижі ссавці. У Південній Азії та Північній Африці розповсюджене шкірне захворювання – шкірний лейшманіоз, або пендинська виразка, яке викликається збудником *Leishmania tropica*. Друга поширена хвороба – вісцеральний лейшманіоз, або кала-азар (збуд-

ник – *L. donovani*), поширений, окрім вищезгаданих районів, у Малій і Середній Азії. Клінічно проявляється пропасницею, недокрів'ям, гіпертрофією печінки та селезінки.

Окремі види мешкають у кишечнику термітів і тарганів (*Teratonympha mirabilis*, *Calonympha grossi* та ін.).

ТИП АПІКОМПЛЕКСНІ (APICOMPLEXA)

Тип апікомплексних повністю представлений паразитичними формами. Включає в себе два класи – Perkinsea та Sporozoea. Клас споровики (Sporozoea) включає три підкласи: грегарини (Gregarina), кокцидії (Coccidia) та піроплазми (Piroplasmia).

У підкласі **Грегарин** (Gregarina) налічується близько 500 видів споровиків. Найбільше число видів мешкає у кишечнику членистоногих, особливо у комах. Деякі грегарини паразитують у кільчастих червах, голкошкірих, оболонкових. Крім кишкових грегарин є види, які мешкають у порожнині тіла, в органах розмноження та інших (представники родини Monocystidae). Найбільш відомий серед грегарин, які уражають комах, є *Stylocephalus longicollis*.

Підклас Кокцидії (Coccidia) включає понад 400 видів паразитів, для яких характерний внутрішньоклітинний паразитизм у різних органах і тканинах.

Ряд Власне кокцидії (Coccidiida) – паразити різних систематичних груп тварин: кільчастих червів, молюсків, членистоногих і хребетних. Вони викликають хвороби – кокцидіози. Кокцидії – паразити з дуже вузькою спеціалізацією. Майже всі вони пристосовані до одного хазяїна і не можуть паразитувати навіть у близьких видах. Наприклад, кокцидії кроля не можуть уражати зайців і навпаки. У межах організму хазяїна кокцидії локалізуються лише у певних органах і більшість кокцидій уражує молодих птахів і ссавців, що призводить до значного зменшення їх популяцій. Кокцидія *Eimeria stiedae* (див. рис. 81) вражає кролів, ряд кокцидій (*E. tenella*, *E. truncata* та ін.) вражають птахів. Кокцидія *Toxoplasma gondii*, на відміну від інших, має двох хазяїв. Проміжним хазяїном є хижі ссавці (кішки), а кінцевим – багато видів ссавців, у тому числі і людина. У даному випадку має місце широка специфічність відносно хазяїв.

Ряд Кров'яних споровиків (Haemosporidida) включає понад 100 видів, що пристосувалися до паразитування у крові хребетних, головним чином ссавців і птахів. Вони є внутрішньоклітинними пара-

зитами з місцем локалізації у кров'яних клітинах. До них належать збудники малярійних захворювань (*Plasmodium vivax*, *Pl. malariae*, *Pl. falciparum* та ін.). Збудники цих захворювань передаються комарами роду *Anopheles*. Кров'яні споровики, як і кокцидії, мають вузьку специфічність. Серед численних гемоспоридій *Pl. gallinaceum* уражає курей і призводить до масової загибелі молодняка. Переносниками у даному випадку є комарі роду *Aedes*.

Підклас Піроплазми (Piroplasmia) налічує близько 200 видів та об'єднує внутрішньоклітинних паразитів усіх класів хребетних та іксодових кліщів (підряд Ixodida).

ТИП МІКСОСПОРИДІЇ (МУХОЗОА)

Тип Міксососпоридій (Мухозоа) об'єднує понад 1 000 видів. Вони розповсюджені дуже широко у всіх широтах і всіх типах водойм і паразитують на морських і прісноводних рибах. У коропа, який є одним з основних об'єктів ставкових рибних господарств, відомо декілька захворювань, що спричиняються мікроспоридіями. Найчастіше трапляється *Mухоболус cyprini*, який викликає анемію. Вегетативні стадії паразита і цисти зі спорами вражають зябра, м'язи, нирки, печінку, селезінку. Існує декілька видів родів *Mухоболус*, які паразитують лише на зябрах коропових, окуневих, щукових і багатьох інших риб. При масовому ураженні спостерігається порушення процесу дихання риб, що призводить до загибелі. Тяжкі захворювання у лососевих спричинює *Mysoxoma cerebralis*, який вражає переважно мальків, викликаючи їх масову загибель. Цей паразит локалізується у хрящових тканинах, викликаючи хворобу *вертіж*. Багато морських мікроспоридій у виловлених і заморожених рибах не гинуть і продовжують виділяти ферменти, які розріджують тканину риб, перетворюючи м'язові тканини на желеподібну масу, не придатну для вживання в їжу.

ТИП МІКРОСПОРИДІЇ (MICROSPORA)

Тип Мікроспоридій включає понад 1000 видів паразитів, що уражають як хребетних (див. рис. 81), так і безхребетних тварин. Найбільш уражають вони комах, викликаючи важкі захворювання у бджіл, шовкопрядів тощо. У медоносній бджолі хвороба, яка викликається дією *Nozeta apis*, називається *білим проносом*. Мікроспоридіоз тутового шовкопряда має назву *побрини*. Ці захворювання у більшості ви-

падків смертельні. Число мікроспоридій, які паразитують на рибах, не велике. Вони локалізуються в основному у сполучних тканинах і м'язах.

Поряд із негативним значенням мікроспоридії мають велику корисну дію, регулюючи чисельність багатьох членистоногих-фітофагів. Їх використовують у біологічних методах боротьби з різними шкідниками (кліщами, комахами).

ТИП ІНФУЗОРІЇ (CILIOPHORA)

Тип Інфузорії включає значну кількість видів, що ведуть паразитичний спосіб життя – іхтіофтиріуси, триходини, односколециди, балантидії, астомати та інші. Серед інфузорій, частина життя яких відбувається у паразитичному, а частина у вільноживучому стані, значну увагу привертає іхтіофтиріус (*Ichthyophthirius multifiliis*). Більшу частину свого життя ця інфузорія – паразит риб. Вона викликає тяжке захворювання риб, особливо молоді, що часто призводить до загибелі хазяїна (див. рис. 81). Паразитарні стадії розвитку іхтіофтиріуса протікають безпосередньо у покриттях риби і на зябрах. Риби вражаються дуже маленькими вільно плаваючими бродяжками, які міцно прикріплюються до поверхні шкіри і вбуравлюються у тканини. Там вони активно живляться і ростуть. Потім виходять із тканин риби у воду, де відбувається інцистування, у результаті чого утворюється близько 2 000 дрібних бродяжок, які знову уражають риб.

Своєрідними паразитами риб є інфузорії роду *Trichodina* (родина *Urceolagiidae*). В основному це ектопаразити. Вони локалізуються у шкірних покриттях, плавцях і жабрах морських і прісноводних риб. Кількість їх видів вимірюється декількома десятками. При масовому розмноженні вони завдають значної шкоди риbam. Серед інфузорій є багато ендopазитів. Особливо численні види, які поселяються у кишковому тракті ратичних (корови, вівці, кози, антилопи, олені, лосі). Вони у великій кількості заселяють передні відділи шлунка. Кількість інфузорій в 1 см³ тканини може сягати 1 млн. екз. Більшість з них утворюють симбіотичні взаємовідносини з копитними і беруть участь у травленні. Меншість є паталогічними збудниками, які викликають проноси.

Балантидій (*Balantidium coli*) паразитує у товстому відділі кишечника приматів, свиней, гризунів, викликаючи важкий коліт. Цисти цих інфузорій з екскреціями виводяться назовні. Розповсюджуються цис-

ти при недодержанні гігієнічних правил, а також мухами і гризунами, які переносять цисту на продукти.

Хазяями паразитичних інфузорій можуть бути і безхребетні тварини, які уражуються так званими безрогими (ряд *Astomatida*). Загальне число їх сягає за сотню. Зустрічаються вони у різних безхребетних – війчастих і кільчастих червах, молюсках, голкошкірих (роди *Radiophrya*, *Mesninella* та ін.). Незначне число видів уражують також і хребетних (земноводних, рід *Haptophrya*); 75 % астомат уражують олігохет, до яких належить і дощовий черв'як. «Улюбленими» хазяями астомат є прісноводні олігохети. Будова астомат дуже спрощена і їх живлення відбувається осмотичним шляхом. Шляхи перенесення їх від одних тварин до інших не відомі.

Різноманітний комплекс паразитичних інфузорій мешкає в кишечнику морських їжаків (представник роду *Strobilium* та ін.).

ПІДЦАРСТВО БАГАТОКЛІТИННІ (METAZOA)

У підцарстві багатоклітинних паразити і переносники представлені такими типами: ортонектиди (*Orthonectida*), дицієміди (*Dicyemida*), кишковопорожнинні (*Coelenterata*), плоскі черви (*Plathelminthes*), коловертки (*Rotifera*), скреблянки (*Acanthocephales*), нематоди (*Nemathelminthes*), немертини (*Nemertini*), головохоботні (*Cephalorhyncha*), кільчасті черви (*Annelida*), молюски (*Mollusca*), членистоногі (*Arthropoda*) і хордові (*Chordata*), що складає понад 47 % від усіх типів.

ТИП КИШКОВОПОРОЖНИННІ (COELENTERATA)

Серед кишковопорожнинних є невелика кількість справжніх паразитів. У гідроїдних медуз роду *Cunina* (рис. 82) утворені з яйця планули не осідають на дно, як у більшості кишковопорожнинних, а потрапляють на краї зонтика деяких інших *Hydrozoa* (ряд *Leptolida*). Тут вони перетворюються на двощупальцеву личинку і переходять до ротового хоботка хазяїна. Після утворення другої пари щупальців і ротового хоботка паразит запускає його у шлунок хазяїна і живиться. Розмножуючись пупкуванням, особина утворює подібних до себе личинок, заповнюючи порожнину зонтика. Після метаморфозу вони перетворюються на медуз і ведуть вільноживучий спосіб життя. Після статевого розмноження утворюється личинка планула. Личинки активні – пеакії (*Peachia*) і галоклави (*Galoclava*) мешкають у північних мо-

рях і, подібно кунинам, ведуть паразитичний спосіб життя, а личинки австралійської актинії проникають навіть у радіальні канали хазяїна.

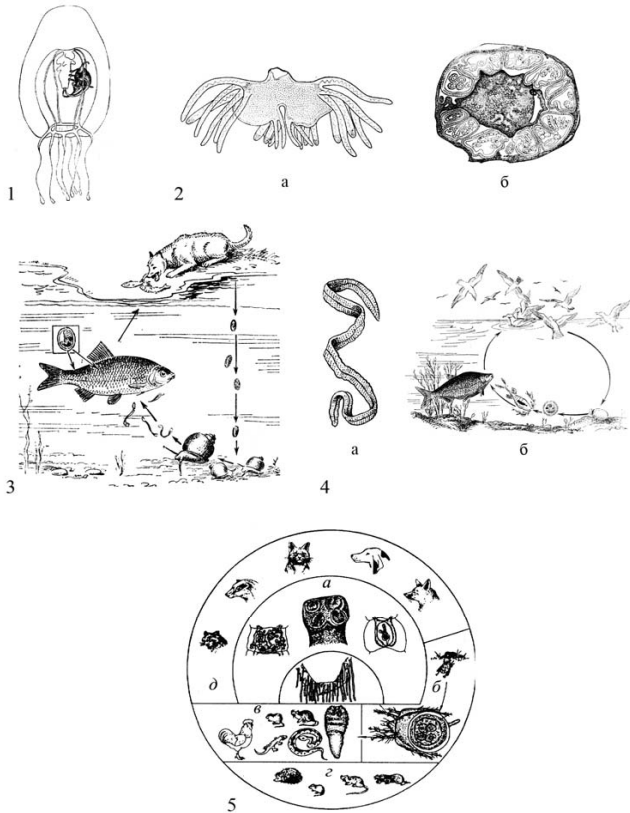


Рис. 82. Паразитарні форми кишковопорожнинних і життєві цикли деяких паразитичних червів:

Кишковопорожнинні (Coelenterata): 1 – личинка трахіліди кунина (рід *Cupina*), яка паразитує на гідроїдній медузі біотіарі; 2 – паразит ікри осетрових риб, поліподіум (*Polypodium hydriforme*): а – поліп поліподіума, б – паразит в ікринці.
Плоскі черви (Plathelminthes, Trematoda): 3 – розвиток котячого сисуна (*Opisthorchis felineus*), 4 – ремінець (*Ligula intestinalis*): а – ремінець і уражена риба, б – розвиток ремінця; 5 – розвиток *Mesocestoides lineatus* (ряд *Cyclophyllidea*) а – будова збудника, б – проміжні хазяї, в – додаткові хазяї, г – резервуарні хазяї, д – дефінітивні хазяї

Цікавий приклад паразитизму спостерігається у поліподіума (*Polypodium hydriformes*). Це єдиний представник кишковопорожнинних, який паразитує на стадії личинок у тілі хребетних – в ікрі осетрових риб (стерляді, осетра, шипа, див. рис. 82).

ТИПИ ОРТОНЕКТИДИ (ORTHONECTIDA) І ДИЦІЄМІДИ (DICYEMIDA)

Ортонектиди та Дициєміди – невеликі групи паразитичних тварин. Перші паразитують в різних морських тваринах, найчастіше в офіурах і поліхетах, а також у порожнині війчастих червів, немертин та інших. Дициєміди мешкають тільки в нирках головоногих моллюсків.

ТИП ПЛОСКІ ЧЕРВИ (PLATHELMINTHES)

Із 9 класів плоских червів 6 ведуть винятково паразитичний спосіб життя: трематоди (Trematoda), аспідогастри (Aspidogastrea), моногенії (Monogenoidea), гірокотиліди (Gyrocotylida), амфілініди (Amphilinoidea) і стьожкові черви, або цестоди (Cestoda). Клас Турбеларії (Turbellaria) також частково включає паразитичні види. Таким чином, у типі плоских червів 77,7 % класів представлені паразитичними організмами.

Клас Турбеларії, або Війчасті черви (Turbellaria)

Серед турбеларій є види, пов'язані з хазяїном дуже слабо. Вони можуть неодноразово міняти хазяїв, використовуючи їх лише як захист від ворогів. Інші турбеларії постійно живуть на хазяїні або в його кишковому відділі, але живляться залишками їжі хазяїна. Найбільш спеціалізовані паразитичні турбеларії використовують хазяїна як джерело живлення. Паразитичні види виявлені у всіх рядів турбеларій, особливо у безкишкових, полікладид, процеріат, трикладид. Їх хазяями служать голкошкірі, моллюски, ракоподібні і навіть риби.

У різних органах моллюсків паразитують види родини графілід (Graffillidae), в кишковому відділі і порожнині тіла голкошкірих і кільчастих червів – представники аноплодід (Anoplodiidae), у порожнині морських ракоподібних – представники фекампід (Fecampiidae). Представники роду дідіморхіс (*Didymorchis*) оселяються на зябрах південних річкових раків, а скутарієліди (*Scutariellidae*) – на зябрах креве-

ток. Представник ряду удонеленід (*Udonellida*) використовує двох хазяїв одночасно. Живуть вони тільки на рибах, уражених паразитичними веслоногими рачками. При цьому рачків вони використовують як місця прикріплення для подальшого розповсюдження при відокремленні їх від риб, а для їжі використовують слиз і соки хазяїна – риби.

Клас Трематоди, або Дигенетичні присисні (Trematoda)

Клас Трематод представлений повністю паразитичними формами, які, поселяючись у тих чи інших органах людини і тварин, можуть викликати порушення в їх роботі, що спричиняють важкі захворювання і навіть смерть. Найбільш поширені такі трематодози людини:

Фасціольоз. Цю хворобу викликає печінковий сисун (*Fasciola hepatica*), який паразитує у жовчних протоках печінки ратичних і людини. Життєвий цикл проходить за участі двох хазяїв. Проміжний хазяїн – малий ставковик, остаточний хазяїн – різні ссавці.

Дикроцеліоз. Захворювання печінки ратичних, що викликається паразитуванням у жовчних протоках печінки іншого виду сисуна – ланцетовидного (*Dicrocoelium dendriticum*). Перший проміжний хазяїн – наземні молюски (*Helicella, Zebrina*), другий – мурашки роду *Formica*.

Оністроз. Захворювання викликається котячим сисуном (*Opisthorchis felineus*) (див. рис. 82). У остаточних хазяїв (ссавців) паразит локалізується у жовчних протоках печінки. Життєвий цикл проходить за участі проміжних хазяїв – водного молюска бігинії і прісноводних риб (плітка, лящ, лин тощо).

Шистосомози. Під цією назвою об'єднують захворювання, які викликаються сисунами – шистосомами (*Schistosoma mansoni, Sch. haematobium, Sch. japonicum*). Серед них є специфічні паразити людини та ссавців. Усі шистосоми паразитують у крові хазяїна. Шистосомоз – хвороба південних і тропічних країн. Проміжний хазяїн – різні молюски, остаточний – людина, ссавці і водоплавні птахи.

Трематодози тварин. Захворювання риб і птахів, що викликаються сисунами з родини Diplostomidae. Важкі захворювання риб спричиняють метацеркарії сисунів, розвиток яких закінчується у кишечнику рибоїдних птахів. У дельтах річок Волга, Дніпро, Дунай часто можна спостерігати риб, укритих чорними плямами. Це так звана чорно-плямиста хвороба, яка викликається метацеркаріями *Posthodiplostomum cuticola*. Першим проміжним хазяїном служать молюски – катушка, другим – риби (плітка, краснопірка та ін.), остаточним,

або дефіцитним, – чаплі, які селяться колоніями і розсіюють велику кількість яєць. Із загрозливих паразитів є сисун *Microphallus pugnatus* – збудник захворювання гаги (гусеподібні) за участі проміжного хазяїна – дрібних слимаків литрин, якими живиться качка. Їх нараховують у кишковому відділі до 20 – 30 тисяч. Дорослі птахи хворіють, а пташенята, як правило, гинуть.

Про значення трематодних захворювань можуть свідчити такі дані. В Україні птахи степового екологічного комплексу вражені 11 видами трематод із загальною екстенсивністю до 11 %, лісового комплексу – 16 видами із загальною екстенсивністю 25,8 %, водноболотного комплексу, відповідно, – 47 видів і 29,8 %, синантропного комплексу – 27 видів і 23,4 % (Искова, 1977).

Клас Аспідогастриди (*Aspidogastrea*)

Аспідогастриди – незначна група паразитичних черв'яків, яких раніше об'єднували з трематодами. Від трематод вони відрізняються наявністю своєрідного утворення на череві у вигляді широкого диска, названого диском Бера, який виконує функцію прикріплення, залозистого, ферментотвірного органа і органа для всмоктування і перетравлення тканин хазяїна. Життєвий цикл аспідогастрид відбувається без чергування поколінь.

Окремі паразити з ряду аспідогастрид (*Aspidogaster conchicola*) увесь життєвий цикл проводять у молюсках, види ряду *Stychocotylidae* паразитують у печінці та нирках морських риб (скати, химери) і навіть черепах.

Клас Моногеней (*Monogenoidea*)

Клас Моногеней повністю представлений паразитичними тваринами. Більшість видів – ектопаразити. Вони паразитують головним чином на рибах і земноводних. Один із видів моногеней – *Oculotrema hippopotami* – пристосувався існувати під повіками очей бегемота. Моногеней живляться винятково на тілі хазяїна, споживаючи слиз і епітеліальні клітини (нижчі моногеней – багатокрючкові (*Polyonchoinea*)). Вищі моногеней (малокрючкові *Olygonchoinea*) перейшли до живлення кров'ю. Для моногеней характерна вузька специфічність відносно хазяїна – одного чи близьких видів.

Найпростіші життєві цикли характерні для представників нижчих моногеней – дактилогірусів (рід *Dactylogyrus*), які розмножуються протягом року (крім холодних зим). Личинки дактилогіруса осідають

на зябра риб і після метаморфозу (через 7 – 9 днів) паразити відкладають яйця. У вищих моногеней розмноження приурочене до періоду міграцій та розмноження хазяїв. Така залежність життєвого циклу у паразитів жаб – жаб'ячої багатовустки (*Polystomum integerrimum*). Жаба вражається на стадії пуголовка. Після метаморфозу пуголовка в імагінальну стадію – жабеня – паразит локалізується у його сечовому міхурі. Жаба дозріває на третій рік і приступає до розмноження. Разом із нею розмножується і паразит. Моногеней, що паразитують на рибах, викликають важкі масові захворювання – дактилогуроз. Поселяючись на зябрах (до 1 000 екз. на одну особину), вони спричиняють загибель риби (особливо молоді).

Клас Гірокотиліди (Gyrocotylida)

Гірокотиліди – невеличка група плоских червів, які паразитують у кишковому відділі лише химерових риб. Проміжних хазяїв немає. Весь життєвий цикл проходить у тілі остаточного хазяїна. Ураження відбувається у період скупчення риб.

Клас Цестоди, або стьожкові черви (Cestoda)

У статевозрілій стадії майже всі цестоди паразитують у хребетних. Лише представники роду архігетес (*Archigetes*) мешкають у порожнині тіла малоцетинкових червів. Личинки паразитують у різних безхребетних, головним чином у членистоногих, які служать проміжними хазяями цих гельмінтів. Хребетні також можуть бути проміжними хазяями. Як правило, у хребетних статевозрілі цестоди поселяються у просвіті кишечника. Відомі лише декілька видів, які пристосувалися до мешкання не в кишечнику, а під кутикулою м'язового шлунка, у клоаці птахів, протоках печінки і шлунка. Функцію живлення у цестод здійснюють шкірні покриви. Всі цестоди відзначаються надзвичайно високою плодючістю і гермафродитизмом. Складний життєвий цикл цестод характеризується зміною хазяїв і, часто, спроможністю до розмноження на личинковій стадії. Все це сприяє забезпеченню високого ступеня виживання і розповсюдження. Захворювання, які викликають стьожкові черви, називаються *цестодозами*. Більшість цестодозів протікає дуже важко, різко відбиваються на стані хазяїв і можуть закінчуватися смертю.

Найбільш важливі і поширені паразити цих гельмінтів входять у ряди гвоздичників (*Caryophyllaeidea*), псевдофілід (*Pseudophyllidea*), ціп'яків (*Cyclophyllidea*).

Ряд Гвоздичники (Caryophyllaidea) – нечисленна група паразитів. Розвиток відбувається з одним проміжним хазяїном – малошетиновим черв'яком. Остаточний хазяїн – переважно прісноводні риби. Найчастіше паразитує на представниках корошових. Проміжний хазяїн – трубочник або тубіфлекс.

Ряд Псевдофіліди (Pseudophyllidea). Серед псевдофілід трапляються найдовші гельмінти. Наприклад, *Polygonorus giganticus* із кишечника кашалота досягає довжини близько 30 м. Проміжні хазяї: перший – ракоподібні, другий – риби.

Родина Ремінцеві (Ligulidae) – великі гельмінти з ременеподібним, дуже м'язистим тілом. У дорослому стані мешкають у кишковому відділі рибоїдних птахів (рис. 82). Розвиток відбувається за участю двох проміжних хазяїв: першого – ракоподібних (циклопи) і другого – риби (переважно корошові). Остаточний хазяїн – переважно мартини. Хвороба – лігульоз.

Родина Стъожкові (Diphyllobothriidae) включає паразитів від декількох сантиметрів до багатьох метрів. У дорослому стані паразитують у морських ссавцях, у наземних хижих ссавцях і у рибоїдних птахів. Декілька видів можуть уражати людину. Першим проміжним хазяїном виступає циклоп, другим – риби (щука, йорж, окунь, лосось, форель, сиг). Стъожак широкий (*Diphyllobothrium latum*) паразитує у багатьох хижих ссавцях і у людини (північна частина Євразії і Північна Америка). Статевозрілий паразит може досягати 15 м довжини. Це один із найбільших гельмінтів людини. Хвороба – дифілоботріоз – у остаточних хазяїв протікає важко.

Ряд Ціп'яки (Cyclophyllidea). До ряду Ціп'яків належить переважна частина всіх цестод. Це найбільш досконала і спеціалізована група цестод. Ціп'яки паразитують у теплолюбивих тваринах – птахів і ссавців (рис. 82). Декілька видів паразитує у людини. Розвиток ціп'яків відбувається у більшості випадків при зміні двох хазяїв. У представників підряду Мезоцестоїдат є і другий проміжний хазяїн. Роль проміжного хазяїна для одних виконують безхребетні (ракоподібні і комахи), для інших – хребетні. Є ціп'яки, личинки яких можуть паразитувати в різних органах. Вони служать причиною дуже загрозливих хвороб. Найтипівішими групами ціп'яків є такі.

Родина Теніїд (Taeniidae) – група ціп'яків, серед яких багато загрозливих паразитів людини, свійських і промислових тварин. Вони викликають найважчі захворювання, які нерідко закін-

чуються смертю. Роль проміжного хазяїна в циклі розвитку теніїд завжди виконують хребетні. Личинки можуть паразитувати і у людині. Бичачий ціп'як (*Taeniarchynchus saginatus*) у статевозрілому стані паразитує у людині. Проміжним хазяїном служить велика рогата худоба. Викликає хворобу – теніаринхоз. Проміжним хазяїном свинячого ціп'яка (*Taenia solium*) виступають свійські і дикі свині. Ураження людини може відбуватися як при вживанні зараженого м'яса, так і при попаданні яєць ціп'яка в травний тракт. Цистицерки можуть розвиватися так само як і у тілі проміжного хазяїна – у м'язах та інших органах. У цьому випадку у людини виникає тяжка хвороба – цистицеркоз.

Ехінокок (*Echinococcus granulosus*), на відміну від попередніх ціп'яків, – дрібна цестода. Дорослі ехінококи паразитують у кишечнику собак, вовків, лисиць та інших хижих. Личинки паразита мешкають головним чином у копитних (вівці, кози, корови, олені, коні, гризуни та ін.), а також у людині, до якої яйця паразита потрапляють від собак. У цьому випадку людина стає проміжним хазяїном. В її травному тракті із яйця виходить личинка – онкосфера, яка проникає у кровоносні судини і з кров'ю заноситься у різні органи, переважно у печінку і легені. Із онкосфери тут розвивається наступна личинкова стадія – ехінококовий міхур, де утворюється ряд дочірніх міхурів, в яких містяться зародкові сколекси, з кожного виростають дорослі цестоди. Ураження людини ехінококом може закінчитися смертю.

Доросла цестода мультіцепс, або мозковик вівці (*Multiceps multiceps*), мешкає у кишечнику хижих ссавців. Личинкова його стадія (ценур) локалізується у головному мозку вівці, а також людини. Локалізуючись у мозку, ценур давить на мозкову тканину і викликає її відмирання. Часто уражені вівці здійснюють колові рухи, тому цю хворобу називають «вертячка».

Родина Гіменолепід (Hymenolepididae) об'єднує велику кількість видів, які паразитують у птахів, ссавців як остаточних хазяїнів. Проміжними хазяїнами виступають ракоподібні і комахи.

Клас Амфіліноїдеї (Amphilinoidea)

Клас Амфіліноїдеї представлений своєрідними групами червів, які включають усього 9 видів. Вони паразитують у порожнині тіла ганоїдних, деяких костистих риб і черепах. Проміжні хазяї – ракоподібні. Амфіліна (*Amphilina foliaceae*) розповсюджена у річках Каспійсько-

го басейну і Сибіру. Паразитують у порожнині тіла осетрових риб. Проміжний хазяїн – рачки-бокоплави.

ТИП НЕМАТЕЛЬМІНТИ – NEMATHELMINTHES

Тип Немательмінти складається як із вільноживучих, так і з паразитичних форм організмів. Половина класів і понад 70 % рядів включає паразитичні організми.

Клас Нематоди (Nematoda)

У класі Нематод значно переважають паразитичні форми, виявлені в 10 рядах.

У **ряді Дорилайміди (Dorilamida)** серед паразитичних форм трапляються рослинні паразити, які шкодять кореневищам (*Xiphinema*), викликають захворювання шляхом занесення патогенних вірусів.

Представники **ряду Мерметиди (Mermethida)** на личинковій стадії уражають, в основному, членистоногих і деяких інших безхребетних (голкошкірі, приапюліди). Живляться вони ентоосмотичним шляхом через кутикулу. Враховуючи їх значну кількість, вони є дійовим чинником обмеження чисельності шкідливих комах.

Ряд Трихоцефаліди (Trichocephalida) представлений кровососами, які пронизують кишечник і висмоктують кров (власоглав у ратичних). *Trichiella spiralis* викликає важку хворобу ссавців, людини – трихінельоз.

Ряд Рабдитид (Rhabditida) представлений чотирма паразитичними родинками. У родині рабдитид, або ентонематид, паразитичні зв'язки формуються на личинковій стадії у 40 видів комах (особливо у представників роду *Parasitorhabditis*). У короїдів, вусачів, довгоносиків, златок вони уражають кишечник та інші органи. У представників родів стейнерматид, гетерогабітид личинки ведуть вільноживучий спосіб життя у ґрунті, а дорослі вражають комах, викликаючи їх загибель.

У **ряді Тіленхид (Tylenchida)** зустрічаються як паразити рослин (стеблові нематоди), так і паразити комах (гетеротіленхуса – у пасовищних мух, паразитіленхуса – у дрозофіл, фергузовіса – у галотворок, шаруларна – паразити джмелів).

Представники **ряду Стронгілід (Strongylida)** паразитують майже у всіх хребетних (крім риб), як із проміжним хазяїном, так і без. Стронгілуси й анцилостоматуси уражають травний тракт ссавців і живляться кров'ю. Сингаміди уражають органи дихання птахів і ссавців і ма-

ють проміжного хазяїна – дощових черв'їв. Протостонгуліди вражають легені і головний мозок гризунів (проміжний хазяїн – молюски).

Паразити **ряду Оксіурид (Oxyurida)** без участі проміжних хазяїв поселяються у товстих і сліпих кишках ссавців, особливо у молоді. Так, гострики людські уражають переважно дітей, гострик конячий – коней, заячі гострики – кролів і зайців.

Відомий **ряд Аскаридид (Ascaridida)** представлений паразитами хребетних, які паразитують у кишечнику ссавців (людина, ратичні, хижі ссавці). А аскарида конрацекум малоголової уражає птахів (проміжні хазяї – циклопи і риба, або личинки бабок).

Паразитичні форми **ряду Спірурид (Spirurida)** паразитують у багатьох органах і тканинах хребетних. Спіруриди за допомогою проміжних хазяїв – ракоподібних (циклопи, бокоплавці або жуки-копрофаги) потрапляють у тіло основних хазяїв. Нематоди паразитують у лімфатичних судинах, залозах, у підшкірній клітковині, викликаючи у ссавців і людини важкі захворювання (дракункульоз, слонову хворобу тощо).

ТИП КОЛОВЕРТКИ (ROTIFERA)

Серед 1 500 видів коловерток паразитичних форм мало. Вони представлені лише декількома видами у ряді сейсонід (*Seisonida*), які паразитують на жабрах морських рачків – небелід, і рядом видів у ряді однояєчникових (*Monogonata*). Дрилофаги паразитують у червах, а проалеса – у сонячниках.

ТИП СКРЕБЛЯНКИ (ACANTHOCEPHALES)

Увесь клас представлений паразитарними формами – паразитами риб, птахів і ссавців. Личинки мешкають у проміжних хазяїв (комахи, ракоподібні), дорослі – у різних формах хребетних. Природними резерватами цих паразитів служать земноводні і ящірки.

ТИП НЕМЕРТИНИ (NEMERTINI)

Тип Немертини в основному представлений хижаками. Частина немертин поводяться як коменсали, з яких деякі види перетворилися на паразитів. Представники роду малокобдел (*Malacobdella*) – *Malacobdella grossa* живуть у мантийній порожнині молюсків і частково живляться за рахунок хазяїна.

ТИП ГОЛОВОХОБОТНІ (СЕРНАЛОРНУНСНА)

Паразитичний спосіб життя характерний для представників класу волосових (Nematomorpha). Солоноводні види паразитують у ракоподібних (креветки, краби, раки-самітники), прісноводні волосові – у різних комах (жуки-копрофаги, туруни, таракани, кобилки, двокрилі).

ТИП КІЛЬЧАСТІ ЧЕРВИ (ANNELIDA)

Тип представлений переважно вільноживучими формами. Паразитів мало. Вони зустрічаються у класах багатощетинкових червів (Polychaeta) і класі п'явок (Hirudinea).

Клас Багатощетинкові черви (Polychaeta).

У класі тільки один підклас (Myzostomida) повністю представлений паразитарними організмами, а в решті рядів зустрічається всього три родини з наявністю паразитичних представників.

Клас П'явки (Hirudinea).

П'явки, в основному, представлені тимчасовими ектопаразитами, які живляться кров'ю різних хазяїв.

Підклас Стародавніх п'явок (Archihirudinea) включає тільки паразитичні форми. Найбільш відомі два види – *Acanthobdella peledina* – постійний ектопаразит переважно лососевих риб, який залишає хазяїна лише під час розмноження, і *A. livanovi* – тимчасовий ектопаразит лососевих.

Підклас Справжні п'явки (Euhirudinea).

У **ряді хоботних п'явок (Rhynchobdellea)** теж зустрічаються лише паразитичні форми. Родина плоских п'явок, або глосифонід (Glossiphoniidae) представлена специфічними кровососами-ектопаразитами. Серед найбільш відомих глосифонід слід відзначити гемірлексиса, який смочке кров у риб і рідше у земноводних, пташину п'явку – ектопаразита водоплавних птахів, черепахову п'явку – споживача крові болотяної черепахи, батракобделу – паразита земноводних, рід слимакових п'явок (рід *Glossiphonia*), гелобдели – висмоктувача соків різних личинок комах (особливо хірономід) і олігохет. Родина риб'ячих п'явок, або іхтіобделід чи пісцеколід (Piscicolidae), нараховує до 85 видів кровососів. Серед них найбільш поширені звичайна риб'яча п'явка, яка живиться кров'ю різних костистих риб; пісцис-

цикола – ектопаразит сомів; каспіобдела, яка, в основному, паразитує на лящах, рідше на інших корошових; лімнотрахебдела – на коропах, карасях; понтобдела – на скатах.

Ряд Безхоботних п'явок (Arhynchobdellea) представлений як паразитичними, так і непаразитичними формами. У родині щелепних п'явок, або гірудинід (Gnathobdellidae) серед паразитичних форм поширені п'явка медична – тимчасовий кровосос земноводних і ссавців, у т. ч. і людини, і кінська або нільська п'явка, яка потрапляє при водопої в початковий відділ травної і дихальної системи ссавців, що може викликати смерть через закупорку дихальних шляхів. Решта багатьох видів цієї родини (велика і мала несправжньокінська п'явка, вітманія та інші, а також представник родини глоткових п'явок належать до бентосних чи хижаків.

ТИП МОЛЮСКИ (MOLLUSCA)

Порівняно з червами паразитичні форми у молюсків представлені менше. Найбільша кількість паразитичних форм зустрічається у класі Черевоногих (Gastropoda) у ряді мезогастропод (Mesogastropoda). Серед паразитичних форм цього ряду найбільш відомі такі представники як *стільфер* і *ентоконда* (рис. 83) – як ектопаразити голкошкірих, та мефонела печера, тенагодус і ентоколакси – ендопаразити (відповідно – у порожнині мозолеподібних утворень на шкірі морських їжаків, у порожнині морських губок, голкошкірих).

Серед класу Двостулкових молюсків (Bivalvia) у родині уніонід (Unionidae) личинки (глохідії) паразитують протягом двох – трьох місяців на зябрах та інших ділянках тіла риб, викликаючи важкі захворювання (пухлини, задуха). Особливо активними є личинки беззубок (рід *Anodonta*).

Крім типових паразитів, молюски відіграють значну роль у розповсюдженні тяжких гельмінтозних захворювань як проміжні хазяї сисунів (представник роду бітіній), сисунів і цестод (малий ставковик, слимак-янтарка та ін.), викликаючи захворювання на опісторхоз і фасціольоз серед багатьох ссавців.

ТИП П'ЯТИВУСТКИ (PENTASTOMIDA)

Тип представлений двома рядами (Cephalobaenida і Pogosephalida), які включають своєрідні групи паразитичних організмів. У до-

рослому стані язичкові паразитують у дихальних шляхах і легенях ссавців, плазунів і, рідше, – птахів. Протягом життєвого циклу вони міняють хазяїв. Так, п'ятивустка носова (див. рис. 83) в дорослому стані паразитує у носовій області і лобних пазухах хижих і ратичних ссавців, а її личинка використовує як проміжних хазяїв зайців і гризунів, у яких вона вражає кишковий відділ, печінку та інші органи. Рейгардія уражає мартинів Арктики. Себекія, лейперія, дієсінгія паразитують у крокодилах, а їх личинки – у рибах. Пороцефалус, кірицефалус та інші – у легенях пітонів, а личинки – у дрібних ссавців, жирафів, приматів та інших ссавців. Зазначені паразити викликають тяжкі захворювання – перитоніт та пневмонію, часом з летальним кінцем.

ТИП ЧЛЕНИСТОНОГІ (ARTHROPODA)

Тип Членистоногих чи не найбільше представлений паразитичними формами, переносниками паразитів і збудників хвороб, носіями цих збудників. Членистоногі-паразити трапляються серед 13 класів типу. У 5 зустрічаються паразити різної спеціалізації і локалізації – постійні та тимчасові, зовнішні та внутрішні, вони складають 38,5 % від загальної кількості класів. Серед 88 рядів типу паразити відмічені у 23 (26,1 %). Наведені відносні співвідношення поступаються багатьом групам тварин, але враховування видового різноманіття членистоногих свідчить про надзвичайну паразитарну масштабність цього типу у проявах важливих функцій екосистем.

Клас Морські павуки (Pantopoda)

В одному однойменному ряді (Pantopodea) серед, в основному, хижих пантопод трапляється значна кількість видів типових паразитів. В основному паразитичний спосіб життя ведуть личинки як ектопаразити на гідроїдних, актиніях, моллюсках та інших тваринах. Так, личинки німфотел паразитують у мантії порожнині двостулкових моллюсків, а декахели – на амбулактарних борознах морських зірок. Деякі личинки паразитують як ендопаразити (фоксихіліди і апоплодактили) в гастральній порожнині гідроїдів. Пантоподи (див. рис. 83) – паразити у дорослій стадії – представлені незначною кількістю видів. Так, ахелія паразитує як ектопаразит на нижньому боці парасольки тіла медуз. Цей же паразит здатний поводитись і як ендопаразит у тілі черевоногих і двостулкових моллюсків.

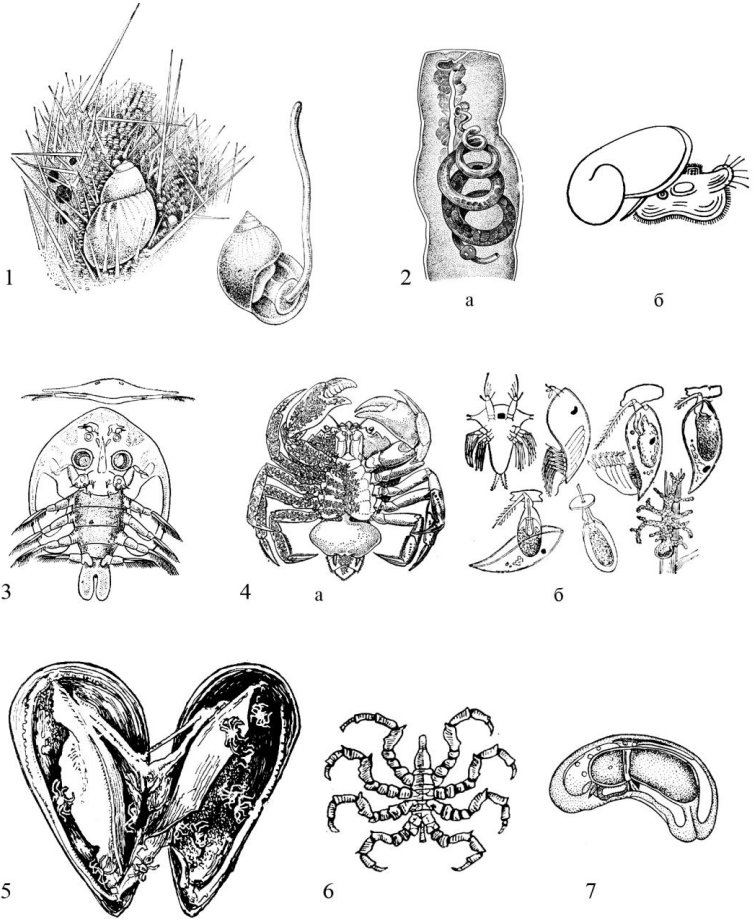


Рис. 83. Паразитичні види молюсків, членистоногих, п'ятивусток:

1 – стиліфер (*Stilifer brychius*) на тілі морського їжака; 2 – ентоконха (*Entocooncha mirabilis*) в порожнині голотурії: а – розріз кишкочника з паразитами, б – личинки паразита; 3 – карпоїд (*Argulus foliaceus*): а – вигляд спереду, б – вигляд знизу, в – в тілі краба; 4 – сакуліна (*Sacculina carcini*): а – уражений краб, б – стадії розвитку; 5 – ахелія (*Achelia chelata*) в мантійній порожнині двостулкового молюска; 6 – пікногон (*Platygonyx littorale*) ектопаразит актинії; 7 – носова п'ятивустка (*Lingualatula serrata*), паразит дихальних шляхів та легенів плазунів, птахів та ссавців, також паразитує в лобних пазухах хижих ссавців

Підтип Ракоподібні (Crustacea)

Паразитарні форми ракоподібних представлені у 6 таксонах: веслоногі ракоподібні (Copepoda), карпоїди, або карпові воші (Branchiura), мішкогруді (Ascothoracida), вусоногі (Cirripedia), рівноногі (Isopoda), різноногі ракоподібні, або бокоплави (Amphipoda).

Найрізноманітніші паразитичні форми спостерігаються у підкласі веслоногих ракоподібних. Більшість з них є ектопаразитами, які поселяються на поверхні тіла, зябрах, очах і в ротовій порожнині різних безхребетних і хребетних тварин. Серед них слід відзначити представників із ергазилід, що паразитують на зябрах прісноводних риб (коропові, щуки) і яких часто налічується до 3 000 екземплярів на одну рибу. А різні представники родини лернеїд паразитують на рибах, земноводних і китах, серед яких відзначається *Penella balaenoptera*, що паразитує на китах і досягає розмірами до 23 см. Ендопаразити представлені родиною монстрелід. Так, мультівікола паразитує в кишечнику молюсків (мідії, устриці) і часто викликає масову загибель, понижуючи їх продуктивність у десятки разів.

Серед копепод спостерігаються і так звані надпаразити. Так, рачки з роду архікалігусів у дорослих стадіях паразитують на рибах, а на них, у свою чергу, – паразитичні інфузорії конідофриси і плоскі черви удонели. Крім паразитів, серед вільноживучих копепод, особливо циклопоподібних, спостерігається значна кількість видів як проміжних хазяїв паразитичних гельмінтів. За підрахунками українського зоолога В. І. Монченка (2003), 950 видів різних циклопів виявилися носіями паразитичних грибів і кишкових евгленових, 52 види – проміжними хазяями 172 видів цестод, нематод, трематод і скреблянок, які в дорослому стані паразитують у рибах, земноводних, плазунах, птахам, ссавцям і людині.

Всі карпоїди (до 130 видів), як правило, є непостійними і неспецифічними паразитами прісноводних і морських риб, а також земноводних і головоногих (каракатиця) молюсків. Найпоширенішим паразитом у водоймах Європи є воша коропова (див. рис. 83).

Мішкогруді ракоподібні (45 видів) паразитують на коралах, морських ліліях, офіурах, морських зірках. Улофіземи, аскоторакси і деякі дендрогастери паразитують у статевих залозах голкошкірих і можуть викликати масову їх кастрацію.

Серед вусоногих ракоподібних паразитичними формами найбільше представлені коренеголові (*Rhizosephala*). Наприклад, один із поширених видів – сакуліна – паразитує на десятиногих ракоподібних,

раках-самітниках і креветках (див. рис. 83). Вони обплітають майже всі внутрішні органи хазяїна – кишечник, статеві залози, нервову систему і можуть проникати у м'язи, висмоктуючи кров і виснажуючи хазяїв.

Більшість паразитичних форм рівноногих живиться на зовнішніх ділянках тіла водних тварин. Епікариди вражають різних ракоподібних. Сумотуси, мейнертії, лівонеси, анілоерси, личинки гнатид є постійними ектопаразитами риб, вражаючи зябра або всю поверхню їх тіла. Деякі рівноногі можуть утворювати надпаразитичні угруповання. Так, представники родини криптонісид – дуналія і ліріопсис – паразитують на сакуліні і пельтодастері, а ті, у свою чергу, – на крабах.

Серед бокоплавів слід відзначити вошу китову (родина Суамідае), що паразитує на китоподібних. Вони великими масами сидять на китах поблизу статевих і анальних отворів, гризуть шкіру, впинаючись у жирові шари, і викликають виразки.

Клас Павукоподібні (Arachnida)

Серед 13 рядів павукоподібних лише у двох спостерігаються паразитичні форми (15,4 %). Це акариформні (Acariiformes) і паразитоформні (Parasitiformes) кліщі (рис. 84).

Будучи, в основному, ектопаразитами – кровососами і проміжними хазяями багатьох паразитичних гельмінтів, вони здатні утворювати масштабні так звані природні вогнища збудників загрозливих захворювань, носіями і переносниками яких вони є.

Різноманітні представники **ряду Акариформних кліщів** представлені переважно тимчасовими ектопаразитами. Це різні пір'яні кліщі птахів із надродини Analgesoidea, волосяні кліщі ссавців із надродини Listrophoroidea, коростяні кліщі із надродини Sarcoptoidea підряд Саркоптиморфних кліщів. Багато акариформ паразитує і на різних комах. Тільки на птахів виявлено понад 1 000 видів паразитів, які локалізуються біля борідок пір'я і шкіри птахів. На одному виді птахів можна спостерігати декілька видів пір'яних кліщів, які живляться жировою змазкою і кров'ю, викликаючи захворювання – шкірний свербіж.

Міобіїди – паразити дрібних ссавців, висмоктують лімфу і кров. Представники родини залозниць (демодекс та ін.) – паразитують у сальних залозах ссавців, викликаючи залозисту коросту – демодекоз. Коростяний зудень є внутрішньошкірним паразитом різних ссавців і людини. Багате різноманіття паразитичних форм (20 надродин і 70 родин) представлено в підряді тромбідиформних кліщів. Се-

ред них можна відзначити бджолиного кліща, який паразитує у трахеях бджіл. Пузатий кліщ – паразит комах і ссавців. Личинки кліщів-червонотілок паразитують на комахах і різних хребетних. Личинки гідрохінел паразитують на водних комахах – личинках бабок, одноденок, веснянок та інших. Дорослі і личинки уніоколи паразитують в мантийній порожнині двостулкових молюсків. Личинки тромбокулід поселяються на дрібних ссавцях, птахах і людині і передають загрозливі захворювання – японську річкову пропасницю (цуцугамуші) і є носіями рикетсій. Серед численних панцирних кліщів (орибатид) спостерігається багато проміжних хазяїв гельмінтів. Відомо до 50 видів орібатид, які беруть участь у поширенні гельмінтозних захворювань (монізіоз). Особливо цим відзначаються представники крилатих кліщів (*Galumnidae*) – галумни і шелорибатуси.

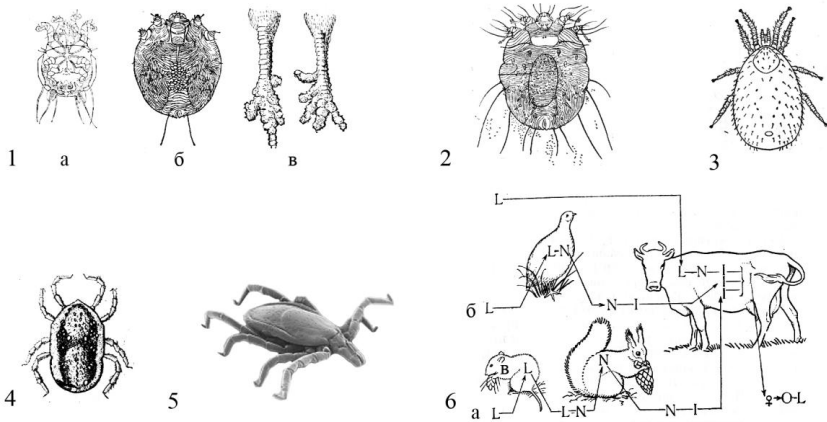


Рис. 84. Паразитичні види павукоподібних (*Arachnida*):

Ряд акариформні кліщі (*Acariformes*): 1 – пір'яні кліщі (а – пір'яний кліщ гусеподібний, б – кліщ птахів – *Knemidocoptes mutans*, в – тяжке кнемідокоптозне захворювання ніг птахів; 2 – кліщ коростяний (*Sarcoptes scabiei*). Ряд паразитоформні кліщі (*Parasitiformes*): 3 – гамазовий зміїний кліщ (*Ornithonyssus patricis*), 4 – аргасовий кліщ (*Ornithodoros*) – загрозливий переносник вірусу кліщового зворотного тифу, 5 – тайговий кліщ (*Ixodes persulcatus*) – переносник вірусу веснянолітнього енцефаліту, 6 – схема життєвих циклів іксодових кліщів (а – цикл розвитку з трьома хазяями, б – з двома хазяями, в – з одним хазяїном, L – личинка, N – німфа, I – імаго, O – яйце)

Ряд Паразитоформних кліщів нараховує до 10 000 кровосисних видів. Їх розподіляють на: сховищних засідників, ектопаразитів, які мешкають у гніздах, норах та інших сховищах і там нападають на своїх хазяїв; на пасовищних засідників-паразитів; постійних ектопаразитів і порожнинних, які живуть у дихальних органах тварин.

Живлячись кров'ю хребетних, паразитоформні кліщі вступають у тісні взаємовідносини зі збудниками багатьох хвороб, які викликаються фільтрувальними вірусами – рикетсіями, бактеріями, найпростішими. Серед Parasitiformes одне з провідних місць займають іксодові кліщі, які є переносниками різних енцефалітів, кліщового тифу, туляремії, чуми, бруцельозу, гемоспоріальних хвороб тощо. Лише на території колишнього СРСР було виявлено понад 20 інфекційних захворювань, які передаються 30 видами кліщів – носіями збудників хвороб. Тайговий кліщ передає весняно-літній енцефаліт, собачий кліщ – західну форму енцефаліту і північний піроплазмоз, дермацептор – туляремію і кліщовий висипний тиф, пупісефалус – марсельську лихоманку, гіаломі – кримську геморагічну лихоманку, амбліомі – південноафриканський рикетсіоз.

Серед гамазових кліщів варроа є загрозовим паразитом медоносних бджіл. Вони висмоктують гемолімфу бджіл і розплоду, викликаючи масові варикозні захворювання. Центральне місце займають види родини Dermanyssidae, які включають усі типи кровососів.

Клас Комахи (Insecta)

Серед 33 рядів комах в 11 зустрічаються паразитичні форми (33,4 %). Це найчисленніша група тварин, яка значною мірою сприяє формуванню паразитарної і епізоотичної функції як в окремих системах, так і у всій біосфері. Найголовнішими рядами з наявністю паразитичних форм є: щипавки (Dermaptera), пухοїди (Mallophaga), воші (Anoplura), напівтвердокрилі або клопи (Hemiptera), пузиронοгі або трипси (Thysanoptera, або Physopoda), твердокрилі або жуки (Coleoptera), вілокрилі (Strepsiptera), лускокрилі або метелики (Lepidoptera), перетинчастокрилі (Hymenoptera), двокрилі (Diptera) і блохи (Phaniptera).

Ряд Щипавок (Dermaptera) представлений лише 8 видами паразитичних форм. До цієї групи входять індомалайська ариксенія – ектопаразит кажанів (голошкірий кажан) і 7 видів гемімер – ектопаразитів хом'якового пацюка.

Серед **Пухοїдів (Mallophaga)**, які нараховують понад 2 500 видів, численні дрібні паразити птахів – пухοїди, перοїди (рис. 85), які

живляться переважно пир'ям і пташиним волоссям, а також кров'ю (блідий пухоїд, курячий пухоїд, качині пухоїди і багато інших). Деякі пухоїди паразитують у глоткових мішках пеліканів і стравоході бакланів, які живляться лише кров'ю (піагетили). Тільки 60 видів пухоїдів (волосоїди) паразитують на ссавцях, серед яких поширені – собачий і овечий волосоїди. Боопії паразитують на сумчастих ссавцях. До того ж, пухоїди і волосоїди часто виконують роль проміжних хазяїв ціп'яків і нематод.

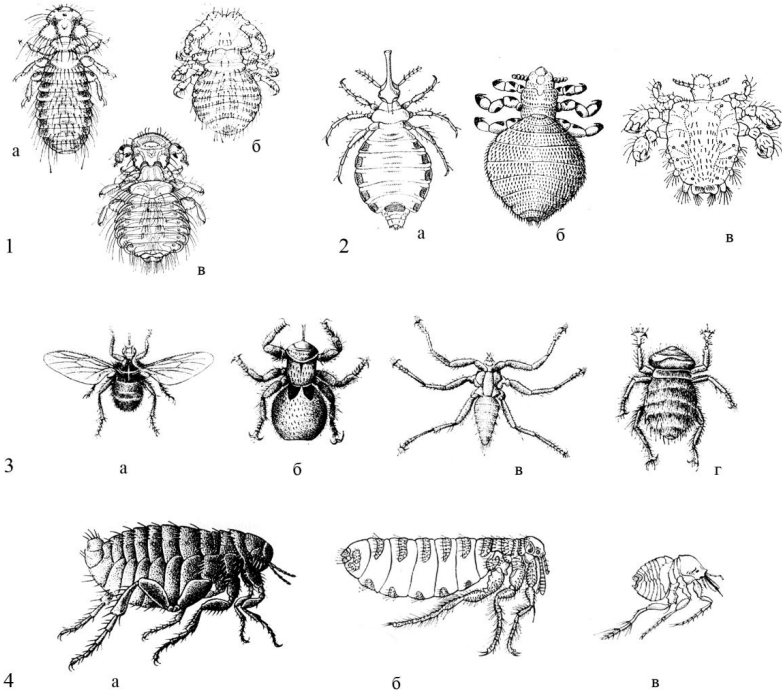


Рис. 85. Паразитарні види комах (Insecta):

1 – ряд пухоїди (Mallophaga): а – ворожничий пухоїд, б – волосоїд собачий (*Trichodectes canis*), в – муха переносник пухоїда; 2 – ряд воші (Anoplura): а – воша слонова (*Haematorhinus elephantis*), б – воша тюленяча (*Echinophthirius horridus*), в – воша приматова (*Pediculus humanus*); 3 – ряд двокрили (Diptera): а – коняча кровососка (*Nycteribia pedicularia*), б – овечий рунець (*Melophagus ovinus*), в – кровососка кажанів (*Nycteribia pedicularia*), г – воша бджолина (*Braula caeca*); 4 – ряд блохи (Phlebotominae): а – блоха людська (*Pulex irritans*), б – алакурт (*Vermipsylla alacurt*), в – дерматофіл

Ряд Воші (Anoplura) – сисні ектопаразити (150 видів) дуже спеціалізовані (рис. 85). Серед них найбільше поширені представники родин гематонід – ектопаразитів наземних ссавців (крім приматів); колючих вошей – паразити морських ссавців і педикулід – паразитів приматів (головна, платтяна і лобкова воші). Багато з них є переносниками висипного тифу. Рівнокрилі переважно представлені паразитами рослин.

Ряд Клопи (Hemiptera), в основному, представлений тимчасовими ектопаразитами – постільним клопом (*Cimex lectularius*) і різними сисними клопами птахів і кажанів.

Ряд Трипси (Thysanoptera) в основі представляє паразитів різних рослин. Лише смугастий трипс є ектопаразитом дрібних комах.

Серед **ряду Жуки (Coleoptera)** справжніми паразитами є представники родини віяловусих жуків, личинки яких паразитують на личинках інших жуків, ос, тарганів. Личинки багатьох видів родини наливників (*Meloidae*) є напівпаразитами перетинчастокрилих і сарганових.

Личинки **ряду Віялокрилих (Strepsiptera)** паразитують на комах. Личинки еоксени – на лускокрилих. Стилоси – поширені паразити перетинчастокрилих, прямокрилих, цикад та інших комах.

Серед **Лускокрилих (Lepidoptera)**, які ведуть паразитичний спосіб життя, відомий представник вогнівок (*Pyralidae*) *Stemauga parasitus* – паразит гусениць павліноочок і вогнівка лінивцева, що мешкає як ектопаразит на шкірі та у хутрі лінивців.

Ряд Перетинчастокрилих (Hymenoptera) включає різноманітні паразитичні форми. Більшість із них паразитує на комах та інших членистоногих. У підряді сидячочеревних личинки орусенід паразитують на рогахостих. Решта паразитів представлена стеблочеревними перетинчастокрилимими. Це переважно різні наїзники – іхневмоніди, личинки котрих паразитують у різних комах, серед яких багато загрозових фітофагів – шкідників сільського господарства і садівництва (афелінуси, теломуси, трихограми, апантелеси, нетелії і багато інших). Представники родин птеромалід живляться соками приховано живучих комах. Хаброцитус – паразит зернової молі, гіпера – люцернового довгоносика. Деякі жалючі перетинчастокрилі (дриїніди) своєю біологією схожі з біологією наїзників. Дриїніди паразитують на різноманітних цикадках, оси-блищанки – на осах-осміях, тифії і сколія-гігант – на личинках пластинчастовусих (хрущів, бронзівок, жуків-носорогів). Перетинчастокрилі виконують важливу роль у стабілізації чисельнос-

ті комах-фітофагів у наземних екосистемах. Саме тому перетинчастокрилих використовують у біологічній боротьбі зі шкідниками сільськогосподарського і лісового господарства.

У **Двокрилих (Diptera)** переважно спостерігається сполученість різних паразитарних і епізоотичних функцій. Більшість з них одночасно бувають і паразитами-кровососами, переносниками і носіями загрозливих хвороб, проміжними хазяями різних паразитів.

Комарі роду анофелес (*Anopheles*) одночасно є тимчасовими ектопаразитами-кровососами, основними хазяями малярійного плазмодія і переносниками збудника малярії.

Разом з різними комарами інші кровососи – мокреці, мошки, москіти – утворюють велике скупчення так званого гнусу, який дошкуляє людям, сільськогосподарським і диким тваринам (ссавцям, птахам та ін.). Мокреці у той же час є проміжними хазяями паразитичних нематод – філярій і переносять збудників гемоспоридій, туляремії, японського енцефаліту. Мошки (звичайна, широконога, прикрашена, дунайська, повзуча) при укусах виділяють отруйну слину, яка викликає місцеве отруєння шкіри, крововиливи, набряк внутрішніх органів. Вони можуть викликати філаріїдоз, переносять збудників сибірської виразки, сапу, туляремії, чуми і прокази.

Москіти становлять особливу загрозу тваринам (птахам, ссавцям, плазунам) як ектопаразити-кровососи і збудники лихоманки папачі, шкірного лейшманіозу тощо).

Одна самиця великого кровососа із родини гедзів (*Tabanidae*) може всмоктати до 200 мг крові, що заміняє 70 комарів, або 4 000 мокреців. Їх укуси понижують надої молока у корів на 10 – 15 %. Гедзі паразитують на різних групах ссавців і навіть на плазунах. Найбільш відомі гедзь бичачий, гедзь сірий, пістряк звичайний та інші.

У багатьох двокрилих паразитують личинки. Мухи-дзижчалки паразитують у різних комах: бджолах, саранових, лускокрилих. Горбатки (*Phoridae*) – на мурашках-деревогризах. Підшкірні оводи (*Hypodermatidae*) паразитують під шкірою гризунів і ратичних. Представники шлункових оводів (*Gasterophilidae*) відкладають яйця на вібриси ссавців, їх злизують тварини, личинки-ендопаразити потрапляють у шлунок і кишечник. Личинки носоглоткових оводів (*Oestridae*) паразитують в носовій порожнині ратичних.

Значна кількість паразитів спостерігається серед різних мух. Загрозливість зумовлюється їх великою плодючістю. Потомство однієї мухи може складати 5 трлн. екземплярів. Кожна муха може нести на своїх

лапках до 6 млн., а в кишечнику – до 25 – 28 млн. бактерій. Мухи-синантропи активно поширюють такі хвороби як тиф, паратиф, дизентерія, вібріони холери. Відома муха цеце (*Glossina*) – переносник збудника «сонної хвороби» – трипаносом. Осіння жигалка – кровосос, переносить збудників сибірської виразки і туляремії. Падлові мухи (зелена, синя), живлячись на трупах, переносять бактерії правця і гангрену.

Личинки різних тахін (*Tachinidae*) живуть як ендопаразити у комах (шовкопрядах, клопах, личинках хрущів). Представники кровососок (*Hirroboscidae*) є ектопаразитами птахів і різних ссавців. Специфічні кровососи (*Nycteribiidae*) паразитують лише на кажанах.

Ряд Блохи (*Aphaniptera*) є здебільшого тимчасовими ектопаразитами ссавців і птахів, активно міняють своїх хазяїв (див. рис. 85). Блохи ссавців більш специфічні і багато їх паразитує на певних видах (людська, собача, котяча, ховрахова). Личинки багатьох бліх (особливо собачої) є проміжним хазяїном собачого цип'яка, або огірочника. Всі блохи є активними переносниками збудників чуми.

Крім типових паразитів і паразитоїдів, серед комах зустрічаються носії збудників вірусних захворювань «стовбура пасльонова», «заялькованка» тощо, які розповсюджуються лише за допомогою представників родини справжніх цикадок (*Jassidae*) ряду Рівнокрилих хоботних (*Homoptera*). Так, зараження рослин відбувається лише за умови проходження стадії розмноження і розвитку збудників у тілі цикадок смугастої і ребристої.

ТИП ГОЛКОШКИРІ (ECHINODERMATA)

Із п'яти класів типу Голкошкіри паразитичні форми відомі лише в одному – Офіур, або Змієхвосток. Із трьох рядів цього класу паразитичний спосіб життя ведуть деякі представники двох рядів. У ряді справжніх офіур (*Orphiurida*) карликові самці деяких видів паразитують на самках, з яких вони висмоктують соки. Молодь ряду фринофріурід (*Phrynophiurida*) на ранніх стадіях свого розвитку веде паразитичний спосіб життя, живлячись м'якими частинами тканин хазяїв.

ТИП ХОРДОВІ (CHORDATA)

У найбільш організованому типі тваринного світу паразитичні форми спостерігаються лише у вищих хордових – хребетних. У 3 підтипах нижчих хордових вони не виявлені. Серед хребетних із 9 класів

вони виявлені лише в 2 – круглоротих і кісткових риб, які належать до нижчих хребетних. У решті класів ознак, які б свідчили про прояви паразитичного способу життя, не виявлено. Отже, наявність класів із паразитичними організмами складає у типі хордових усього 15,4, а рядів – лише 3,5 % (в 5 із 144).

Клас Круглороти (Cyclostomata)

У класі виявлено всього два ряди: **Міксиноподібні** (Muxiniformes) і **міногоподібні** (Petromyzoniformes), представлені тимчасовими паразитами, або, як їх ще називають, – напівпаразитами, тому що в способах живлення спостерігаються також звичайні хижацькі прийоми при нападі на дрібну здобич.

Всі види міксин є морськими напівпаразитами (рис. 86). Серед них справжніми паразитами можуть уважатися представники родини П'явкоротих міксин (*Bdellostoma*), яких налічується 5 видів. Найвідомішими є п'явкорот Бургера. Решта міксин із двох родин міксинових і параміксинових (*Mixinidae* і *Paramixinidae*) включає 14 видів. Паразитизм міксин містить дві форми – екто- і ендопаразитизм. При нападі міксин на рибу вони спочатку прогризають шкіру і смочуть кров, а потім проникають у жертву і виїдають її органи і м'язи. Тимчасовість паразитизму визначається смертельним виходом жертви і необхідністю пошуку нової. Представники міксинових (звичайна, австралійська міксина та ін.) живляться так само, як і звичайні бентосоїдні тварини, збираючи донних тварин – поліхет, ракоподібних тощо.

Ряд Міног (рис. 86) включає напівпаразитичні і звичайні бентосоїдні форми. Паразитизм проявляють лише морські, прохідні і напівпрохідні форми під час перебування у морях і великих озерах. Під час міграцій вони взагалі не живляться. Із прохідних форм у дорослому віці каспійська мінога споживає лише рослинну їжу. Дорослі прісноводні міноги не живляться. Личинкові стадії міног ведуть бентосоїдний спосіб життя.

Таким чином, паразитизм міног для всього ряду проявляється слабо. В основному напівпаразитичні міноги (морська тризуба, невська, іхтіомізони) ведуть тимчасовий ектопаразитичний і частково ендопаразитичний спосіб життя, живлячись кров'ю і м'язами риб і навіть кітоподібних.

Клас Кісткові риби (Osteichthyes)

Серед хребетних тварин кісткові риби мають найбільшу кількість – понад 22 тис. – видів (понад 50 % усіх хордових) і лише 9 видів

із них проявляють паразитизм (0,04 % від усієї кількості риб). Вони належать до 3 рядів – вувроподібних (Anguilliformes), сомоподібних (Siluriformes), тріскоподібних (Gadiformes).

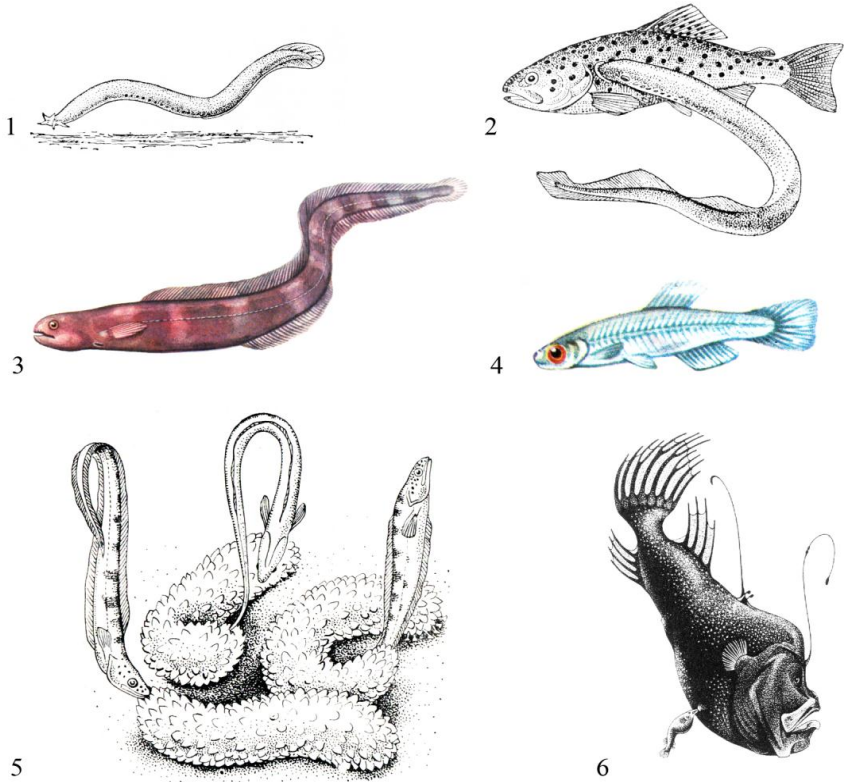


Рис. 86. Паразитарні форми хребетних:

Клас *Круглотомі (Cyclostomata)*: 1 – н'яворот Бургера (*Eptatretus burgeri*; *Mixiniiformes*; *Bdellostoma*); 2 – мінога тихоокеанська (*Lethenteron japonicus*; *Petromyzoniformes*). Клас *Кісткові риби (Osteichthyes)*: 3 – сіменхел, або мавп'ячий вузгор (*Simnechelys parasiticus*; *Anguilliformes*); 4 – ванделія або сомик-кандиру (*Vandellia cirrhosa*; *Siluriformes*); 5 – каранус (*Carapus acus*; *Gadiformes*) зі своїм хазяїном; 6 – паразитичні самці глибоководного вудильника (*Cerattias holboelli*; *Lophiiformes*), постійно мешкає на тілі самки

Паразитичний спосіб життя у вугроподібних проявляє лише один вид – сіменхел, або мавп'ячий вугор (див. рис. 86) у монотипічній родині сіменхелових (Simenchelydae). Він, як і круглороті, скоріше належить до напівпаразитичних форм: нападає на великих риб, прогризає шкіру жертви, проникає у порожнину і виїдає нутроші. Чотири види відносять до ряду Сомоподібних і родини Ванделієвих (Trichomusteridae): пігідія, стегофіл, бранхіоїка і ванделія. Пігідія є справжнім тимчасовим паразитом. Вона нападає на великих риб, прогризає шкіру і смочє кров. Стегофіл паразитує у зябровій порожнині великих сомів і деяких інших риб. Бранхіоїка паразитує в зябрових порожнинах харацинової риби – піранії. Сомик ванделія (рис. 86), якого ще називають кандиру, або карнеро, паразитує у сечостатевих органах великих риб та інших хребетних, у тому числі і людини. Всі ванделієві поширені в прісних водоймах Південної Америки. Сіменхел – мешканець Атлантичного, Тихого й Індійського океанів.

Решта 4 види належать до ряду тріскоподібних, родини карапусових (Carapidae) із роду енхеліофісів (енхеліофіс червоподібний та іорданський тощо), які паразитують на прибережних голотуріях (рис. 86). Крім типових паразитів серед риб спостерігаються і карликові самці, які паразитують на самках, забезпечуючи успіх розмноження у складних екологічних умовах (великих глибинах океану) (*Ceratias holboelli*, *Neoceratias spinifer*, *Cryptopsaras couesii*, *Edriolychnus schmidti*, *Photocorinus spiniceps*, *Borophryne apogon*, *Linophrine lucifer*).

Вищі хребетні (Amniota) – носії збудників хвороб

Переважає більшість тварин, крім безпосереднього паразитизму, що викликає важкі захворювання, як було показано в огляді різних систематичних таксонів, беруть участь і в розповсюдженні різних збудників хвороб епізоотійного типу як носії, і в утворенні своєрідних природних резервуарів, де зберігаються ці збудники і в певних умовах викликають виникнення епізоотій. Серед таких носіїв і резервуарів, крім згаданих тварин, особливо різних членистоногих (кліщі, двокрили), велику роль відіграють вищі хребетні – амніоти (Amniota): птахи та ссавці, які разом із членистоногими утворюють циркуляцію збудників.

Клас Птахи (Aves)

За підрахунками орнітологів і епідеміологів, із 300 епізоотійних захворювань 60 пов'язані з птахами. Число їх постійно зростає. Се-

ред них такі загрозливі захворювання як різні форми енцефаліту, грипу, чуми, туляремії, пропасниць, ботулізму, кокцидіозу, лептоспірозу і багато інших (табл. 9).

Таблиця 9

Участь птахів у циркуляції збудників епізоотичного типу за списком Д. К. Львова (Ильичев и др., 1982)

Збудники хвороби	Захворювання
Найпростіші	токсоплазмоз, саркоспоридіоз, кокцидіоз
Бактерії	інфекційна кориза, колібацельоз, аризоноз, паратиф, пастерельоз, псевдотуберкульоз, туберкульоз, виразковий ентерит, сальмонельоз
Бацили	газова гангрена, ботулізм, гангренозний дерматит, ерисіпелюїд, бруцельоз, чума, туляремія
Спірили	лістерез, вібротоз пташиний
Коки	стафілококоз, стрептококоз
Мікоплазми	мікоплазмоз пташиний
Хламідії	орнітоз
Рикетсії	плямиста пропасниця, кліщовий рикетсіоз, пропасниця Ку
Спірохети	спірохетоз, лептоспіроз
Грибки	стригучий лишай, гістоплазмоз, аспергільоз, кандидіоз
Ортоміксовіруси (ряд вірусів грипу А)	враження респіраторного, шлунково-кишкового тракту, ЦНС
H5N1	пташиний грип
$\Gamma_{пт} 4H_{пт} 2$, $\Gamma_{пт} 5H_{пт} 2$, $\Gamma_{пт}$	різні форми пташиного грипу
Тогавіруси	енцефаліти, пропасниця
Параміксовіруси	нюкаслська хвороба
Віруси герпесу	герпес
Рабдовіруси	сказ
Парвовіруси	гепатит

Птахи серед інших елементів зооценозу характеризуються найвищим ступенем мобільності. Вони є важливою ланкою інтенсивного біотичного зв'язку як у межах екосистем, так і між екосистемами і континентами. Це зумовлює входження птахів у тісні екологічні контакти з представниками різних груп збудників хвороб (віруси, спірохети, рикетсії, мікоплазми, бактерії, бацили, коки, найпростіші та ін.). Ці збудники спричиняють різні захворювання. Особливу тривогу викликає розповсюдження інфекцій грипу. За підрахунками Всесвітньої організації охорони здоров'я, грипозні інфекції забрали більше людських життів, ніж дві світові війни разом узяті. Загибель тварин від різних грипозних захворювань ніхто не підраховував, але ці масштаби не обмежуються міліярдами.

Нові штами грипу надходять із вогнищ Південно-Східної Азії, і серед їх розповсюджувачів одне із провідних місць займають птахи, які здійснюють далекі перельоти. Від граків, мартинів, качок і багатьох інших перелітних птахів виділено штами вірусів як специфічних для птахів, так і багато ідентичних штамам людського грипу А. Так, тільки на території України виявлені штами вірусів А (качка, Україна), А₂ (Токіо), А₂ (Гонконг), якими вражено до 9,5 % різних видів птахів (Соломко і др., 1977). У 1976 році у дельті Волги було виділено сім штамів грипу, в тому числі таких, які мають антигенну формулу Г_m 4Н_m 2, Г_m 5Н_m 2, А/ФМ/1/47 та інші. Особливо загрозовий вірус грипу був виділений у 2006 році (H5N1). За рік із регіонів Південно-Східної Азії він поширився майже по всій Європі і Північній Америці, викликаючи масову загибель птахів і захворювання людей зі смертельними випадками.

Тяжкі захворювання, які проходять за типом енцефалітів або геморагічних пропасниць, переважно пов'язані з птахами. Кліщовий енцефаліт на території колишнього СРСР пов'язаний з 54 видами птахів, які в основному виконували роль носіїв і природних резервуарів збудників. У Приморському краї виявлено віруси грипу Б (кліщового енцефаліту, японського енцефаліту, Лангат, Повассан, пропасниці Західного Нілу) у гніздових і пролітних птахів (кулики, мартини, качки, чаплі, горобцеві – особливо ластівки, дрозди, горихвістки, горіхівки та ін.).

У Передкавказзі лише у період з 1957 по 1959 рік (Гусев, 1962) було виявлено 8,3 % птахів, пов'язаних з орнітозами, 11,1 – з Курпасницею, 6,7 – з лептоспірозом, 19,4 % – з 63 штамми сальмонел.

Для вірусних інфекцій, екологічно пов'язаних із птахами, характерна природна вогнищевість – віруси довгий час циркулюють у

природі, передаючись від птаха до птаха через комарів і кліщів, або повітряно-крапельним і трофічним шляхами.

Ступінь зараженості та кількості носіїв і природних резервуарів збудників у різних видів пов'язаний з певними екологічними й етологічними їх характеристиками. Перш за все це висока концентрація і щільність у період міграцій і на зимівках (качки, лиски) і збіг міграційного шляху птахів з епідемічно загрозливими територіями (рис. 87, 88).

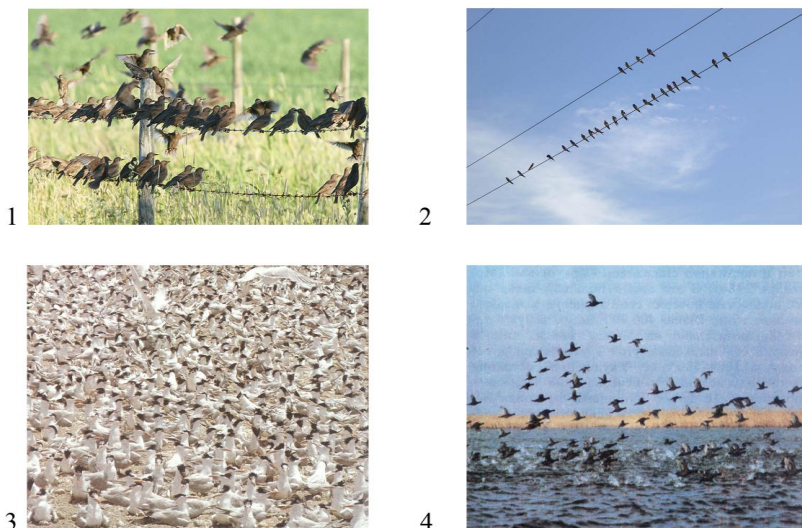


Рис. 87. Скупчення птахів у період міграції – найпростіший шлях до взаємозараження і розповсюдження збудників хвороб:

- 1 – скупчення міграційних шпаків (*Sturnus vulgaris*); 2 – скупчення ластівки сільської (*Hirundo rustica*); 3 – мартини (*Laridae*) і крячки (*Sternidae*); 4 – лисухи (*Fulica atra*)

Також колоніальні гніздування, що забезпечують тісний контакт між птахами (чаплі, баклани, кайри, мартини, крачки, ластівка берегова, граки); добування їстівних об'єктів у приземному ярусі – лісі, насиченому кровососами-членистоногими (дрозди, шпаки, одуди); регулярне відвідування місць масового виплоду кровососів (чаплі, лиски, вороніві, шпаки, дрозди та ін.); регулярне відвідування нір, гніздуван-

ня в норах, населених кровососами – членистоногими і ссавцями (сиворакші, бджолоїдки, рибалочки, кам'янки).

Території колоній граків, чапель, мартинів у весняно-літній період є вогнищами виявлених хвороб, відкіля збудники поширюються на периферію птахами, які літають за здобиччю, на водопій тощо. Після вильоту пташенят контакти між особинами з різних гнізд посилюються.

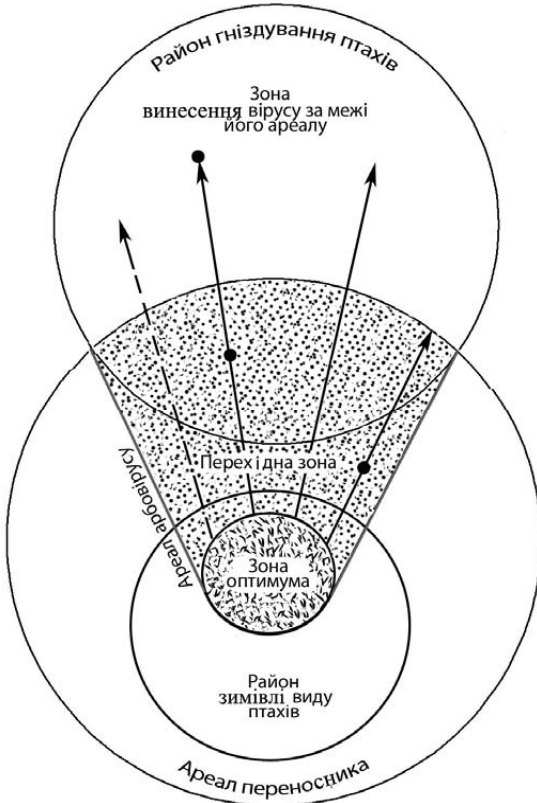


Рис. 88. Схема винесення вірусу мігруючими птахами за межі його ареалу (за Воїновим, 1979)

Мігруючі і кочівні зграї птахів є джерелом розповсюдження збудників хвороб. Вони, з одного боку поширюють збудника на шляхах кочівель і міграцій, а з іншого – «хапають» інфекції, до яких вони

сприйнятливі. Тому у колоніях чи зграях трапляється «набір» хвороб, поширення яких може здійснюватися без участі членистоногих – кровососів, що спрощує передачу збудника і виникнення ефемерного вогнища (Павловський, 1948) у новому місці. Вірогідно, цим і пояснюється доволі широке розповсюдження по земній кулі багатьох інфекцій (грипу, пропасниць, орнітозів, лептоспірозів, сальмонельозів та ін.), на відміну від багатьох типових трансмісивних зоонозних інфекцій.

На зимівлях і на місцях масового гніздування птахів у тропічних і субтропічних регіонах у жаркому і вологому кліматі за тісної скупченості утворюються ідеальні умови для розмноження та існування стійких і тривалих вогнищ. На перехрестях міграційних шляхів (рис. 89), які пов'язують різні континенти з азіатським і африканським регіонами, виявлена більшість екологічно пов'язаних із птахами вірусів.

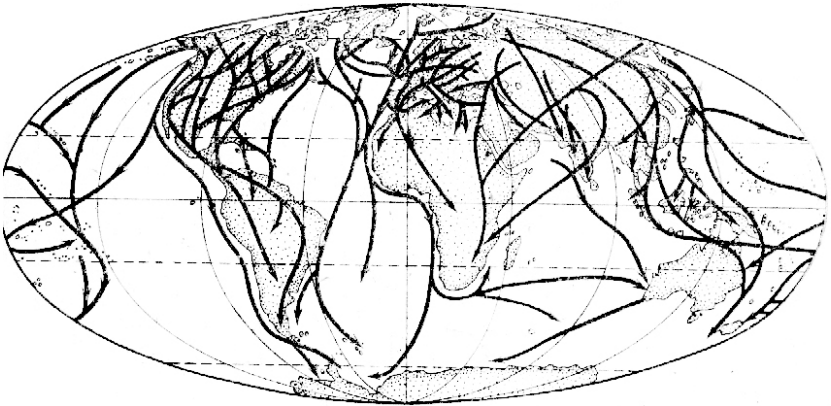


Рис. 89. Головні напрямки міграції птахів – магістралі розповсюдження різних збудників хвороб (за Fischer, Peterson, 1964)

Великі можливості для зберігання і передачі вірусної інфекції птахами дає урбанізований ландшафт, населений багатьма птахами-синантропами (голуби, горобці, шпаки, галки, сільська та міська ластівки і багато інших).

Роль птахів як носіїв і природних резервуарів збудників хвороб різноманітна. Будучи резервуаром збудників інфекції у природі, зберігаючи її у гострій, хронічній і латентній формах, птахи при міграції-

ях транспортують інфекцію та безпосередніх переносників (членистоногих) збудників хвороб по всій планеті.

Клас Ссавці (Mammalia)

Безліч вірусних, бактеріальних і протозойних зоонозів вражають ссавців. Специфічна риса природних вогнищ хвороб – наявність постійної циркуляції збудників у популяціях диких тварин (рис. 90).

Ссавцям властиві близько 300 хвороб. Серед них хвороби, пов'язані з вірусами (сказ, лімфоцитарні хориоменінгіти, жовта пропасниця, кліщовий енцефаліт, геморагічні пропасниці); рикетсіями (Ку-пропасниця, цуцугамуші, везикульозний рикетсіоз, пацюкові і кліщові висипнотифозні пропасниці); бактеріями (чума, псевдотуберкульоз, туляремія, бруцельоз, лістеріоз, еризипелоїд, сибірська виразка, лептоспіроз, кліщовий спірохетоз) і протозойними збудниками (африканський трипаносомоз, хвороба Чагаса, шкірні і вісцеральні лейшманіози (табл. 10)). Для більшості хвороб коло видів ссавців, які втягуються в епізоотії, досить велике. Наприклад, для лептоспірозу відома природна зараженість понад 110 видів, для Ку-пропасниці – понад 100 видів з 8 рядів (Кучерук, 1977). У той же час для більшості збудників хвороб число головних хазяїв-ссавців, які в конкретних умовах забезпечують неперервність їх циркуляції, для кожної інфекції порівняно невелике.

У середньоазіатських природних вогнищах чуми найбільше заражених, в основному, серед піщанок (84,9 %), а у Закавказькому нагір'ї – 98 % інфікованих було у звичайної нориці. У пустелях Середньої Азії і Казахстану серед заражених шкірним лейшманіозом ссавців 94 % склали великі піщанки. У Бельгії, Франції та Німеччині серед заражених вірусом сказу ссавців 92 % склали лисиці.

Серед усіх ссавців найбільше значення як носіїв збудників різних хвороб мають гризуни (96,7 % від усіх хвороб). Це найрізноманітніший у видовому відношенні ряд, до складу якого входить понад 42 % від усієї кількості видів ссавців і, до того ж, найширше розповсюджений. У більшості екосистем гризуни належать до домінуючих ссавців. Переважна більшість із них утворюють специфічні сховища – нори, гнізда, які в той же час служать головним місцеперебуванням різноманітних членистоногих, у тому числі і кровососів. Це і зумовлює найтісніший контакт із носіями інфекцій – кліщами, блохами, москітами, комарами – і роль гризунів як носіїв і природних резервуарів збудників хвороб.

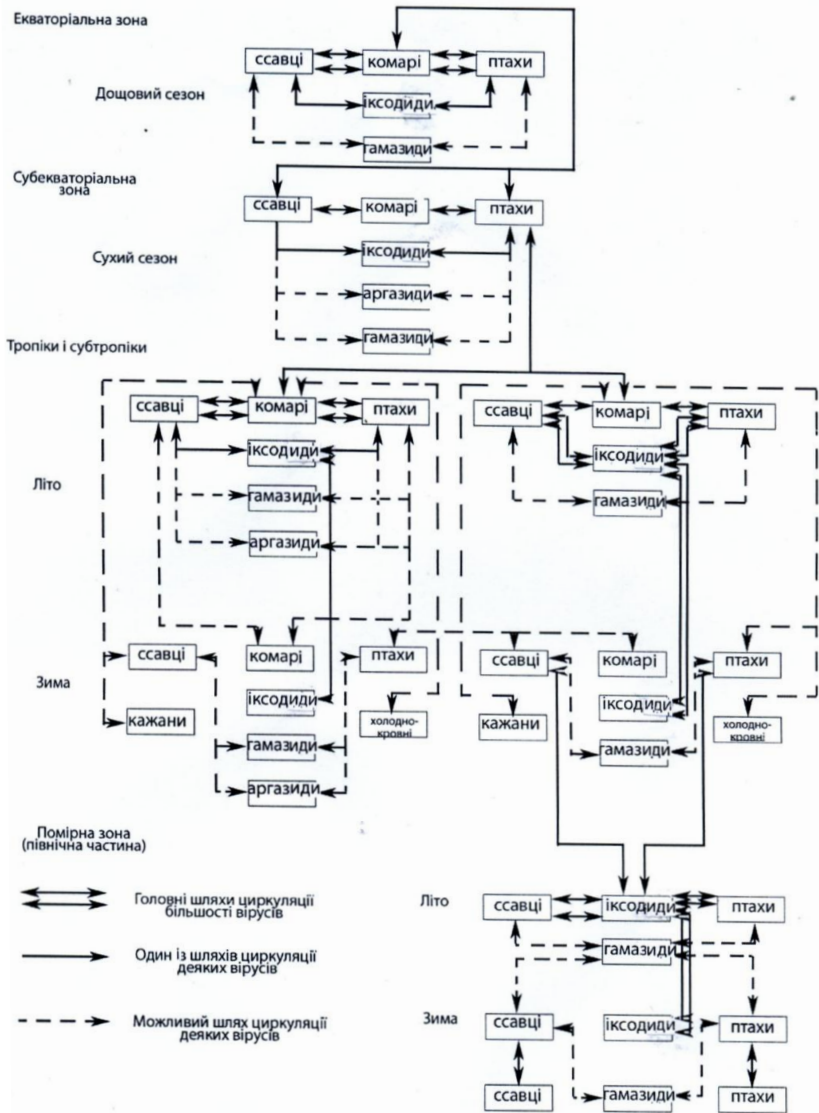


Рис. 90. Схематичне зображення циркуляції арбовірусів у різних кліматичних зонах (за Львовим, Лебедєвим, 1974)

На другому місці серед носіїв інфекцій перебувають хижі ссавці (до 60 % усіх збудників хвороб), але лише для інфекцій сказу, лептоспірозу і вісцерального лейшманіозу; ці тварини є головними хазяями. Самі хижі відносно стійкі до більшості хвороб і втягуються в циркуляцію як носії.

На третьому місці як хазяї різних збудників – ратичні і комахоїдні.

Ратичні, як і гризуни, є споживачами рослинних кормів, де здебільшого містяться в розсіяному стані збудники хвороб, здатні утворювати значні скупчення.

Комахоїдні в більшості мешкають у підстилковому наземному горизонті, де в найбільшій кількості концентруються різні спори і бацили. Важливе місце у циркуляції збудників хвороб займають зайцеподібні (43 %). Решта ссавців беруть участь у циркуляції до 10 – 30 % збудників хвороб.

Серед усіх ссавців викликають значний інтерес кажани. Вони, як і птахи, здатні здійснювати масштабні міграції і брати активну участь у розповсюдженні збудників захворювання у трансконтинентальному відношенні. Тим більше, що вони є носіями збудників таких хвороб як лептоспіроз, кліщовий спірохетоз, Ку-пропасниця, сказ, кліщовий енцефаліт, хвороба Чагаса.

Не зафіксовані лише як хазяї збудників хвороб однопрохідні, кагуани, панголіни, трубказубі і сирени – тобто ті, які мають дуже обмежене видове різноманіття (0,02 – 0,15 %) і досить обмежений ареал.

У ссавців, як і у птахів, належність до розповсюджувачів збудників хвороб їх носіїв і природних резервуарів зумовлена екологічними особливостями – типом живлення (особливо трав'яїдних, де часто серед трав'янистої рослинності розсіяні збудники хвороб: хижі – які споживають у їжу заражених тварин), місцеперебуванням у місцях масового знаходження кровососів, скупченістю і, деякою мірою, міграціями (див. рис. 90).

Отже, циркуляція збудників захворювання відбувається за обов'язкової участі різних груп тварин, де основну роль виконують різні кровососи (двокрилі, кліщі), ссавці, птахи і, менше, земноводні і плазуни. Лише їх спільне місцеперебування, трофічні і топичні зв'язки, скупченість, міграції є головним чинником як в утворенні природних вогнищ збудників захворювання, так і в їх розповсюдженні.

Таблиця 10
Значення представників різних рядів ссавців як носіїв збудників загрозливих хвороб (за даними В. В. Ку-черука, 1977)

Хвороби	Ряди ссавців і кількість видів у ряді																			
	Однопрохідні	Сумчасті	Кормахлідні	Кагуани	Кажани	Примати	Неповнозубі	Панголіни	Зайці	Тризубі	Китоподібні	Хижі	Ластоногі	Трускозубі	Хоботні	Дамани	Сирени	Копитні	Ратичні	
Чума	6	242	406	2	875	166	31	8	63	1687	84	253	31	1	2	11	5	16	131	
Псевдотуберкульоз		+	+			+			+	+		+	+			+		+	+	+
Туляремія		+	+						+	+		+						+	+	+
Бруцельоз			+						+	+		+						+	+	+
Лістеріоз			+						+	+		+						+	+	+
Еризипеллоїд			+						+	+	+	+	+					+	+	+
Сибірська виразка			+			+			+	+	+	+	+	+	+			+	+	+
Лептоспіроз		+	+			+						+	+		+			+	+	+
Кліщовий спирохетоз			+		+					+		+								
Пащоковий висипний тиф																				
Шлямиста пропасниця										+										
Кліщовий рикетсіоз										+										+
Вістяновидний рикетсіоз										+										

10. ПАРАЗИТАРНА ТА ЕПІДЕМІЧНА ФУНКЦІЯ ТВАРИН

Продовження табл. 10

Хвороби	Ряди ссавців і кількість видів у ряді																								
	Однопрохідні	Сумчасті	Комахоліди	Катугани	Кажани	Примати	Неповнозубі	Панголіни	Зайці	Тризуни	Китоподібні	Хижі	Ластоногі	Трубкозубі	Хоботні	Дамани	Сирені	Копитні	Ратичні						
	6	242	406	2	875	166	31	8	63	1687	84	253	31	1	2	11	5	16	131	+					
Цудугамуші																									
Ку-пропасниця																									
Сказ																									
Лімфоцитарний хориоменінгіт																									
Геморагічна пропасниця																									
Колорадська пропасниця																									
Кримська геморагічна пропасниця																									
Південноамериканська геморагічна пропасниця																									
Омська геморагічна пропасниця																									
Кліщовий енцефаліт																									

Закінчення табл. 10

Хвороби	Ряди ссавців і кількість видів у ряді																		
	Однопрохідні	Сумчасті	Комахоїдні	Катугани	Кажани	Примати	Неповнозубі	Ланголіни	Зайці	Тризуни	Китоподібні	Хижі	Ластоногі	Трубкозубі	Хоботні	Дамани	Сирени	Копитні	Ратичні
0	0	8	15	0	20,0	23,3	10,0	0	43,3	96,7	3,3	18	3	0	3,3	10,0	0	30,0	50,0
6	242	406	2	875	166	31	8	63	1687	84	253	31	1	2	11	5	16	131	
Кісанурська лісова хвороба					+				+										
Жовта пропасниця					+				+										
Шкірний лейшманіоз Старого Світу			+						+	+	+				+				
Шкірний лейшманіоз Нового Світу		+			+				+	+	+								
Вісцеральний лейшманіоз																			
Хвороба Чагаса		+			+			+											
Сонна хвороба																			
Всього	0	8	15	0	6	7	3	0	13	29	1	18	3	0	3,3	10,0	0	30,0	50,0
Те саме, у %	0	26,7	50,0	0	20,0	23,3	10,0	0	43,3	96,7	3,3	60,0	10,0	0	3,3	10,0	0	30,0	50,0

10.4. Роль паразитів у створенні екологічної рівноваги в екосистемах

Об'єктивний підхід до оцінки ролі паразитизму знайти важко. Майже всі люди відчувають природну огиду до паразитів усіх рівнів, чи то протозойні і бактеріальні збудники, чи стьожкові черви (глисти). Раніше люди були налаштовані таким же чином і до всіх хижих тварин. До того ж, звинувачувальний вирок хижаку виносився навмання, без з'ясування, чи дійсно він шкодить інтересам людини. Як з'ясувалося згодом, хижі тварини відіграють важливу роль у встановленні рівноваги в екосистемах. Паразити і хижаки використовують різну стратегію для експлуатації своїх хазяїв чи жертв. Хижак, як правило, знищує свою жертву. Цим дуже часто здійснюється оздоровлення популяції жертви. Паразит і хазяїн паразита у процесі спільної еволюції приходять у нормальних обставинах до деякої рівноваги. Пристосування паразита понижує його вірулентність, а пристосування хазяїна (імунітет, стійкість) знижує загрозу паразита для його здоров'я. Рівновага, яка досягається між паразитом і хазяїном, часто порушується, коли паразит випадково попадає до нового хазяїна (часто таким хазяїном опиняється людина і домашні тварини) і викликає спустошувальну епідемію, або пандемію. Саме такі випадки і сформували у людському суспільстві негативне ставлення до самих паразитів і збудників хвороб.

Значення паразитів і збудників у виникненні різних захворювань є великою проблемою медичної паразитології. В той же час ці проблеми і необхідність їх вирішення свідчать про масштабну планетарну роль паразитів у цілому у всій біосфері. Але завдяки паразитам і збудникам хвороб у звичайних умовах багато тваринних організмів (в тому числі, з точки зору людини, і дуже шкідливих) не одержують умов для реалізації репродукційної можливості до утворення гіперчисельності, яка веде до спустошення системи. Така потенційна репродукційна можливість, особливо у комах і дрібних ссавців, дуже висока. Якщо будуть відсутні абіотичні і біотичні чинники, які здійснюють своєрідний контроль над розвитком чисельності популяцій, багато видів спроможні утворити чисельність в астрономічних масштабах. Так, потомство пари домашньої мухи за рік здатне досягти 5 трлн. екземплярів (полічіть кількість мух, які щорічно оточують нас, і помножьте на вказану величину). Метелик бавовняної совки на півдні країни дає 3 – 4 генерації на рік, кожен раз приблизно до 1 тис. яєць, а до кінця

сезону розмноження – близько 125 млрд. гусені. Потомство бавовняної попелиці (Новиков, 1979) за рік дорівнювало б приблизно 25×10^{26} особин. Потомство однієї пари птахів, які відкладають 5 – 7 яєць на рік (горобцеві), за 15 років досягло б 10 млн., а потомство однієї польової норичі лише за рік – 0,5 – 1 млн. особин.

Однак фактично такого безмежного росту популяцій не відбувається, оскільки маса особин, у першу чергу молодняк, гине від різних абіотичних і біотичних чинників. Наприклад, тільки серед нащадків метелика, білан капустяний (не рахуючи яєць), 59,17 % гусені гине від різних збудників хвороб, 34,38 – від паразитів, 4,25 – від комахоїдних птахів; на стадії лялечки від хвороб і паразитів гине 2,84 %. На вказаних двох стадіях відхід складає 99,68 % і до імаго доживають лише 0,32 %, що теж перебувають під тиском різних екологічних стримувачів (Новиков, 1979). До перелічених чинників приєднується відхід на різних етапах розвитку і від інших несприятливих умов і різних причин. Таким чином, потомство, яке доживає до розмноження, складає декілька сотих чи тисячних від потенційної плодючості. Це дає змогу давати відносно високий врожай автотрофів або стабілізувати чисельність різних функціональних груп тварин. У різні роки і різні періоди величини відходу від різних чинників можуть коливатись у різних масштабах, але підсумковою величиною, як правило, якщо не порушуються нормальні екологічні умови, завжди буде екологічна рівновага. У створенні екологічної рівноваги значну роль відіграють паразити, переносники паразитів і збудників і самі збудники, які розповсюджуються самостійно контактним шляхом.

Негативний вплив паразитів на хазяїна не обмежується тим, що вони віднімають якусь частину поживних речовин. Метаболіти, які виділяються ендопаразитами в організм хазяїна, можуть виявитися для нього шкідливими. Експерименти з вагітними пацюками, інвазованими паразитичними нематодами, показали, що під дією метаболітів цих гельмінтів відбувається резорбція ембріонів. Тобто ендопаразити негативно впливають на плодючість гризуна і тим самим понижують його чисельність. Багато паразитів спричиняють масову кастрацію своїх хазяїв і, таким чином, помітно зменшують популяційну плодючість хазяїна. Наприклад, улофізема із мішкогрудих ракоподібних, яка паразитує у морських їжаків, безпосередньо порушує їхні статеві залози (див. розділ 10.3).

У природі існує своєрідний «принцип раптового посилення пагогенності» (Одум, 1986), який можна сформулювати таким чином:

1) раптова або швидка поява організму, який володіє потенційно високою швидкістю росту популяції, в екосистемі, де механізми регуляції чисельності для нового виду відсутні; 2) різкими або сильними змінами навколишнього середовища, які призводять до зменшення енергії, необхідної для регуляції за принципом зворотного зв'язку. В інших випадках паразитичні або патогенні організми, які володіють більш високим біотичним потенціалом, ніж хижі тварини, більш специфічні, що пов'язано з їх будовою, обміном і вибором хазяїв і життєвими циклами зі своєрідністю їх місцеперебування і проблемою розповсюдження від одного хазяїна до іншого.

Екто- і ендопаразити не тільки впливають безпосередньо на своїх хазяїв, а й одночасно можуть відігравати помітну роль в існуванні і динаміці цілих популяцій і навіть біогеоценозів, оскільки виявляються негативним чинником флуктуації чисельності. Наприклад, кокцидії і гельмінти можуть викликати масову пандемію зайця сірого, яка охоплює значну частину його ареалу. Паразитарні інвазії – одна з важливих причин зниження чисельності зайця білого майже на всьому просторі його ареалу (Наумов, 1960). Вони викликаються сисунами *Fasciola* і *Dicrocoelium*, плоскими червами і гельмінтами. На стан чисельності лисиці може впливати інвазійність коростяними кліщами. Викликана ними епізоотія у недавні роки помітно знижувала чисельність цього хижака у десятки разів (рис. 91). Зниження щільності популяцій хазяїв під впливом паразитів можна спостерігати і в експериментальних умовах. Так, на рисунку 92 чітко видно вплив паразитів-найпростіших на ріст популяцій борошняних хрущаків.

Вивчення шкідників деревно-чагарникових порід – щитівок (*Eulecanium*) показало, що паразити і хижак є головними регуляторами їх чисельності, замінюючи в різних районах один одного. За сприятливих умов вони можуть повністю знищити щитівок.

Найпростіші і гельмінти часто виявляються безпосередніми винуватцями падежу тварин. Головним фактором різкого зниження чисельності сірої куріпки у Шотландії в 50-х роках минулого сторіччя був однохазяйний паразит *Trichostrongylus tenuis*. Птахи заражались при поїданні разом із молодими пагонами трав яєць паразита. У Норвегії головним винуватцем масової загибелі куріпки білої виявилися кокцидії (*Eimeria avium*). Цьому сприяло також масове знищення хижих птахів, які активно відбирали хворих птахів, оздоровлюючи популяції.

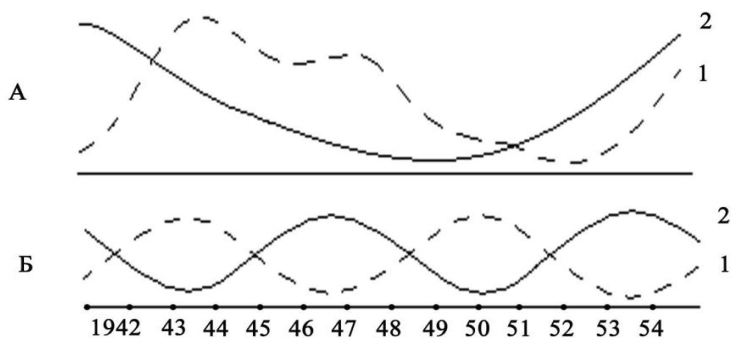


Рис. 91. Вплив рівня епізоотії коростяного кліща (1) на кількість добутих промислом лисниці (2) у лісовій (А) та степовій (Б) зонах Східної Європи (за Дубініним, 1955)

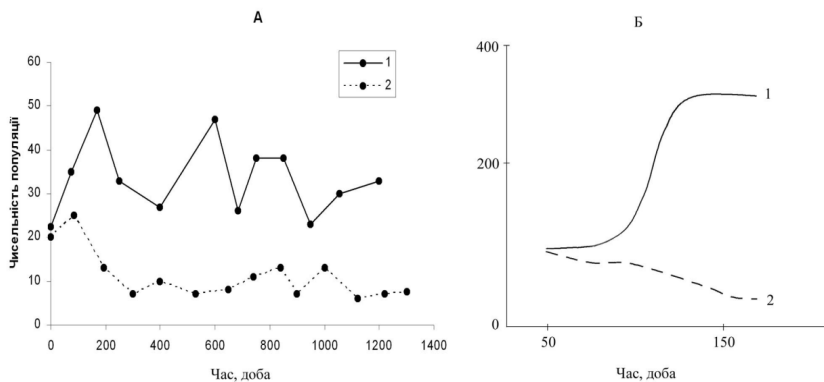


Рис. 92. Регуляція росту популяцій жуків паразитичними найпростішими в експериментальних умовах:

А – малий борошняний хрущак (під *Trilobium*), заражений *Adelina tivoli* (за Park, 1948); Б – борошноїд малий (під *Laetophloeus*), заражений *Mattesia diaspora* (за Finlayson, 1949); 1 – незаражені популяції, 2 – заражені популяції

Негативний вплив паразитів і збудників хвороб на тварин найбільше проявляється в умовах, коли вони або сприятливі для них, або несприятливі для їх хазяїв, а також при порушенні рівноваги в екосистемах під впливом антропогенних чинників.

У нормальних екологічних умовах, де не порушені біотичні зв'язки і сприятливі умови для розвитку тварин-хазяїв, вплив паразита скоріше викликає рівноваження відносин між ними і хазяїном.

Деякі рази в історії рівновага між чумною інфекцією, гризунами і блохами порушувалась так надзвичайно, що чума розповсюджувалася з великою швидкістю і виникала пандемія. Цьому сприяло надмірне зростання популяції пацюків і їх вступ у контакт з людиною. Типова пандемія чуми спочатку поширюється швидко. Але в міру того, як чутливі до збудників люди помирають або набувають імунітет до хвороби, смертність знижується майже також швидко, як і зростала (табл. 11).

Розвиток гомеостазу в системі «паразит – хазяїн» (хазяїн муха *Musca domestica* – паразит – оса *Nasonia vitropennis*) прослідковано в експериментальних умовах (рис. 93). Тварини утримувалися в багатокамерних садках. У популяціях хазяїна і паразита, які були посаджені одразу разом і раніше не співіснували, спостерігалось значне коливання щільності. У популяціях, одержаних із колоній, у яких обидва види співіснували протягом двох років, відмічалася більш стійка рівновага, різкі спади чисельності були відсутні (рис. 93, Б).

Утворення гомеостазу в системі «паразит – хазяїн» можна прослідкувати і на прикладі спроби боротьби з масовим розвитком кролів за допомогою збудників міксоматозу. Еволюційні реакції популяцій створили перепони при спробах регулювати чисельність популяцій кролів в Австралії.

Таблиця 11

Локальні спалахи чуми в Індії (1953 – 1959 рр.) (за Риклефес, 1979)

Рік	Кількість хворих людей	Смертність, %
1953	20 539	70,5
1954	6 670	84,5
1955	705	23,1
1956	331	20,5
1957	44	0
1958	26	0
1959	37	0

У 1859 році в одну із ферм у штаті Вікторія (Австралія) випустили 12 пар кролів. За шість років популяція зросла так швидко, що за один

мисливський виїзд було здобуто близько 20 000 звірків. До 1900 року популяція кролів зростає до декількох сот мільйонів і перетворилася на загрозу для розвитку вівчарства, тому що майже знищувалась кормова база овець. Різні отрути і навіть хижаки не допомагали.

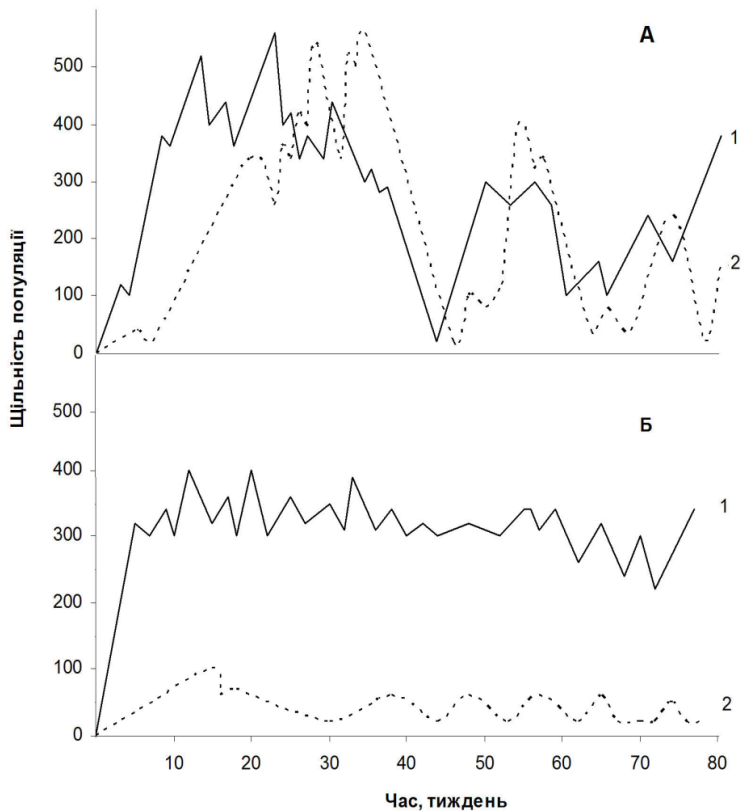


Рис. 93. Розвиток гомеостазу у системі «паразит – хазяїн» (за Одумом, 1986):

Хазяїн – (1) – паразит – (2) за різних умов спільного експериментального утримання. Популяції, поселені в садок уперше разом (А), і популяції, одержані з колонії, де обидва види співіснували разом протягом двох років (Б)

Виникла ідея, що врятувати стан справ зможе один із природних збудників міксоматозу – вірус міксоми, який циркулює у південно-

американських кроликів. У 1950 році цей вірус був інтродукований в один із районів Австралії. До кінця року в штаті Вікторія виникла епідемія міксоматозу, яка швидко розповсюджувалася в інші частини країни. Головним переносником збудника служили комарі. При першій епідемії загинуло 99,8 % кролів. В наступний міксоматозний сезон – 90 %, які залишилися після першої епідемії. В третій сезон смертність склала всього 40 – 60 %. У теперішній час між вірусом і кролем утворилася своєрідна рівновага. У пониженні вірулентності вірусу міксоми для кролика відіграли роль такі чинники: у тих кролів, які пережили перший спалах хвороби, виник імунітет і наступні спалахи їх не зачіпали. Імунні самки передавали імунітет своїм нащадкам. Понижилася вірулентність самого вірусу. Знижена вірулентність вірусу і виникнення імунітету у кролів сприяють збереженню кролів і водночас посилюють розповсюдження ослаблених вірусів комарами. Відбулось взаємне пристосування до рівноважного співіснування, оскільки у вірусу, який швидко вбиває свого хазяїна, мало шансів бути переданим комарами іншим особинам хазяїна.

В умовах України міксоматоз кролів, які вирощуються у звичайних традиційних умовах – клітковому розведенні, де в результаті утримання часто створювалися умови для розвитку збудників хвороб, реєструється значна смертність. Але в тих же умовах, при застосуванні методу акселеративного розведення, коли виробляється природна стійкість кролів до збудників хвороб, відхід майже не спостерігається.

Паразити шкодять особинам хазяїна з інтенсивністю, яка залежить від щільності обох популяцій і часу спільного співіснування. Вражені і невражені особини хазяїна проявляють компенсаторні реакції, які можуть суттєво знижувати поразку їх популяції в цілому. Залежно від умов існування передбачено декілька наслідків взаємодії: мінливий ступінь скорочення щільності популяції хазяїна, мінливий ступінь стійкості і амплітуди коливання чисельності і множинних станів рівноваги (Anderson, 1979; Бигон и др., 1989).

Наведені приклади показують: паразити допомагають підтримувати щільність популяцій своїх хазяїв, але на значно нижчому рівні, так, що ці останні теж не знищують приватні джерела їжі і не порушують особисті місцеперебування в системі. Це сприяє утворенню загальної екологічної рівноваги в системі. Разом із хижаками (зоофагами всіх трофічних рівнів) і фітофагами паразити в не порушених діяльністю людини екосистемах, як правило, виступають як синергічний чинник екологічного гомеостазу.

РОЛЬ ТВАРИН У СТВОРЕННІ ЕКОЛОГІЧНОГО БУФЕРА ПРОТИ ЗАБРУДНЕННЯ ЕКОСИСТЕМ

11.1. Загальні положення

В умовах інтенсифікації різних видів виробництв, особливо промислових і сільськогосподарських, значно посилюються процеси забруднення навколишнього середовища, які призводять до значної трансформації природних систем. Особливо напружені екологічні умови створюються в індустріальних регіонах, де в результаті синергійної дії різних антропогенних чинників і техногенної трансформації екосистем відбувається значне збіднення біорізноманіття як головного чинника екологічного механізму у створенні захисного блоку екосистем. У регіонах, де сконцентровані промислові підприємства і здійснюється інтенсивне сільське господарство в поєднанні зі стихійною (неорганізованою) рекреацією і масованим впливом спільних дій антропогенних чинників (техногенних, антропогенних, рекреаційногенних та ін.), залишаються нетрансформованими, зі збереженням первинного історичного обрису і функцій, лише від 0,1 до 1,0 % території. Решта або модифіковані (річкові системи перетворені на водосховища, ставки; степові – на агроценози), які, як правило, займають від 70 до 85 % території, або перебувають на різних стадіях трансформації (15 – 30 %). В умовах, що звичайно складаються в індустріальних регіонах, регіональне біорізноманіття вже збіднилося до 5 % і 30 – 40 % перебуває у загрозливому стані. Тому поряд із розробкою різних природоохоронних заходів, які забезпечують зменшення тиску антропогенних чинників на екосистеми, необхідно також визначати роль різних біотичних угруповань у створенні екологічного бар'єру проти зазначених чинників, особливо тих, які інтенсивно забруднюють екосистеми. Серед різних біотичних компонентів у створенні екологічного буфера проти забруднення одне з важливих місць належить зооценозу.

Найвищого ступеня різні трансформаційні процеси досягають в едафотопному блоці наземних біогеоценозів і у водних екосистемах, де у кінцевому підсумку фокусуються всі форми антропогенного впливу.

В той же час едафотоп (грунти з їх біотичним угрупованням) є основою структурно-функціональних особливостей екосистем. Більшість трансформаційних процесів починається з деградації ґрунтових процесів, які ведуть до порушення ґрунтоутворення, кругообігу речовин і у цілому біопродуктивності у системі.

Гомеостатичний механізм ґрунтується на множинності біотичних зв'язків, утворених на різних рівнях організації системи зі збереженням зворотного зв'язку між окремими організмами, де особливу роль відіграють консортивні, біогеоценотичні і міжекосистемні. Біорізноманіття якраз і є тим біотичним механізмом, що утворює різноманітність функціональних каналів, по яких відбуваються ці зв'язки.

Уявлення про гомеостаз біогеоценозів ґрунтується навколо двох точок зору на характер зв'язків між компонентами системи. З погляду одних учених – ці зв'язки строго детерміновані і система як ціле володіє високою спроможністю до саморегуляції. З точки зору інших – про саморегуляцію можна говорити лише умовно, а у підтримці стабільності головну роль відіграють зовнішні умови. Безперечно, зовнішні умови мають значний вплив на гомеостаз системи, оскільки часто впливають на рівень розвитку того чи іншого компонента. Але принцип рівноваги історично формується зі становленням системних угруповань з урахуванням їх динамічності, як визначив В. М. Сукачов (1964).

Численні дослідження показали, що, незважаючи на значні зміни біомаси фітофагів – безхребетних і гризунів, у декілька разів (у десятки, а іноді й сотні), а також різних зоофагів, продуктивність автотрофної частини системи коливається лише за роками і після спаду знову відновлюється зі збереженням гомеостатичної стабільності (Данилов, 1978). Стабільність екосистем зберігалася і підтримувалася видами – едифікаторами. Взаємні зв'язки викликали зміни у середовищевірній ролі екосистем, їх перебудову, зміни процесів енергетичного і матеріального обміну. Регуляторні процеси значною мірою визначалися біологічними і популяційними особливостями домінуючих видів на всіх трофічних рівнях. У кожній системі можна виділити невелике число видів або екологічних споріднених функціональних угруповань, які визначають особливості функціонування, енергетичного обміну і кругообігу речовин, що полегшує прогнозування змін при різних джерелах впливів на екосистеми.

Ланцюги живлення, виконуючи функції регуляції, характеризуються ієрархічною, багаторівневою організацією та взаємозамінністю

своїх елементів. Багаторівневий характер організації ланцюгів живлення і метаболізму дозволяє здійснювати процес інтеграції диференційованого потоку речовин та енергії. Процес інтеграції цього потоку реалізується за принципом піраміди чисел. Проте навіть у простих за ієрархією структурах завдяки виникненню міжрівневих зворотних зв'язків виявляється можливість процесу управління (Воїнственський, Межжерін, 1975). Таким чином, як підкреслює М. А. Голубець (1975), механізми управління і регуляції екологічних систем містяться у їх середовищах. Саме з цих основних положень формується буферна спроможність зооценозу у взаємодії з фіто- і мікробіоценозом як екологічного чинника у створенні захисного бар'єру проти забруднення екосистем.

Гомеостатичний механізм екосистем формується на множинностях зв'язків, які утворюються на різних рівнях із додержанням принципу зворотного зв'язку між окремими елементами всередині системи. Ці зв'язки лежать в основі системорегулювання. Оптимізувати ту чи іншу систему або блок можливо тільки шляхом впливу на її (чи його) біотичні зв'язки, відповідальні за управління цією системою. Порушення чи оптимізація зв'язків проявляється при здійсненні середовищотвірної діяльності тварин. Середовищотвірна діяльність тварин зазвичай спрямована на створення відповідних умов для свого особистого існування, але веде також часто до поліпшення умов для багатьох біотичних компонентів і до збереження всієї системи в цілому (Исаков, 1970; Реймерс, 1970). Форма участі тварин у цьому процесі визначається проявом середовищотвірного впливу, де основу складають трофічно-видільна і локомоторна функції.

11.2. Біорізноманіття як функціональна основа стійкості і буферності екосистем

Різноманіття живих організмів завжди було у центрі уваги дослідників. На перших етапах досліджувалися рослинний і тваринний світ в окремих регіонах і континентах. З посиленням впливу людини на природні процеси виник новий напрям – вивчення різних антропогенних впливів на стан різноманіття біоти, тісно пов'язаного з найважливішими завданнями збереження генофонду. Ці два підходи тісно пов'язані між собою і визначають наукові основи охорони природи, відтворення біологічних ресурсів і раціонального природо-

користування. Але визначення біорізноманіття виходить далеко за межі вказаних проблем.

Серед багатьох питань, які розробляються у теперішній час у контексті вчення про біорізноманіття, велике значення мають: визначення ролі біорізноманітності у функціонуванні біосистем на різних рівнях їх організації; встановлення характеру зв'язків і можливих механізмів, які забезпечують екологічну стійкість і буферність екосистем і окремих біокомпонентів у ході їх існування і розвитку; виявлення ролі різноманіття у функціонуванні й еволюції екосистем; оцінка ролі біорізноманіття як складової функціональної похідної у відновленні і екологічній реабілітації екосистем в умовах жорсткого пресингу антропогенних чинників.

Потрібен універсальний підхід до цієї проблеми. В оцінці спроможності гомеостатичного механізму екосистеми часто вживаються терміни «стійкість» і «буферність», які нерідко ототожнюються. У той же час, вони несуть різне розуміння. Сстійкість є мірою зовнішнього впливу щодо відгуку системи, а буферність – мірою внутрішньосистемних сил, які протистоять цьому впливові і компенсують його (Мірошниченко, 2005). Ці визначення свідчать, що функціональна роль тваринних угруповань разом з іншими біотичними елементами є екологічним чинником у створенні буфера проти забруднення екосистем, у результаті чого зростає міра відгуку системи, що характеризує її екологічну стійкість.

Гомеостаз екосистеми підтримується за рахунок різноманіття біоти, яка формується сумою буферності, зумовленої їх функцією. У цьому плані слід вести мову про функціональне різноманіття. Розуміння цього питання ґрунтується на визначенні функціональної ролі всіх біотичних елементів у різних біогеоценотичних процесах.

Концепція стійкості – найважливіша проблема у сучасній екології при визначенні функціонування екосистем. Сстійкість як іманентна властивість біосистем характеризує можливість протистояти дії забруднювальних чинників середовища, тобто властивість залишається у межах інваріанта (Шеляг-Сосонко и др., 1991), використовуючи для цього компенсаторні можливості, які забезпечують гомеостаз. Це означає, що гомеостаз системи є інтегральною компонентою взаємодії стійкості і буферності екосистеми.

Дослідження останніх трьох десятиріч (Уиттекер, 1980; Ємельянов, 1994, 1997; Булахов, 1997; Булахов и др., 2003 та ін.) показали, що стійкість екосистем зростає зі збільшенням їх складності і різно-

манітності. Екологічна стійкість і нормальне функціонування екосистеми базуються на множинності і компліментарності організмів, здатних до взаємозамінності.

Видова і функціональна різноманітність визначає багатоканальність різноманітних консортивних, парцелярних, біогеоценотичних і міжекосистемних зв'язків. Багатоканальність забезпечує високий рівень матеріально-енергетичного обміну і зворотні зв'язки у системі, взаємозамінність біотичних елементів у прояві приватних і загальних функцій.

Однакове антропогенне навантаження у різних за рівнем організації екосистем призводить до різного ступеня збіднення біорізноманіття. Інтенсивне забруднення степових і лісових екосистем (одними і тими інгредієнтами забруднення і в рівних кількостях) в умовах промислового Придніпров'я спричинило катастрофічну деструкцію перших і помірну трансформацію других. У різних типах лісових екосистем вплив промислового забруднення викликає різний ступінь збіднення біорізноманіття. Чим вищий рівень організації лісових екосистем, які відрізняються типом деревостану, полістаціональністю, рівнем продуктивності й іншими структурно-типологічними особливостями, тим більше зберігається видове різноманіття біоти при рівному техногенному тиску.

Екологічна стійкість і буферність системи визначається середовищевірною функцією біоти існуючого біорізноманіття. Різні функціональні прояви біоти, які зумовлюють біогеоценотичні процеси, сприяють збереженню і відновленню біорізноманіття. На прикладі вивчення середовищевірної діяльності ґрунтової фауни і наземних тварин і, особливо, ссавців, про яких зібрано і проаналізовано багато наукового матеріалу, у різних екосистемах показано значне зростання рівня буферності системи. Зростання буферності системи під впливом середовищевірної діяльності тварин зумовлює відновлення біорізноманіття, що сприяє екологічній реабілітації трансформованих систем. Це свідчить, що біорізноманіття, яке відображує рівень організації екосистем, є функціональною основою, здатною протистояти антропогенним чинникам, що узгоджується із загальною теорією Р. Ешбі про регуляторну функцію організмів стану середовища.

Біорізноманіття не лише відображає стан і рівень організації екосистем, а й визначає їх екологічну стійкість і буферність через функцію складових елементів біоти.

11.3. Середовищетвірна функція наземних тварин як екологічний чинник захисного блоку екосистем

Зумовленість впливу. Різна функціональна спрямованість діяльності наземних тварин у створенні захисного блоку екосистем зумовлюється такими зоогенними механізмами (Булахов, 2006; Булахов и др., 2006):

Трофічні механізми. В умовах екологічного стресу перш за все послаблюється автотрофний блок екосистеми. В умовах його послаблення зростає тиск різних фітофагів, здатних викликати подальшу деградацію фітоценозу. У цих умовах посилюється тиск первинних і вторинних зоофагів, які значно зменшують шкідливу дію фітофагів.

Метаболічні механізми. У процесі життєдіяльності тварини виділяють в екосистеми значну кількість екскреторного опадку. За своїми масштабами зоогенний опад викликає як безпосередній, так і опосередкований вплив на різні біогеоценотичні процеси – продуктивність, біологічну активність ґрунтів, мінералізацію, формування біорізноманіття (особливо нижчих рівнів організації), формування фізико-хімічних властивостей ґрунтів.

Локомоційні механізми. Різні комплекси ґрунтових і надземних тварин, здійснюючи значну механічну роботу у формуванні едафотопного блоку, зумовлюють становлення аерогідротермічного і хімічного режимів, які значно оптимізують ґрунтоутвірні процеси, збереження біорізноманіття, підвищення екологічної стійкості базисного блоку екосистем.

Репродукційні механізми. Комплексна дія різних типів середовищетвірної діяльності тваринних угруповань створює умови для репродукційного циклу різних природних елементів. Підвищується рівень природного лісовідновлення у природних і штучних лісових насадженнях, яке у степових і техногенних умовах загальмоване. Відбувається хімічна стратифікація насіння, що підвищує його схожість. Оптимізуються умови для розмноження багатьох зооелементів, забезпечується запліднення багатьох рослинних елементів і зумовлюється біологічна продуктивність екосистем.

Характеристики багатьох наведених зоогенних середовищетвірних чинників розглянуті у попередніх розділах. У цьому розділі основна увага приділяється цим чинникам як екологічним механізмам створення тваринами захисних бар'єрів в екосистемах.

Екологічна стійкість едафотопу зумовлена множинністю абіотичних і біотичних чинників. Загальним проявом екологічної стій-

кості системи, як уже підкреслювалося, є складність біогеоценотичної структури і неоднорідність ґрунтового і рослинного покриву. Саме ці обставини утворюють системи, блоки і підсистеми як самоорганізаційні, саморегульовальні, здатні протистояти жорсткому впливу антропогенних чинників (Лавренко, 1952; Гиляров, 1956, 1973; Кремер, 1970). Цю неоднорідність формує увесь склад структурних компонентів біогеоценозу. Стабілізацію ґрунтових процесів забезпечує множинність видів у всіх функціональних проявах ґрунту, головним із яких є трансформація органічної речовини. Суттєвим моментом множинності є здатність до взаємозамінності видів і груп біоти (Whittaker, Woodwell, 1972; Чернова, 1991). Роль окремих компонентів в утворенні екологічної стійкості показана на прикладі багатьох елементів системи. Досить чітко у цьому напрямі з'ясована роль мікродеструкторів (Звягинцев, 1978; Звягинцев и др., 1992) і зоодеструкторів (Гиляров, 1973; Гельцер і Корганова, 1976; Сметана, 1990; Криволуцкий, 1994). Велику роль також відіграють окремі види і групи тварин, які визначають утворення багатоканальних біотичних зв'язків – від консортивних до міжекосистемних (Булахов, 1976, 1987; Пахомов, 1998).

Середовищетвірну діяльність наземних тварин у загальному процесі гомеостазу при інтенсивному забрудненні ґрунтового покриву слід розглядати як опосередкований фактор. Здійснюючи вплив на головні ланки, які зумовлюють хімічні і біологічні процеси, вони тим самим сприяють утворенню більш стійких, здатних чинити опір техногенному пресингу, зв'язків. Такими головними ланками є особливості хімічного стану системи, які сприяють блокуванню різних забруднювачів. Нині встановлено, що важливу роль у зв'язуванні важких металів, чи руйнуванні складних пестицидів відіграють хімічні процеси, які забезпечуються поліфункціональними властивостями і хелатувальною здатністю гумусових речовин (Franko Uwe, 1986, Hornsly, Rao, 1986; Елпатьевский, Аржанова, 1990; Bollag et al., 1992; Соколова и др., 1996). Внесення органічних речовин інгібує активність важких металів, пов'язуючи їх у складні металоорганічні сполуки, які значно понижують їх доступність для рослин (Andersson A., 1975 – 1976; Евдокимова, Маркова, 1985; Picolo, 1989, Christensen I., Christensen T., 1995).

Особливо значну роль у загальному комплексі органічної речовини відіграє збільшення накопичення гумусу й інтенсифікація гумусоутворення. Гумус пов'язує метали у металоорганічні комплекси, які не можуть надходити у рослини (Hargital, 1990). Навіть збільшення кількості органічних речовин на 5 – 6 % сприяє очищенню ґрунту від

техногенного забруднення. Потрапляння органічних речовин із метаболітами у ґрунт, а також їх утворення при розкладанні водорозчинних сполук підвищують міграційні можливості металів. У подальшому, по мірі більш глибокої трансформації органічних добрив (екскрецій тварин), утворюються з металами важкорозчинні (нерухомі) органомінеральні комплекси (хелати) і починає проявлятися іммобілізувальна дія органічної речовини. Наприклад, у деяких ґрунтах присутність у більш глибоких шарах ґрунту карбонатів ефективно іммобілізує кадмій за рахунок зростання адсорбційної поверхні та буферної стабілізації рН (Dunkan et al., 1995).

Сучасними дослідженнями встановлено, що рН ґрунту прямо корелює з рівнем водорозчиненої фракції тяжких металів. Зростання рН зумовлює перехід металів з існуючої обмінної форми у карбонатну, що понижує їх доступність (Журавлева, 1982; Li et al., 1997; Tsadilas, 1997). Суттєву роль у пониженні ступеня враження ґрунту важкими металами відіграє його спущування і промивання (Савич, Трубицина, 1990). Міграційні процеси металів тісно пов'язані з властивостями рідкої і твердої фаз ґрунту. Велика кількість хімічних змін може відбуватися під час руху води крізь ґрунт, включаючи розчинення – випадання в осад, адсорбцію – десорбцію, деградацію, фільтрацію та інші процеси. Розчинні продукти мікробіальної активності, такі як протеїн, ензими, органічні кислоти, амінокислоти, полісахариди, структурні компоненти клітин, мають здатність хелатувати важкі метали. При цьому знижується їх токсичність, біодоступність і рухомість у ґрунті. Мікроорганізми мають високе співвідношення площі поверхні об'єму, що збільшує можливість їх взаємодії з іонами металів (Huangans, 1998).

Таким чином, на рівень вмісту і рухомості важких металів впливають ті фізико-хімічні параметри, які пов'язані з головними видами середовищотвірної діяльності наземних тварин – ґрунтових і рийних, а також трофометаболічної діяльності всього тваринного угруповання. Саме ця діяльність пов'язана зі змінами фізико-хімічних властивостей ґрунтів, зростанням мікробіологічної і ферментативної активності ґрунтів, збільшенням сумарної кількості вільних амінокислот.

Роль ґрунтової мезофауни. Ґрунтова мезофауна у процесі локомоторної діяльності сприяє зростанню шпаруватості і водопроникнення ґрунтів, що зумовлює ступінь міграції важких металів. Експериментальними роботами методом ізоляції безхребетних показано, що вертикальна міграція нікелю і свинцю у місцях активної дії ґрунтової

мезофауни при забрудненні ним ґрунту в 2 ГДК вже через 5 місяців після забруднення зростає відповідно у 5 і 3 рази, а через 11 місяців – у 2,1 і 2,7 рази. З рисунка 94 ми бачимо, що на ділянках, де ґрунтова мезофауна була ізольована (без наявності тварин), вміст нікелю при забрудненні ґрунту у 2 ГДК в 40 – 50 см шарі через 5 місяців складав 50,4 мг, а на ділянках з активною дією тварин – 240 мг. Через 11 місяців – відповідно 202,8 і 425,5. Відносно свинцю ці співвідношення мали 30,3 і 91,9 мг і 60,2 і 164 мг. Кількість мігруючого нікелю при 5 ГДК у ділянках активної дії тварин зростає в 4,6 рази, свинцю – 2,3 (через 5 місяців) і 2,0 і 2,3 рази (через 11 місяців) (Пахомов, Кунах, 2005).

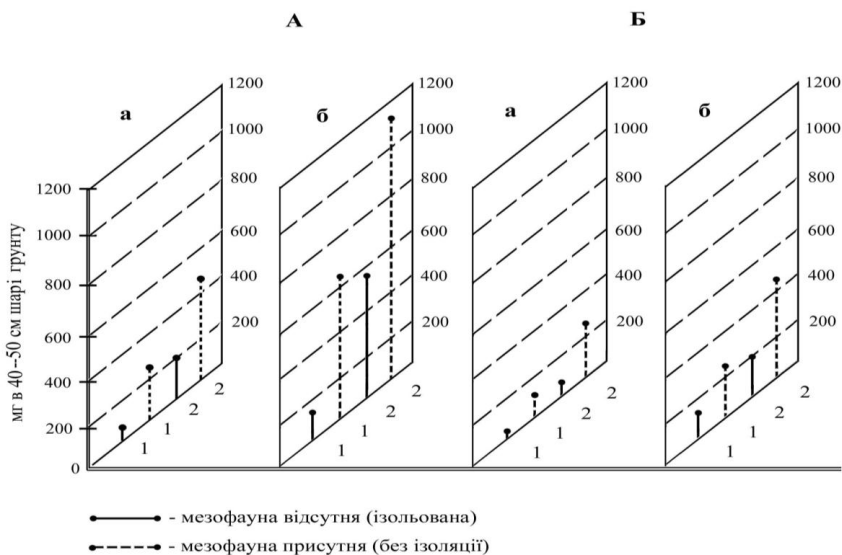


Рис. 94. Вплив діяльності ґрунтової мезофауни на міграцію нікелю (А) і свинцю (Б) при різних рівнях (а – 1 ГДК, б – 5 ГДК, за матеріалами О. Є. Пахомова, О. М. Кунах, 2005) забруднення експериментальних ділянок лугово-лісових ґрунтів у заплаві дуброві степової зони України:

1 – через 5 місяців дії забруднювачів;
2 – через 11 місяців дії забруднювачів

Збагачення ґрунту на органічні і, особливо, гумусові речовини, підвищення показників рН, інтенсифікація розвитку мікродеструкто-

рів (мікробів і найпростіших), зростання ферментативної активності ґрунту є результатом інтегральної середовищотвірної діяльності ґрунтової мезофауни – локомоторної і трофометаболічної. Сумарний вплив цих видів діяльності призводить до певного зниження вмісту забруднювачів важких металів (табл. 12, рис. 95).

Таблиця 12

Вплив середовищотвірної діяльності ґрунтової мезофауни на очищення ґрунту від важких металів в умовах заплавної дібров степової зони України (за матеріалами О. Є. Пахомова, О. М. Кунах, 2005)

Метал	ГДК	Час експозиції, місяці	Вміст металу, мкг/г ґрунту		Ефективність	
			за відсутності ґрунтової мезофауни	за наявності ґрунтової мезофауни	фактична, мкг/г	відносна, Δ %
нікель	2	5	52,3	43,6	8,7	-16,63*
		11	47,0	36,9	10,1	-21,49
	5	5	117,4	95,5	21,1	-17,97
		11	103,2	78,4	24,8	-24,03
свинець	2	5	69,3	66,5	2,8	-4,04
		11	67,7	63,0	4,7	-6,94
	5	5	161,8	154,8	7,0	-4,32
		11	157,5	145,7	11,8	-7,49

Примітка * – зменшення вмісту металу.

У різних шарах ґрунту залежно від ступеня міграцій металу, який постійно переміщується з верхніх шарів у нижні, а також залежно від ефективності дії ґрунтових тварин щодо інтенсифікації утворення органічних речовин, розвитку мікрофлори, змін показників рН тощо, вплив тварин на їх очищення, як правило, буває неоднозначним (рис. 95).

При забрудненні ґрунту нікелем у 2 ГДК під дією ґрунтової мезофауни протягом 5 місяців вміст його значно зменшується (на 34,1 % в верхньому шарі 0 – 10 см і на 20,2 % в шарі ґрунту 10 – 20 см). З поглибленням ґрунтового горизонту (від 30 см) за рахунок більш інтенсивної міграції нікелю, ефективність дії тварин дещо понижується, але зберігається тенденція до очищення ґрунту. Після 11 місяців ефективність діяльності зростає. Вміст нікелю у всіх шарах ґрунту знижується на 17 – 24 %.

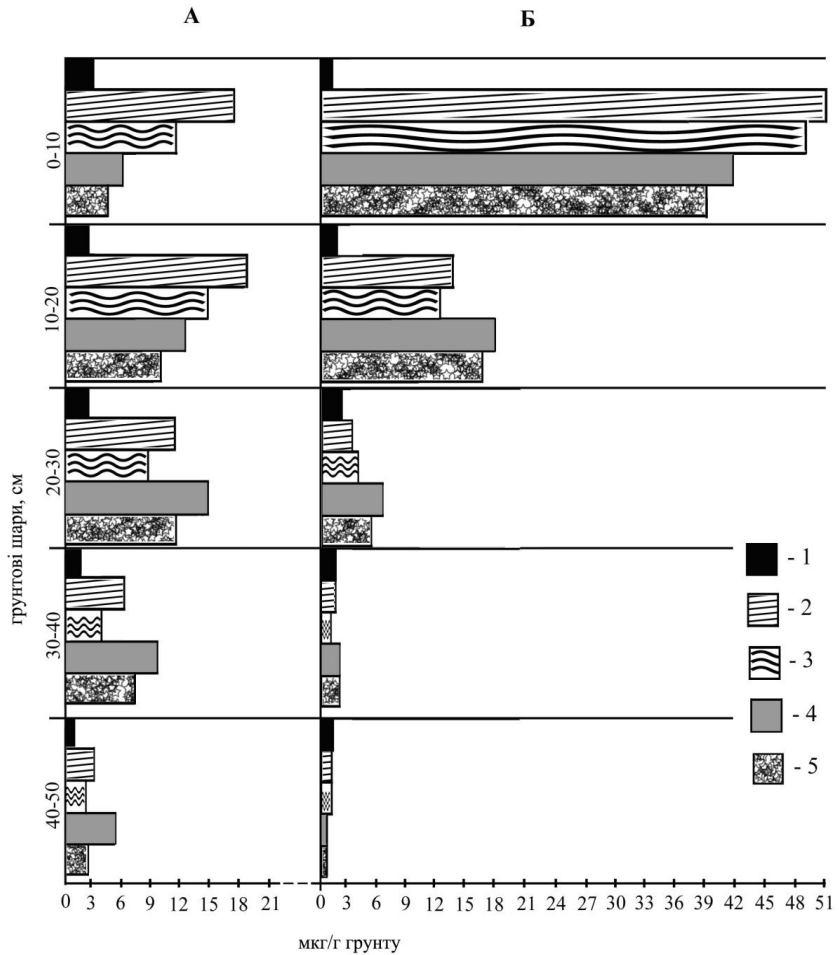


Рис. 95. Вплив ґрунтової мезофауни на вміст нікелю (А) і свинцю (Б) в шарах ґрунту на експериментальних ділянках заплавної діброви степової зони України при забрудненні металами 2 ГДК (за матеріалами О. Є. Пахомова, О. М. Кунах, 2005):

1 – контроль (без унесення металів), 2 – вміст металів через 5 місяців на ізольованих ділянках з унесенням металів (без ґрунтової мезофауни), 3 – те ж саме без ізоляції (за участі ґрунтової мезофауни), 4 – вміст металів через 11 місяців на ізольованих ділянках, 5 – те ж – за участі ґрунтової мезофауни

Щодо впливу п'ятимісячної дії ґрунтової мезофауни на вміст свинцю (рис. 95) при тому ж рівні забруднення у загальних рисах зберігається описана тенденція.

При зростанні ступеня забруднення ґрунту нікелем і свинцем (до 5 ГДК) зберігається схожа закономірність, що свідчить про спрямованість участі ґрунтової мезофауни в процесі самоочищення ґрунтів незалежно від рівня їх забруднення.

Наведені приклади свідчать про певне зростання швидкості очищення ґрунту від забруднювачів у результаті середовищевірної діяльності ґрунтової мезофауни, яка виступає як важлива складова у загальному процесі самоочищення ґрунтів.

Роль земноводних і плазунів. Специфіка рийної діяльності земноводних (головним чином часничниці звичайної – *Pelobates fuscus*) полягає у створенні вертикальної шпаруватості при перекладному переміщенні ґрунту. Перекладання ґрунту зазвичай відбувається двічі на добу у прямому і зворотному напрямках, що сприяє перемішуванню ґрунту і активізації фізико-хімічних процесів. Перш за все порії земноводних зумовлюють значне зростання інтенсивності водопроникнення (в 1,6 – 2,2 рази) і, відповідно, міграцій різних забруднювачів у більш глибинні горизонти ґрунту (залежно від погодних умов від 0,3 до 2 м). Інтенсивність міграцій важких металів у місцях поріїв земноводних порівняно з непорушеними ділянками ґрунту зростає в 1,4 – 1,7 рази.

Метаболічний опад (головним чином – екскреторний), на відміну від багатьох хребетних тварин, в основному залишається в місцях поріїв у ґрунті, а не на його поверхні. Тому процес їх розкладу і звільнення органо-мінеральних речовин більш прискорений. Рийна і трофометаболічна діяльність земноводних виступає як інтегральний чинник, вплив якого сприяє значному збільшенню органічних речовин, зростанню показників рН ґрунту, активізації мікробіальної і ферментативної активності, які іммобілізують метали (Губанова, 2003, 2004, 2005). Експериментальні дослідження на Присамарському стаціонарі (Дніпропетровська обл.) засвідчили значну роль земноводних у створенні захисного блоку, спрямованого на знешкодження техногенного забруднення. На місцях поріїв земноводних при різному рівні забруднення ґрунтів важкими металами активність їх блокується головним чином переведенням їх рухомих форм у нерухомі – хелати. До 45 – 70 % важких металів вступає у складні металоорганічні сполуки, які значно менш доступні для рослин.

Експериментально показано, що у місцях надходження метаболітів земноводних кількість рухомих форм металів зменшується на 18,1 – 37,6 %, під метаболітами плазунів – на 8,8 – 18,6 %. Плазуни у зв'язку з нечисленністю і невеликою рийною активністю значно поступаються земноводним.

Роль ссавців. Серед численних елементів системи, які помітно впливають на створення гомеостатичного механізму у системах, перебувають ссавці. Вони у структурі зооценозу представлені в найбільшій кількості активними землеріями, значним видовим різноманіттям і широким розповсюдженням. Тому у створенні захисного блоку системи вони відіграють важливу роль.

Середовищетвірна діяльність ссавців у загальному процесі гомеостазу при інтенсивному забрудненні довкілля і, особливо, базисного блоку екосистем – ґрунту розглядається як опосередкований чинник. Впливаючи на головні ланки, які зумовлюють фізико-хімічні і біологічні процеси, ссавці сприяють утворенню більш стійких екологічних систем, здатних чинити опір техногенному пресингу.

Вплив рийної діяльності ссавців на інгібування важких металів. Одним із пріоритетних чинників в індустріальних регіонах, що викликають значну трансформацію систем, є техногенне забруднення важкими металами, серед яких особливе місце посідає кадмій. У нейтралізації негативного впливу важких металів одна з помітних ролей належить рийним ссавцям, які багато представлені у різних зоогеографічних зонах.

У численних дослідженнях визначення ролі біотичних чинників у ремідації трансформованих екосистем як пріоритетний забруднювач використовується вже згаданий кадмій, який усереднює всі негативні властивості в дії на біотичні компоненти. Визначення впливу ссавців на нейтралізацію кадмію в основному відображає загальні закономірності їх відповідної дії відносно інших забруднювачів – важких металів.

Ссавці серед різних тварин є найбільш масовими й активними ґрунторіями. Особливо важливу роль відіграє так звана пронизуюче норіння, при якому утворюється рясна норна мережа, що зумовлює значне збільшення водопроникнення і дренаж у глибокі горизонти ґрунтів. Разом із цим формуються важливі умови для міграції металів. В умовах, де ґрунти зволожені, ступінь міграції кадмію невисокий, порівняно з непорушеними ґрунтами він зростає всього у 1,2 – 1,4 раза. В плакорних місцеперебуваннях і аридних екосистемах під дією

ховрахів, піщанок та інших активних землеріїв інтенсивність міграції різних металів зростає в 1,7 – 1,9 раза.

У пориях ссавців, де утворюються більш активні процеси біодеструкції і пов'язане з ними зростання інтенсифікації гумусоутворення і ферментативної активності ґрунтів, збільшення показників рН і кількості мікроорганізмів та інших фізико-хімічних показників, які зумовлюють хелатизацію важких металів, і відбувається нейтралізація важких металів. Це можна простежити на прикладі рийної діяльності мишоподібних гризунів (рис. 96).

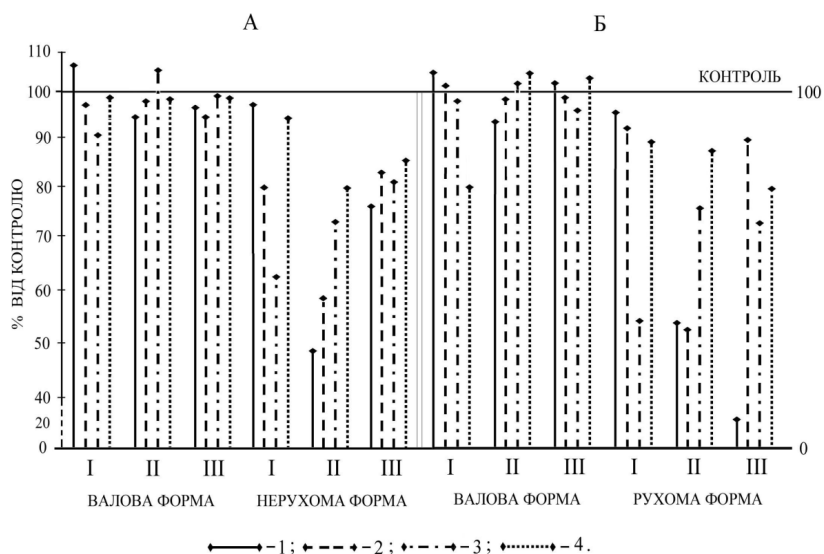


Рис. 96. Вплив часу дії рийної (А) і екскреторної (Б) діяльності мишоподібних гризунів на вміст різних форм кадмію в різних за рівнем забруднення ґрунтах:

1 – через 2 місяці, 2 – через 8 місяців, 3 – через 14 місяців, 4 – через 20 місяців експозиції $Cd(NO_3)_2$

Понад півторарічні експериментальні дослідження рийної діяльності мишоподібних гризунів показали, що вплив ссавців на вміст кадмію у ґрунт не рівнозначний. Їх «працьовитість» майже не впливає на кількісні показники вмісту валової форми кадмію, які можуть знижуватися у межах лише на 1,5 – 2,8 % (рис. 96 А). У результаті хела-

тизації кадмію значна його кількість переводиться в нерухомих форм (рис. 96, А). Порівняно з контрольними (непорушеними ділянками ґрунту), в експериментальних ділянках з різним рівнем забруднення кількість нерухомих форм збільшується на 28,7 – 34,6 %. Причому рівень забруднення не відіграє значної ролі.

Різниця між найнижчим рівнем забруднення (10 мг/м²) і найвищим (500 мг/м²) складає всього 2 – 3 %. Отже, ефективність впливу рийної діяльності на блокування важких металів може проявлятися при різних рівнях забруднення.

Загальною закономірністю у нейтралізації кадмію рийною діяльністю ссавців є поступове зниження ефективності впливу з часом існування пориїв. Максимальний час дії рийної діяльності продовжується до 20 місяців.

Майже у всіх випадках у місцях пориїв вміст зв'язаного кадмію до його валового вмісту становить 70 – 80 % при контролі 40 – 60 %. Збільшення частки нерухомих форм кадмію у місцях «роботи» гризунів є свідченням участі ссавців у створенні антипресингової блоку проти техногенного забруднення систем.

Вплив трофометаболітів ссавців на інгібування кадмію у ґрунті. Вище було показано, які різні чинники зумовлюють нейтралізацію важких металів у забруднених ґрунтах. Також раніше була наведена характеристика трофометаболічної ролі ссавців у формуванні фізико-хімічних особливостей ґрунту (розділ 8.3). Саме тому трофометаболічна діяльність ссавців є тим чинником, який значною мірою сприяє створенню захисного блоку в умовах техногенезу. Порівняно з рийною діяльністю ссавців ефективність їх впливу на блокування важких металів – у переведенні їх із рухомих форм у нерухомі – дещо вища. Вплив екскреції мишоподібних гризунів на кількість валової форми кадмію менш ефективний. У зв'язку з тим, що екскреції здатні концентрувати в собі метали, їх загальна кількість на перших етапах навіть дещо збільшується – на 0,5 – 5,6 % (рис. 96, Б). Зростання валової форми кадмію спостерігається в початковий період дії екскрецій до їх розкладання. З часом це зростання нівелюється. Рухомі форми кадмію, навпаки, порівняно з контролем, значно зменшуються за рахунок переведення їх у нерухомі (рис. 97).

Вплив рийної і трофометаболічної діяльності ссавців на інгібування важких металів має майже однакову тенденцію.

Спрямованість і схожість різних видів середовищетвірної діяльності тварин є тим екологічним чинником, який збалансовано включа-

ється у загальні механізми системи, що забезпечують її протистояння значному техногенному забрудненню.

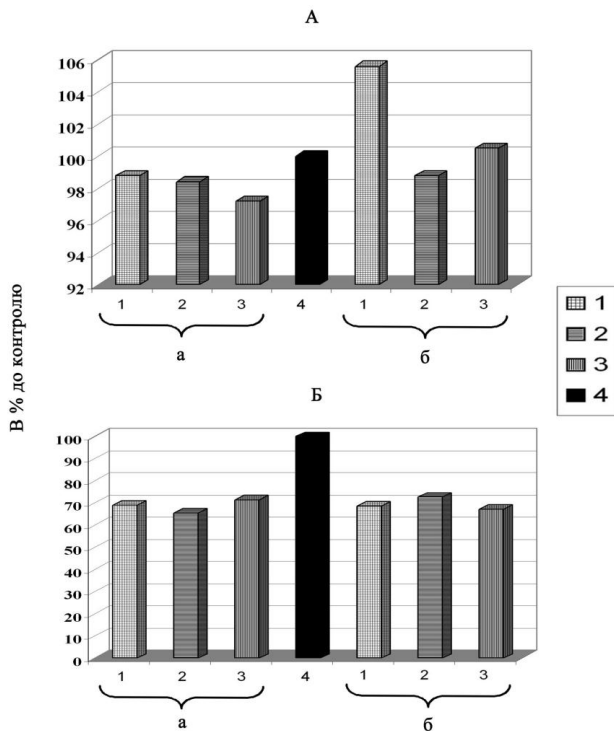


Рис. 97. Інтегральний вплив рийної (а) і екскреторної (б) діяльності мишоподібних гризунів на вміст валової (А) і рухомої (Б) форм кадмію у ґрунтах запланованої діброви степової зони України при різних рівнях забруднення за весь період (18 місяців):

1 – варіант перший – внесення на поверхню ґрунту 10 мг/м² розчину Cd (NO₃)₂; 2 – варіант другий – 100 мг/м²; 3 – варіант третій – 500 мг/м²; 4 – контроль

Були розглянуті лише окремі приклади середовищотвірної діяльності тварин – ґрунтової мезофауни, рийних форм земноводних, ссавців, якими не обмежується діяльність усього угруповання зооценозу екосистем. З урахуванням дії всього комплексу та її спрямованості масштаби впливу тварин можуть реально зростати на декілька поряд-

ків. Таким чином, тваринні організми є дійовим складовим функціональним елементом серед різних біотичних і абіотичних чинників, які зумовлюють процеси самоочищення ґрунтів.

Роль ссавців у відновленні ґрунтоутворювачів. Активними ґрунтоутворювачами у складних біогеоценотичних процесах, які відповідають за біотичний кругообіг і формування органічної речовини у ґрунті, виступають мікродеструктори з різноманітним складом мікробів і грибів і зоодеструктори – фауністичні угруповання ґрунтового блоку екосистем. Саме вони складають початкову ланку у біологічній деструкції і початку біологічного кругообігу речовин, є найактивнішими біотичними виробниками гумусу, біотичними агентами біологічної активності ґрунтів, реакції середовища (рН), постачальниками клітинних залишків і накопичення сумарної кількості амінокислот. Тобто вони забезпечують основні умови для подальшого утворення механізму нейтралізації різних типів забруднювачів.

Роль мікродеструкторів у процесі очищення ґрунтів від забруднення є доведеним фактом. Д. Г. Звягінцев зі своїми учнями (1987, 1992 та ін.) показав роль мікроорганізмів у процесі самоочищення ґрунтів. Особливо важливу роль мікроорганізми відіграють в іммобілізації важких металів (Marcus Granato, 1995; Velea et al., 1995). У зв'язку із зазначеним для розуміння участі ссавців у загальному біотичному механізмі захисного блоку систем необхідним є встановлення їх ролі, насамперед, у сприянні розвитку мікродеструкторів. Наукові дослідження на Присамарському біосферному стаціонарі показали значну роль різних видів середовищевірної діяльності тварин у підтримці розвитку мікроорганізмів у природних і трансформованих екосистемах. Завдяки розпушуванню ссавцями ґрунту, їх участі у формуванні аерогідротермічного режиму і хімічних властивостей ґрунтів зростає чисельність мікрофлори в місцях пориїв у 1,3 – 3,3 раза. Трофометаболічний опад, будучи каталізатором розвитку мікрофлори, збільшує загальне кількісне значення мікробів у 2,1, актиноміцетів – у 2,3, пліснявих грибів – у 1,6 раза. Ці особливості участі ссавців у формуванні мікрофлори позначаються і на їх відновленні у забруднених важкими металами екосистемах. Це підтверджується експериментальними дослідженнями, проведеними екологами Дніпропетровського університету, якими показано, що при забрудненні ґрунту кадмієм (середні показники) загальна кількість мікрофлори зменшується на 36 – 38 %. У той же час за наявності екскрецій ссавців у таких же місцях забруднення загальна кількість мі-

крофлори у різні періоди експозиції забруднювача (кадмій) і екскрецій зменшується лише до 9,1 – 16,9 % (табл. 13).

Таблиця 13

Вплив середовищетвірної діяльності ссавців на відновлення біодеструкторів в умовах забруднення ґрунту кадмієм у заплавних дібровах степової зони України

Біодеструктори		Експозиція, місяць	$\frac{E-1}{K}$ (y %)	Ефективність дії ссавців, Δ %				Відновлення до контролю, %	
				$\frac{E-2}{K}$	$\frac{E-3}{K}$	$\frac{E-2}{E-1}$	$\frac{E-3}{E-1}$	E-2	E-3
Мікрободеструктори		1	-35,8	-9,1	1,7	41,8	58,7	90,9	101,7
		3	-37,6	-16,9	-28,2	33,2	15,1	83,1	71,8
Зоодеструктори	чисельність	1	-52,4	-23,3	-35,3	61,1	35,4	76,7	64,7
		3	-28,3	-10,6	-19,1	25,7	13,5	89,4	80,9
	біомаса	1	-31,0	-14,5	-25,1	20,0	8,5	85,5	74,9
		3	-32,2	-14*,1	-25,0	32,7	15,9	85,9	75,0

Примітка: (K – контроль (незабруднений ґрунт); E-1 – експериментально забруднені ділянки ґрунту кадмієм без впливу ссавців, E-2 – експериментально забруднені ділянки ґрунту з впливом екскрецій лося, E-3 – порії мишоподібних гризунів у забруднених ділянках).

У місяцях пориїв гризунів кількість мікродеструкторів на перших етапах впливу навіть дещо збільшується (на 1,7 %). Порівняно із забрудненими ділянками (K) у місяцях впливу ссавців (E-2 і E-3) чисельність мікрофлори зростає відповідно на 33,2 – 41,8 і 15,1 – 58,7 %. Відновлення мікродеструкторів у забруднених ділянках ґрунту під впливом

вом рийної діяльності ссавців складає на 71,8 – 101,7 %, екскреторної діяльності – на 83,1 – 90,9 %. Інтегрований вплив середовищетвірної діяльності ссавців значно вищий.

Подібний вплив середовищетвірної діяльності ссавців спостерігається і на відновленні іншої важливої частини біодеструкторів – зоодеструкторів, до яких відносять найпростіших, різних мікроартропод і сапрофагів. Різні угруповання зоодеструкторів, поряд з участю їх у ґрунотвірних процесах, виконують важливу санітарну роль. Накопичуючи важкі метали своїм організмом шляхом біохімічного метаболізму, вони як органічні речовини нейтралізують багато інгредієнтів забруднення. Ґрунтові найпростіші виконують функцію подібно до мікродеструкторів. Вони одночасно регулюють чисельність бактерій і, вступаючи у складні метаболічні функції і трофічні зв'язки, понижують рівень забрудненості ґрунтів (Гельцер и др., 1985). Значна роль в очищенні ґрунтів від забруднення належить і мікроартроподам (Гиляров, 1978; Nakamura, 1987). Дослідженнями встановлено, що за участі сапрофагів мезофауни відбувається зменшення концентрації свинцю, кадмію і цинку в ґрунті і рослинах (Marco Zupan et al., 1995). Впливаючи позитивно на чисельність зоодеструкторів, ссавці опосередковано зумовлюють і процеси самоочищення ґрунтів. У попередніх розділах була показана роль середовищетвірної діяльності ссавців у формуванні зоорізноманіття ґрунтової фауни у природних системах. Ця особливість діяльності ссавців простежується і на відновленні ґрунтових угруповань у забруднених ґрунтах.

Забруднення ґрунтів важкими металами негативно впливає на кількісний склад і біомасу ґрунтових тварин. Кількісний склад мезофауни – сапрофагів під впливом навіть середнього рівня забруднення ґрунту кадмієм зменшується залежно від часу дії забруднення на 28,3 – 52,4 %, біомаса – на 31,1 – 32,0 % (див. табл. 13). А під впливом рийної діяльності ссавців у таких же ділянках забруднення, але за участі рийної діяльності ссавців, темпи зниження ґрунтових тварин значно скорочуються. У забруднених ділянках ґрунту під впливом «роботи» ссавців ступінь зменшення кількісного складу мезофауни – сапрофагів знижується на 19,1 – 35,3 %, біомаси – на 25,0, що порівняно із забрудненими ділянками без впливу ссавців показує збільшення показників відповідно на 13,5 – 35,4 і 8,5 – 15,9 %. Більш ефективна дія проявляється при надходженні у забруднені ділянки трофометаболітів ссавців. Відновлення зоодеструкторів (ґрунтової мезофауни-сапрофагів) на забруднених кадмієм ділянках відносно ви-

хідних позицій (контроль) сягає високого рівня. Кількісний склад тварин відновлюється на місцях поривів на 64,7 – 80,9 %, біомаса – на 75, під дією трофометаболітів – відповідно на 85,5 – 85,9 %. Відновлюючи біоструктурний блок системи, ссавці не лише підвищують рівень біотичного самоочищення ґрунтів від техногенного забруднення, а і відновлюють різноманіття біоти як частини зооценозу. Функція цієї складової сприятиме загальному процесу поліпшення довкілля.

11.4. Середовищевірна функція водних тварин як екологічний чинник захисного блоку біогідроценозів і процесів самоочищення

Вода належить до числа найважливіших екологічних чинників і як елемент у складі кліматопу входить до всіх живих організмів і всіх без винятку екосистем, а для біогідроценозів є основою існування як середовище. Незважаючи на те, що водні середовища займають понад 71 % площі земної кулі, вода стає дефіцитом, особливо прісна. Об'єм гідрофлори складає приблизно $1,5 \times 10^9$ км³, однак до 94 % обсягу припадає на Світовий океан і лише 0,5 % – на озера, річки, ґрунтову вологу, водяні пари атмосфери. Решта – на підземні води та льодовики. Отже, прісні водойми становлять мізерну частину, на яку лягає головний тягар антропогенного тиску, зумовленого надзвичайно високим рівнем споживання води для різних потреб людини. Споживання води супроводжується постійним забрудненням водойм стічними водами різних промислових підприємств із різними викидами, які вимірюються мільярдами тонн. Крім того, внаслідок інтенсивної хімізації сільського господарства величезна маса інтоксикантів і гербіцидів із поверхневими водами потрапляє у водойми. Тому вже з середини ХХ сторіччя перед людським суспільством виникла найгостріша проблема – проблема чистої води.

З позицій функціональної зоології вирішення проблем охорони і оздоровлення водних екосистем полягає як у розробці методів біологічного очищення води, так і у сприянні процесу самоочищення природних водних систем за рахунок середовищевірної діяльності тваринних організмів. Виходячи з визначення академіка С. С. Шварца, що вода є необхідною ланкою біосфери, існування якої залежить від трьох функцій води: біологічної продуктивності, підтримки оптимуму середовища і біологічного очищення, водним тваринним організ-

мам належить значна роль. У найбільш загальному вигляді критерій чистої води витікає з умов функціонування біосфери на всіх рівнях її організації, тобто і з умов підтримки життєдіяльності угруповань тваринних організмів.

Головні шляхи вирішення проблеми чистої води пов'язані з технологічними і біологічними аспектами. Перший аспект пов'язаний із розробкою нових технологій виробництв, головним чином з переведенням промислових підприємств на замкнутий цикл водообігу з мінімальним відходами. Другий – біологічний, пов'язаний з пошуками і використанням живих об'єктів, функціональна діяльність яких сприяє очищенню води. Сучасний екологічний стан водних систем вимагає рішучих дій для їх оздоровлення, що можливе на основі пізнання і використання ролі організмів (у тому числі і зоогідробіонтів), спроможних протистояти інтенсивному забрудненню водних екосистем.

Роль безхребетних у біологічному очищенні водних систем

Самоочищення – складне, багатопланове явище, в якому виділяють декілька процесів, більшою частиною одночасних.

1. Розподіл речовин. Процес включає розчинення, осадження, емульгування, концентрацію речовин на поверхневій плівці.

2. Використання речовин організмами. Цей процес складає основу біологічного самоочищення.

3. Абіогенне окислення.

4. Перетворення речовин – стадія утворення нових сполук із проміжних продуктів розкладу. У реакціях синтезу, конденсації і полімеризації беруть участь ферменти й активні хімічні частки. Майже у всіх процесах беруть участь водні організми, серед яких багато зоокомпонентів.

Біологічне самоочищення являє собою головну ланку процесу і розглядається як один із проявів біотичного кругообігу у водній мі. Г. Г. Вінберг біологічний механізм самоочищення називав утилізацією і трансформацією речовин і енергії, яку запасують водні організми всіх трофічних рівнів.

Включення організмів усіх рівнів водної екосистеми в процес детоксикації і деструкції сполук, які надходять зі стічними водами, відбувається у такій послідовності:

- використання речовин стічних вод гетеротрофними бактеріями;
- ріст і розмноження зоопланктону і зообентосу за рахунок бактерій, завислої і розчиненої органічної речовини.

Бактерії підготовляють умови для розвитку інших організмів водного біогеоценозу. Бактерії, найпростіші і водорості масово розмножуються при достатній кількості органічної речовини у воді. Масовий розвиток найпростіших із бактеріями сприяє очищенню води від надмірної кількості органічної речовини.

Навіть багатоклітинні тварини здатні утворювати значну біомасу в досить токсичному органічному середовищі. М. М. Камшилов показав, що якщо у резервуар із водою і дном, укритим мулом із наявністю водоростей і бактерій, внести фенол – один із поширених органічних забруднювачів води, то це спричинить збільшення чисельності різних форм зоопланктону, від ротаторій до ракоподібних.

Роль зоопланктону у мінералізації органічних речовин безперечна. Найбільшу участь у цьому процесі беруть гіллястовусі, веслоногі рачки та коловертки. Зоопланктоном при високій щільності споживається 70 – 80 % від загальної кількості БСК. При масовому розвитку коловерток і гіллястовусих рачків деструкція органічної речовини, визначена за БСК, може дорівнювати 100 – 200 мг/О₂/л за добу. Максимальна деструкційна діяльність спостерігається в червні та серпні, коли вказаними гідробіонтами мінералізується від 0,5 до 2,5 г/л органічної речовини за добу (Думич, 2005).

Послідовність окремих стадій внутрішньоводних процесів, які викликають масовий розвиток гідробіонтів при постійному надходженні забруднених стічних вод, зміні сапробності і очищенні води, показана схемою:



Вказані характерні особливості зоопланктону в системі механізмів самоочищення водних систем використовують при біологічному очищенні стічних вод в очисних спорудах на ставках після аеротенка. На ставках доочищення або в зарегульованих лагунах, відшнурованих ділянках водойм, процес розкладу органічних сполук продовжується за участі організмів водного біоценозу – мікроорганізмів, найпростіших і зоопланктону, особливо коловерток. Різноманітність організмів водного біоценозу сприяє залученню надлишкової кількості органічних і мінеральних речовин у кругообіг водойми. Тут проявляється властивість біоценозу, яку, за виразом М. М. Камшилова, називають буферністю живої системи, тобто спроможністю біоценозу протистояти забрудненню. Бактерії руйнують речовини в стічних водах, безкольорові джгутиконосоці, коловертки, олігохети поїдають бактерій, прискорюючи кругообіг елементів у системі. Крім найпростіших і зоопланктону, активну участь у процесі беруть черви – олігохети. Ф. Д. Мордухай-Болтовської показав, що на початку забруднення збільшується кількість зоопланктону (копепод), потім у дію вступають олігохети і молюски.

Вплив стічних вод на фауну і флору водойм, як правило, поширюється значно далі місць постійного забруднення. О. М. Кошова назвала ділянку безпосереднього забруднення «прямою стійкою забруднення». Навколо неї утворюється «зона підвищеної здатності до самоочищення», де спостерігається значна чисельність бактерій і велика біомаса водних тварин.

У процесі самоочищення водойм у верхів'ях Каховського водосховища, куди надходить багато стічних вод органічного забруднення, головну роль відіграють групи бентосу: молюски, ракоподібні, п'явки, олігохети і хірономіди (Домбровський, 2005).

Вказана роль водних безхребетних зумовлюється такими важливими функціональними проявами:

1. Високим рівнем біологічної фільтрації. Велику роль у фільтрації води проявляють багато різних систематичних угруповань водних тварин – від губок до ракоподібних (рис. 98). Так, за добу одна вапняна губка профільтрує в морі до 22,5 л води. Колонія кремнегорових губок за добу «прокачує» 1 575 л. У прісних водоймах одна бодяга профільтрує до 3 л води. Давно помічено, що коли в річках, що протікають біля індустріальних центрів, є бодяги, вода завжди прозора і чиста. Подібну роль виконують і моховатки. Черви-поліхети в морях, а масові концентрації червів-олігохет у прісних водоймах очищають воду від механічної суспензії і забруднювачів.

Найактивнішими біофільтраторами виступають молюски і ракоподібні. Серед молюсків у цьому відношенні особливо виділяються двостулкові. Г. П. Кондратьєв (1970) установив, що на місцях поселення в ряді водойм двостулкові молюски очищають воду від забруднювальної суспензії на 92 – 100 %. У морських умовах одна устриця профільтрує за годину 5 л води, морський гребінець – 1 л. Мідії на 1 м² за добу профільтрують 280 л.

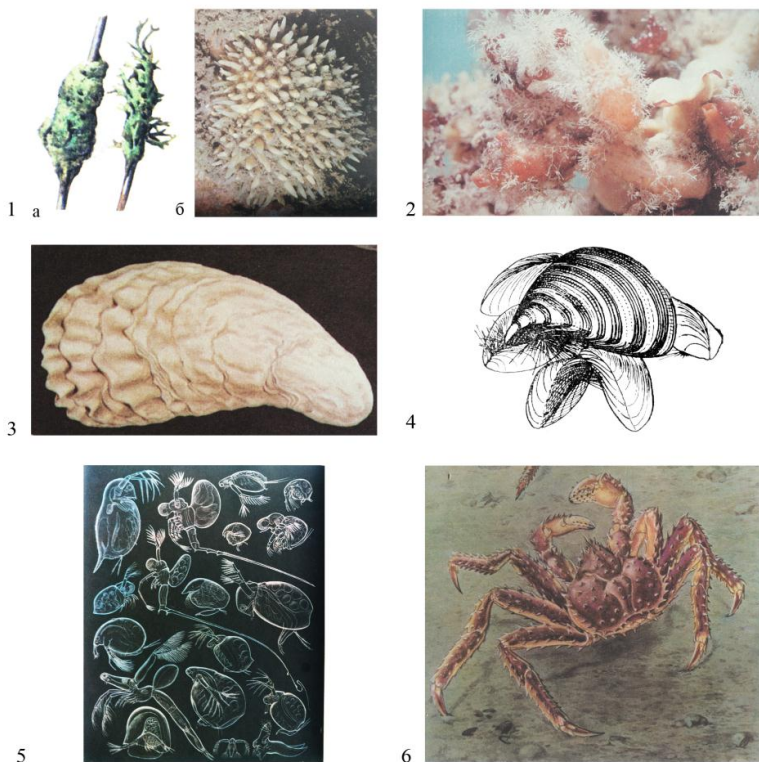


Рис. 98. Головні представники гідробіонтів-біофільтраторів, які очищують забруднені водойми:

1 – губки: а – бодяга (*Spongilla* sp.), б – кремнерогова губка (*Polymastia mammillaris*);
 2 – моховатки (*Bryozoa*); 3 – мідія (*Mytilus edulis*); 4 – дрейссена річкова (*Dreissena polymorpha*); 5 – зоопланктон (гіллястоусі рачки – *Cladocera*); 6 – камчатський краб (*Paralithodes camtschatica*) – один із активних утворювачів «крабового фільтра»

Для морських молюсків характерна більш висока швидкість фільтрації порівняно з прісноводними. Дрейсени фільтрують у середньому 85,5 мл/год на 1 г живої ваги, в той час як морські молюски *Arctica islandica* (L.) – 180, а *Pecten irradiance* Lam. – 1 250 мл/год. (Климов, 1981). В Учинському водосховищі лише з травня по жовтень дрейсени профільтровують об'єм води, що дорівнює двом обсягам водосховища (Львова-Качанова, 1971). Популяція дрейсени на різних ділянках каналу «Дніпро – Кривий Ріг» на площі 1 м² за добу здатна профільтрувати воду від 38 до 4 317 л води (Кафтанникова, Шевцова, 1972). В оз. Миколаївському (Польща) всі двостулкові молюски з відфільтрованої ними води осаджують 164,5 т сухої речовини сестону, з якої понад 97 % належить дрейсенам (Stanczykowska, 1976). Широко розповсюджені у прибережній зоні Чорного моря біофільтратори-мідії відіграють важливу роль у процесах самоочищення морського середовища від бактеріального забруднення. На прикладі прибережної зони Одеської затоки було показано, що зазначені молюски акумулюють бактерії у своїх тканинах та використовують у їжу. Бактерії, які виводяться з орагінзму мідій із метаболітами та потрапляють у мул, у подальшому засвоюються поліхетами (Тульчинська, Губанов, 1975).

Надзвичайну біофільтрацію виконують різні ракоподібні, де особливе місце належить різним веслоногим і рачкам. Один маленький рачок здатен профільтрувати 40 – 70 мл/добу, а 20 особин – 1 л. Якщо врахувати, що вони складають основу зоопланктону, то їм належить основна роль як біофільтрів у пелагіалі водойми.

2. Значно впливає на очищення водойм живлення водних тварин. Багато тварин із зоопланктону і зообентосу, споживаючи мертвих тварин і детрит, який розкладається, виконують роль санітарів. Серед зоопланктону таку роль виконують веслоногі рачки і коловертки (рис. 99).

Як уже вказувалось, олігохети здатні утворювати надзвичайно високі концентрації кількісного складу. У місцях забруднення часто їх налічується до 100 тис. екз./м². Будучи ґрунтоїдами, вони пропускають через кишечник велику масу мулистих відкладів, яка перевищує масу їх тіла. При цьому відбувається мінералізація пропущеного ґрунту. Добре переносячи забруднення водойм такими токсикантами як нафтопродукти й інсектициди, ці організми значною мірою їх знешкоджують. Дослідженнями доведено, що існує прямий зв'язок між біомасою олігохет і вмістом нафтопродуктів у донних відкладах.



Рис. 99. Гідробіонти-санітари:

1 – коловертки (*Rotatoria*); 2 – кільчасті черви (*Annelida*): олігохети (*Oligochaeta*); 3 – молюски (*Mollusca*: *Gastropoda*: *Planorbidae*), катушка рогова (*Planorbarius corneus*); 4 – веслоногі ракоподібні (*Serepoda*); 5 – різноногі або бокоплави (*Amphipoda*); 6 – личинки комарів-дзюрчалок (*Diptera*: *Chironomidae*)

На знешкодження важких металів та інсектицидів значний вплив здійснює багатий на органічне середовище вміст кишкового тракту олі-

гохет, який, як і у випадку з наземними тваринами, переводиться у складні хелатові сполуки. Дослідженнями доведено, що як активні біологічні реагенти вони інтенсивно використовуються в очисних спорудах.

3. В останні роки встановлено ефект так званого «крабового фільтра води». Новий спосіб очищення води від органічних домішок розробили вчені з Далекосхідного інституту хімії РАН за допомогою розчиненого хітозину, який є природним полімером, похідним хітинових покривів ракоподібних. Хітин, навіть у твердому вигляді, поглинає зі стічних вод важкі метали і високомолекулярні речовини. Накопичення решток хітину у морських водоймах можуть на окремих ділянках очистити воду від забруднення (до 40 – 70 %).

4. Певним засобом нейтралізації і виведення важких металів із кругообігу є здатність їх накопичення (особливо кадмію, міді, свинцю) раковинними молюсками. З усієї кількості накопиченого організмом молюсків металу до 60 % відмічається в їхніх раковинах (Serafinski et al., 1978).

5. Деякі водні організми відіграють важливу роль у дезактивації водних систем, яку тільки почали інтенсивно досліджувати. Встановлено, що голкошкірі володіють здатністю вбирати із води радіоактивні речовини, які накопичуються в порожнині їхнього тіла і виключаються з навколишнього середовища. Крім того, маючи велике значення у загальній економіці моря, голкошкірі є біотичними елементами, які беруть активну участь у підтримці певного сольового складу морської води. Споживаючи в процесі живлення велику кількість солей, особливо карбонату кальцію, вони будують свій скелет.

Роль хребетних тварин у біологічному очищенні водних систем

Серед хребетних мало зустрічається тварин, які безпосередньо або опосередковано брали б участь у створенні механізму протидії техногенному чи агрогенному забрудненню водних систем. Лише земноводні та деякі риби є винятками.

Роль рослиноїдних риб. У споруджених водосховищах, у які із самого початку їх формування потрапила надмірна маса джерел органічного забруднення – рештки наземних автотрофів, особливо деревної рослинності в поєднанні з органо-мінеральними забруднювачами зі стічних вод, – не створився збалансований хімічний режим. Унаслідок цього розбалансування виникло так зване масове «цвітіння» синьо-зелених водоростей, які негативно впливають на процеси формування гідробіологічного режиму. Надзвичайно велика їх маса, як правило, не знайшла в необхідній кількості своїх споживачів. У ре-

зультаті почалася розбалансованість у кількісному вмісті кисню. У денні часи він надмірний, в нічні – недостатній, у межах виклику так званої «задухи» – недостатньої кількості кисню для дихання гідробіонтів. Крім того, в результаті масового відмирання водоростей у водну систему надходить велика кількість токсикантів (особливо фенолів і ціанідів), які становлять загрозу як для здоров'я людини, так і для гідробіонтів. Це становище ще більше погіршується надходженням у водойми добрив, які викликають органічне забруднення, надмірний розвиток згаданого фітопланктону і заростання водойм вищою водною рослинністю. В умовах, які створилися, необхідно було знайти активні біологічні елементи, спроможні своєю дією значно зменшити розвиток цієї альгофлори. Звичайні методи хімічного впливу, спрямованого на її інгібування, тут непридатні, оскільки загрожують життю багатьох організмів і подальшому використанню води як питної.

Пошуки біологічних елементів дали можливість використовувати рослиноїдних риб – білого і пістрявого товстолобиків (*Hypophthalmichthys molitrix*, *Aristichthys nobilis*) і білого амура (*Stenopharyngodon idella*) із родини коропових, ряду коропоподібних (Cyprinidae, Cypriniformes). Перші два види є планктонофагами, третій – фітофагом, який використовує у їжу вищу водну рослинність (рис. 100).

Роль земноводних в інгібуванні важких металів. Вивчаючи вплив різних забруднювачів від промислових підприємств, зоологи Дніпропетровського університету встановили цікаве явище. Вода в експериментальних акваріумах, забруднена стоками металургійних підприємств, при поміщенні в неї личинок озерної жаби (*Rana ridibunda*) із родини Ranidae, ряду безвостих (Anura) (рис. 101) через деякий час стала прозорою та чистою (за результатами хімічного аналізу).

Проведені в подальшому дослідження показали, що безпосередньо в промислових стоках личинки значно понижують вміст кадмію вже через годину, свинцю – через 6 годин, заліза, марганцю і міді – через добу, а цинку – через 7 діб. Вміст заліза понижується більше ніж у 67, цинку – в 48, кадмію і марганцю – в 7, міді – в 3 і свинцю – у 2 рази (Мисюра, Булахов и др., 1998). Важкі метали в промислових стоках у результаті седментації адсорбуються шкірними виділеннями личинок із наступним переходом в осад, де вступають у складні органічні сполуки, що і викликає їх нейтралізацію. Подібну функцію очищення забруднених водойм виконують личинки лопатонога (*Scaphiopus couchi*) із родини часникових жаб (Anura: Pelobatidae).

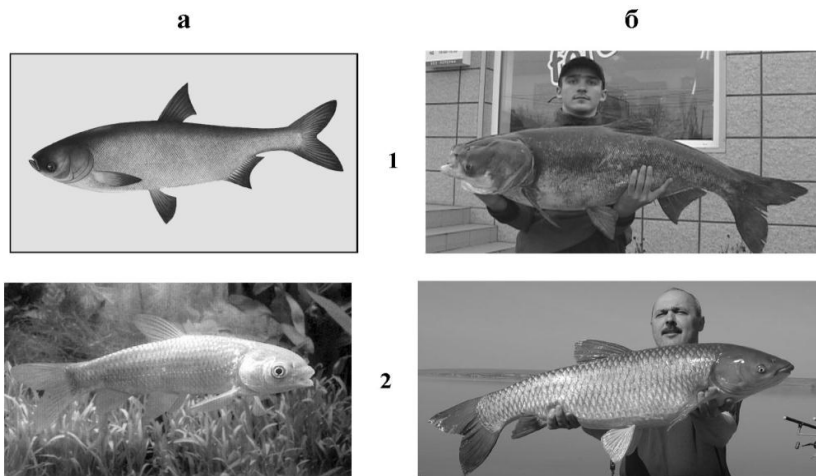


Рис. 100. Риби-біомеліоратори:

1 – товстолобик: а – пістрявий, б – білий; 2 – білий амур

Серед товстолобиків найбільшу цінність як споживач фітопланктону має білий товстолобик. Пістрявий споживає як фіто-, так і зоопланктон. Саме вони в теперішній час завдяки інтродукції широко розповсюджені в Європейській частині і в Середній Азії (природний ареал їх обмежений Східною Азією – від Амуру до Південного Китаю). Їх включення до складу іхтіоценозу сприяло оптимізації водних систем. Завдяки особливій будові зябер, які мають вигляд біологічно-го решета, товстолобик відціджує і поїдає планктон.

Білий амур як біологічний меліоратор використовується в умовах надмірного заростання озер і особливо каналів, де ці процеси активно відбуваються, понижуючи санітарні норми води, що врешті-решт може призвести до їх замулення. На прикладі Каракумського каналу була показана висока ефективність білого амура. Споживаючи очерет, осоку, рогіз тощо, він, з одного боку, максимально звільнює водойми від надмірного заростання, з іншого, на межі між водоймою і береговою зоною сприяє розвитку міцного густого коріння, яке, переплітаючись, створює в прибережній зоні густу мережу, що закріплює відкоси й одночасно відфільтровує органічні і неорганічні забруднення, які розповсюджуються поверхневими стоками.

Наведений матеріал свідчить, що і земноводні беруть активну участь у створенні захисного блоку – екологічного буфера проти техногенного забруднення водних екосистем.

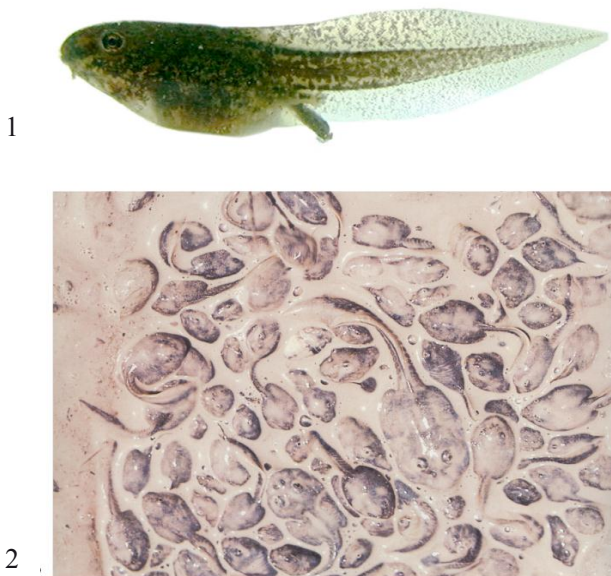


Рис. 101. Личинки (пуголовки) безхвостих земноводних (Amphibia: Anura) – активні біологічні об'єкти в очищенні водойм від важких металів:

1 – личинка жаби озерної (Rana ridibunda); 2 – концентрація личинок лопатонога (Scaphiopus couchi) у забрудненій водоймі

Таким чином, різноманітна середовищевірна діяльність тварин, що охоплює весь структурний компонент біосфери – зооценоз із включенням майже всіх таксономічних груп, разом з іншими біотичними елементами є екологічною основою створення буфера проти різноманітного антропогенного забруднення екосистем. Вступаючи у складні біотичні зв'язки, вони створюють біотичні механізми гомеостазу у різних типах екосистем, зумовлюючи їх високу екологічну стійкість. Саме це повинно бути науковою основою для організації практичних заходів оптимізації екосистем в умовах антропогенної трансформації та екологічної реабілітації земель, відпрацьованих промисловими і сільськогосподарськими виробництвами.

ФУНКЦІОНАЛЬНА ЗООЛОГІЯ У ВИРІШЕННІ ПРОБЛЕМ ОХОРОНИ Й ОПТИМІЗАЦІЇ ПРИРОДНОГО СЕРЕДОВИЩА

Сучасний стан природних екосистем викликає велику тривогу і занепокоєність людства. Міжнародна організація ЮНЕСКО видала декларацію «Використання і збереження біосфери», в якій змальовано стан і перспективи оздоровлення біосфери: «В цілому біосфера характеризується великою стійкістю до зовнішнього впливу. Це відображується в тому, що біосфера здатна зазнавати глибоких змін у своїй структурі, при яких перебіг основних процесів залишається непорушним. Ця пластичність дає людині серйозний козир, тому що дозволяє їй у широкому масштабі використовувати природні ресурси для своїх потреб. Але це використання обмежене відомими межами, які залежать від способу втручання, вихід за які загрожує порушенням динамічної рівноваги біосфери. Людина і людська громадськість є складовою частиною біосфери і цілком залежить від її ресурсів. Охорона біосфери є життєво важливим завданням людства».

Існування тісної взаємозалежності між елементами екосистеми, а в широкому масштабі – між компонентами системи, які утворюють біосферу, – це головний висновок сучасної екології та її важливого розділу – функціональної зоології, яка вивчає і використовує зооценоз як складову структуру екосистем і всієї біосфери в цілому.

12.1. Вплив людини на біосферу

Нераціональне використання природних ресурсів. Темпи зростання населення земної кулі настільки бурхливі, що їх порівнюють із «вибухом». Термін, за який відбувається подвоєння чисельності населення, швидко скорочується: якщо в неоліті він тривав 2 500 років, то на початку XX сторіччя – 100, а з середини XX сторіччя – всього 35 років. Що стосується продуктивності біосфери, то вона порівняно низька і вже недостатньо забезпечує потреби людства. Значну части-

ну суші займають пустелі, а врожайність сільськогосподарських культур дуже відстає від темпів росту населення. Це зумовлює більш нераціональне використання природних ресурсів, яке посилюється в ХХ сторіччі. Прикладів цьому дуже багато. Лісові пожежі (в більшості випадків навмисні) щороку знищують до 2 млн. т органічних речовин. Велика кількість дерев йде на виробництво паперу, потреба в якому постійно зростає. Після деякого часу використання земель (із сільськогосподарською метою) на місці знищених лісів ці земельні ділянки перетворюються на пустелі. Так, уже 90 % території острова Мадагаскар стали непридатними для сільського господарства. Монокультури цукрової тростини, кавового дерева та інших культур тропічних країн виснажують землю, яка потім покидається. Країни Близького Сходу, Греції, Північної Африки, які колись були вкриті лісами, перетворилися на пустелі. У США площа лісів скоротилися більше ніж у 21 раз (Дажо, 1975).

Занадто інтенсивний промисел риби неуклібно веде до скорочення чисельності багатьох морських видів. У результаті улови з кожним роком зменшуються, незважаючи на розширення районів промислу. Надмірний китобійний промисел уже спричинив занепад світових запасів китоподібних. Багато видів стали рідкісними, а гренландський кит практично зник.

Нераціональне використання і необдумані методи втручання в природні процеси викликають ерозію ґрунтів і дуже часті засухи. Через вітрову ерозію обширні рівнини центральної частини США часто вкриваються хмарами пилу. Ерозія в цій країні за останні 200 років зробила непридатними понад 120 млн. га земель, щорічно збіднюється 2 тис. км² родючих ґрунтів.

З вини людини на земній кулі в загальній кількості втрачено понад 5 млн. км² культурних земель.

Ґрунтові води неухильно виснажуються, а прісні води забруднюються. В багатьох районах планети за останні десятиріччя відчувається нестача води. Систематичне осушення боліт у помірній смузі спричинило порушення регулювання рівня ґрунтових вод і втрату їх значення у збереженні біорізноманіття.

Розширення людської діяльності, спрямованої на одержання від природи максимальних прибутків, призводить до інтенсивного виснаження природних ресурсів і значних порушень екосистем. Так, на заході України через посилення в останні роки нераціонального використання лісових ресурсів виникли часті природні катастрофічні пожеги, підтоплення земель, зсуви земляних шарів тощо.

Забруднення біосфери. Забруднення біосфери з кожним роком стає надмірнішим. Найбільш загрозливі джерела забруднення поділяють на дві групи – *техногенні* і *агрогенні*.

Техногенне забруднення. Внаслідок інтенсивного розвитку промисловості постійно відбувається забруднення навколишнього природного середовища. В атмосфері накопичується все більше і більше різноманітних токсичних газів, джерелом яких є викиди в атмосферу промислових підприємств і транспорту. Із забруднювачів загрозу становить вуглекислий газ, окисли вуглецю, різні сполуки сірки, хлору, азоту. Кількість кисню в той же час повільно зменшується. Один реактивний літак за переліт Атлантичного океану споживає 35 т кисню. А скільки їх літає? До цього приєднується величезна маса наземного транспорту. Ф. Ф. Давітая (1971) підкреслював, що внаслідок виробничої діяльності щорічно споживається 13,1 млрд. т кисню. За весь час діяльності людини кількість кисню на планеті знизилася на 0,04 %, і цей процес стає все інтенсивнішим.

Виникає питання: чи не перевищує споживання кисню промисловістю і транспортом його природне утворення, яке збіднюється через знищення лісів?

Вуглекислий газ щорічно наближає землян до утворення парникового ефекту на планеті з усіма небажаними наслідками. Кожна машина виділяє за рік до 1 кг свинцю. Щорічно від спалення кам'яного вугілля в атмосферу виділяється понад 5,6 млрд. т цього елемента. У великих індустріальних містах випадає до 400 т пилу в день. Автотранспортні викиди щодня складають 2 500 т вуглеводню. У країнах, де розвинений автотранспорт, вміст свинцю в організмі людини перевищує всі норми. Захворювання на рак від забруднення довкілля в промислових регіонах удвічі вище, ніж у непромислових.

Забруднення водних систем набуло тривожних розмірів. У деяких районах через нестачу води або її надмірного забруднення перестає розвиватися промисловість. Навіть у окремих регіонах України виникла ця проблема. Нестачу прісної води зараз відчуває понад 30 % населення Землі. Чиста вода вже стає об'єктом експорту. Так, наприклад, Гонконг одержує чисту воду по спеціальному трубопроводу з Китаю.

Моря і океани перетворюються на гігантські звалища, куди скидаються всі відходи виробництв – нафтові, мінеральні, радіоактивні і т. п. У Світовий океан щорічно потрапляє близько 1 % нафти, що транспортується. Тільки за один рік це складає 3 – 10 млн. т (Богоров,

1972). Масово гинуть водоплавні птахи. Великих збитків зазнає рибна промисловість.

Особливу загрозу техногенне забруднення становить у промислово розвинених регіонах. Так, на прикладі промислового Придніпров'я можна показати, що забруднення повітря, водойм і ґрунтів складає майже 20 % від загального обсягу в Україні. В повітря викидається до 2,13 млн. т/рік забруднювачів, серед яких домінують важкі метали. Це в 2,5 раза більше, ніж у середньому по Україні. Водні ресурси регіону використовуються дуже інтенсивно – 58 % від загального стоку. Тільки в Дніпро з промисловими відходами викидається 268 тис. т нафтопродуктів, 51 тис. т СПАВ, 168 т ціанідів, 148 тис. т сульфатів, 150 тис. т хлоридів, 483 т нітратів, 350 т заліза, 18 т цинку.

До припинення атомних випробувань (1963) радіаційне забруднення було однією із найголовніших небезпек, яка загрожувала біосфері. Наразі велику загрозу викликає так зване мирне використання атома, яке часто не піддається контролю. Сумний приклад – катастрофа на Чорнобильській атомній станції. Від радіаційного забруднення біосфера і планета в цілому звільняються лише за десятки і навіть тисячі років. Так, період розпаду стронцію-90 відбувається за 28 років, цезію-137 – за 33, плутонію-239 – за 240, а вуглецю-14 – за 5 568 років. Загроза радіаційного забруднення полягає і в тому, що постійно воно концентрується і передається по трофічних ланцюгах.

Радіоактивне забруднення може відбуватися і за рахунок промислових відходів, особливо в районах добування уранової руди, а також при її збагаченні. В 1957 році радіоактивність усіх відходів промисловості досягла понад 2 млн. кюрі.

Агрогенне забруднення. Серед різних забруднювачів при сільськогосподарському виробництві найбільш загрозливими є *пестициди*. До них відносять комплекс хімічних препаратів, що використовуються для боротьби з тваринами і рослинами, які шкодять культурним рослинам. Це різні інсектициди, гербіциди, фунгіциди тощо. Подібні речовини у величезних масштабах надходять майже у всі екосистеми. Світове виробництво лише ДДТ складало 100 тис. т на рік. У 1963 році у Великобританії було оброблено гербіцидами понад 3 млн. га. Найбільшу загрозу серед пестицидів викликають інсектициди. Шкідлива дія їх полягає в тому, що вони знищують не лише шкідників, а й усіх корисних тварин, чим збіднюють біорізноманіття біосфери; сприяють утворенню стійких популяцій шкідників, яких усе важче позбавитися; вони накопичуються в екосистемах, можуть зберігатися декілька ро-

ків і передаються по трофічних ланцюгах. ДДТ вже виявили навіть у пінгвінів, що мешкають в Антарктиці. Підраховано, що кількість накопиченого ДДТ на планеті досягла 1 млн. тонн. У 1965 році в результаті розпилення ДДТ з літака над лісом для знищення листовійки у лісових озерах загинуло понад 800 екз. риби (лосось, форель). В теперішній час різко збіднилася чисельність природних регуляторів гризунів – хижих птахів. Праці Лоу (Lowe, 1964) показали, що використання для боротьби з комарами хлорорганічних сполук (гептахлор) викликає загибель 95 % планктону у водних системах, що призводить до катастрофічних явищ.

Порушення природної рівноваги є здебільшого наслідком дії інсектицидів на тварин, які в більшій частині і відповідальні за цю рівновагу. В Іспанії у процесі організованої боротьби з непарним шовкопрядом – шкідником дуба за допомогою інсектицидів були знищені і природні вороги метеликів. Позбавившись свого ворога, шкідливі комахи масово розмножилися і завдали значно більших збитків.

Непередбаченим наслідком масового використання синтетичних інсектицидів стала поява резистентних ліній. Зараз нараховується близько 150 таких видів, які набули стійкості до різних інсектицидів, з них 80 є переносниками різних збудників хвороб.

Наведені далеко не повні дані впливу людини на біосферу свідчать про гостру необхідність розробки заходів з недопущення подальшого руйнування біосфери в цілому і екосистем в окремих промислових регіонах.

Крім технологічних прийомів для значного скорочення викидів відходів у природні системи, необхідно розробляти і широко застосовувати і різні біологічні технології, основою яких, крім інших біологічних елементів, можуть стати і наведені раніше функціональні особливості тваринних організмів.

12.2. Зооекологічні основи охорони лісових екосистем і створення штучних лісових насаджень в умовах степу і техногенних ландшафтів

У попередньому розділі було показано, як швидко зникають ліси Землі і значно погіршуються природні умови. Через відсутність або недостатність лісів у комплексі з антропогенними чинниками формуються жорсткі екологічні умови. Для їх оптимізації певну роль повинні ви-

конувати лісові екосистеми. Після знищення значної кількості лісів у період гідробудівництва і створення несприятливих умов для сільськогосподарства була розроблена державна програма заліснення степової зони України. Внаслідок проведених робіт у степовій зоні лісові екосистеми в теперішній час в різних регіонах складають від 3 до 5 % території. Але ця частка дуже мала і повністю не може виконувати своєї оздоровчої функції. У степовій Україні, як і в інших країнах, де спостерігаються аридні умови, одним із ключових завдань залишається створення штучних лісових екосистем. Створення штучних лісів в аридних зонах супроводжується значними труднощами, зумовленими нестачею вологи, суховіями, пересиханням ґрунтів. Тому створення штучних лісових насаджень вимагає біогеоценотичного усвідомлення і підходів до вирішення проблем степового лісівництва, де необхідно врахування функціональної ролі тварин. В умовах значного впливу техногенних чинників і жорстких умов степу гостро постають такі проблеми:

- збереження лісових екосистем (природних і штучних) в умовах постійного забруднення повітря і ґрунту;
- збереження або відновлення заплавлених лісів у зоні залягання корисних копалин, які підлягають розробці гірничими виробництвами;
- здійснення штучних лісових насаджень в жорстких умовах степу для створення буфера техногенному впливу й оптимізації довкілля;
- проведення лісової рекультивациі в місцях порушених земель гірничими виробками з метою компенсації неминучих втрат заплавлених лісів.

В умовах степової зони на плакорних місцеперебуваннях, де лімітувальними чинниками для існування лісового угруповання є зволоження, пересихання ґрунтів і масовий тиск різноманітних фітофагів, правильно сконструйоване насадження з оптимальним функціональним комплексом тварин утворює такий кругообіг речовин, який забезпечує певну життєвість штучної екосистеми. У системі кругообігу речовин окремі структурні елементи біогеоценозу відіграють специфічну роль і кожен з них може або гальмувати процес сільватизації, або сприяти йому. У степовій зоні історично склались умови для здійснення кругообігу речовин, притаманного степовим екосистемам, ліс перебуває в умовах географічної і часто екологічної невідповідності (Бельгард, 1958). У степовій зоні оптимальні позиції для розвитку природних лісових угруповань спостерігаються у долинах річок і балок. Тільки в таких місцях сформовані умови, які забезпечують для лісу еко-

логічну відповідність. У плакорних місцеперебуваннях, де немає цієї відповідності, ліси не утворюються природним шляхом, їх треба насаджувати. Щоб ліс нормально розвивався і перетворився згодом на типову лісову екосистему, необхідно враховувати всі чинники, які сприяють або гальмують становлення лісового насадження (табл. 14).

Таблиця 14

Роль тварин у процесі сільватизації в умовах степової зони і техногенного забруднення довкілля

ДЕСИЛЬВАТИЗАЦІЯ		Ступінь загального біорізноманіття зооценозу	→	СИЛЬВАТИЗАЦІЯ
		Ступінь біорізноманіття тваринних угруповань лісового екологічного комплексу	→	
		Ступінь біорізноманіття тваринних угруповань гідрофільного екологічного комплексу	→	
	←	Ступінь біорізноманіття тваринних угруповань степового екологічного комплексу		
		Чисельність і біомаса зоофагів	→	
	←	Чисельність і біомаса фітофагів		
		Чисельність і біомаса сапрофагів	→	
		Чисельність і біомаса зоохорів	→	
	←	Чисельність і біомаса форезитів	→	
		Чисельність і біомаса ґрунторіїв і масштаби їх рийної діяльності	→	
		Приваблення зоофагів і паразитоїдів фітофагів	→	
		Величина надходження зоометаболітів	→	
		Ступінь розкладу підстилки тваринами	→	
		Ступінь зараженості фітофагів паразитами і паразитоїдами	→	
	←	Ступінь зараженості зоофагів і сапрофагів паразитами і паразитоїдами	→	
		Величина трансформованої тваринами біотичної енергії	→	

Важливою особливістю цього положення про біогеоценотичний підхід у конструюванні лісового насадження є його застосування при лісовій рекультивациі шахтних відвалів й інших техногенних

ландшафтів. На трансформованих територіях створювані насадження ще більше залежать від середовищеутворювачів, оскільки майже всі структурні елементи в цих умовах розбалансовані у своїх зв'язках, особливо базовий блок систем – ґрунти.

Відомо, що вирубані ліси в історично лісових місцеперебуваннях відновлюються через декілька років. При цьому на процес відновлення затрачується енергії у 200 разів більше, ніж для підтримки стабільності (Golley, 1970). Тому завжди при створенні штучних насаджень слід прагнути до одночасного створення численних і різноманітних тваринних угруповань.

Експериментальні роботи з лісової рекультивациі шахтних відвалів у Західному Донбасі показали, що на тих ділянках, де були інтродуковані комплекси землерийв і активних зоофагів (рийні форми земноводних, комахоїдні ссавці, птахи тощо), майже всі дерева поприживалися і їх приріст не відрізнявся від подібних показників у насадженнях, які функціонують у нормальних оптимальних умовах. На ділянках, де такі роботи не велися, ступінь приживаності саджанців був значно нижчий, а річний приріст на 20 – 30 % порівняно з першим випадком відставав.

Для охорони існуючих лісових екосистем, створення штучних лісових насаджень в умовах степу і техногенних ландшафтів і для оптимізації ґрунтотвірних процесів у жорстких умовах степу необхідно:

- конструювати насадження із щільнокронних і напівщільнокронних порід дерев, із формуванням високого ступеня зімкнутості крони, що дає сприятливі умови для становлення тінєвих і напівтінєвих структур переважно кулісно-коридорного типу. В такій конструкції закладені біогеоценотичні основи для поселення важливих елементів зооценозу і швидкого зростання біорізноманіття фауністичних угруповань;

- резервувати природні місця для збереження активних функціональних природоутворювачів для подальшого їх використання в інтродуційних роботах;

- при створенні моноценотичних лісових насаджень необхідно передбачати включення порід із м'якою деревиною, що сприятиме швидкому поселенню птахів-дуплогніздників;

- у конструкції лісових насаджень обов'язково передбачити створення чагарникового підліску з переважанням ягідних порід;

- у молодих насадженнях організувати постійні підготовчі місця і штучні кормові поля – ремізи. Підгодівля тварин, особливо ратич-

них, поблизу таких насаджень зможе забезпечити охорону насаджень від поїдання;

- на плакорних місцеперебуваннях при створенні лісових насаджень обов'язково передбачати влаштування невеликих штучних водойм на території насаджень або поблизу їх в обсязі 1 – 2 % до їх площі;

- в існуючих і створюваних лісових насадженнях зберігати цілісність лісової підстилки як термоізоляційного блоку, що виконує важливу роль в охороні ґрунтової мезофауни в аридному кліматі і в суворі зимові періоди;

- в різних лісових насадженнях створювати широку мережу зимових сховищ для землеріпок і наземних земноводних у вигляді прикритих зверху ям глибиною 1,0 – 1,5 м розміром 1 × 2 м, заповнених наполовину підстилкою;

- у проектах лісових насаджень передбачати ще до їх реалізації створення попереджувальних сприятливих умов за рахунок висадження чагарників (за 3 – 5 років до насаджень) для приваблення земноводних, плазунів і птахів;

- у створюваних та існуючих лісових насадженнях широко застосовувати штучні гнізда для птахів і кажанів;

- у сформованих природних і штучних лісових насадженнях при проведенні лісогосподарських заходів необхідно залишати фаунні і дуплисті дерева. На 1 га мінімальна оптимальна чисельність їх повинна складати – 15 – 20 дерев, але рівномірно розосереджених по всій площі;

- планомірно регулювати кількісний склад мисливсько-промислових тварин шляхом установлення оптимальної чисельності з високим ступенем їх відродження і найменшою шкідливою їх дією на деревостан. В умовах степових лісів найбільш оптимальною чисельністю є кількість тварин на 1 000 га: для лося в плакорних штучних насадженнях 1 – 2; в природних заплавних і борових лісах – 3 – 4; для сарни – відповідно 10 – 15 і 18 – 25; для кабана 4 – 5 і 8 – 9;

- створювати заповідно-охоронні зони з правилом чергування їх із місцями рекреації;

- з метою прискорення біогеоценотичного формування в ділянках лісової рекультиватії на шахтних відвалах необхідно інтродукувати тварин, які б поєднували одночасно декілька типів середовищотвірної функції – ґрунотвірної і трофічної. Для нормального функціонування нових ділянок необхідно в місцях їх утворення інтродукувати: рий-

них земноводних, землерийок і кротів (позитивна рийна ґрунтотвірна функція і трофічна, яка забезпечує контроль над розвитком фітофагів; дощових черв'їв (рийна і сапротрофна тощо);

– у лісових екосистемах, що функціонують під значним тиском техногенного забруднення, з метою створення умов для збільшення захисних властивостей системи здійснювати комплексні заходи для підтримування чисельності тварин-ґрунторіїв і штучного внесення добрив зоогенного надходження.

Велике значення у вирішенні питань охорони існуючих природних і штучних лісових екосистем і підтримки розвитку насаджень на ділянках лісової рекультивації, в зменшенні тиску фітофагів має використання різних зоофагів і паразитоїдів. Функціональна роль різних зоофагів і паразитоїдів у захисті первинної продукції автотрофів лісових систем уже розглядалася. Наведемо лише приклади використання різних тваринних організмів у боротьбі з фітофагами в лісових екосистемах.

Інтродукція і акліматизація зоофагів. Інтродукція (і акліматизація) ентомофагів, незважаючи на її складність, має велику ефективність. У США, наприклад, для боротьби з різними фітофагами було акліматизовано близько 100 видів ентомофагів. На території колишнього СРСР – 11 видів. Завезені види адаптувалися до місцевих умов і більшість із них повністю контролюють розмноження специфічних фітофагів. Найбільш вдалим прикладом можна назвати інтродукцію *афелінуса* специфічного і дуже ефективного паразита кров'яної попелиці.

Внутрішньоареальне розселення. Спосіб внутрішньоареального розселення полягає в масовому перенесенні ефективних, спеціалізованих природних ворогів фітофагів туди, де ці вороги відсутні. На прикладі переселення з 1963 по 1971 рік 178 відводків мурашників малого лісового мурахи на площі 1 000 га Караченкського лісгоспу Брянської області (раніше цей вид був відсутній), було доведено, що протягом цього періоду не спостерігалось жодного спалаху масового розмноження хвоегризучих шкідників. Така ж робота ефективно проводилася в лісах Українських Карпат, у степовій зоні Криму і в лісах Полісся, де відмічалася низька чисельність мурашок.

Сезонна колонізація. Спосіб сезонної колонізації полягає в штучному розведенні і щорічному масовому випуску ентомофагів і паразитоїдів у природу в тих випадках, коли місцеві ентомофаги з різних причин не здатні контролювати розмноження фітофагів. До подібних

причин можна віднести: погану синхронізацію життєвого циклу ентомофага і виду «мішені», велику його смертність через несприятливі умови, знищення значної частини популяції ентомофага пестицидами тощо. В ряді випадків 2 – 3-кратний випуск у природне середовище ентомофага буває достатнім для захисту рослин протягом усього сезону.

Зооекологічні основи використання функціональної ролі тваринних організмів є біогеоценотичною передумовою для загальної оптимізації всього довкілля, особливо в промислово розвинених регіонах у жорстких природних умовах. У свою чергу, створення зелених насаджень сприятиме охороні біорізноманіття зооценозу як важливого екологічного механізму гомеостазу.

12.3. Використання функціональної ролі тварин при екологічній реабілітації відпрацьованих земель

Інтенсифікація гірничих виробок постійно зростає і, як наслідок, викликає серйозні негативні наслідки. Утворення кар'єрів, териконів стимулює процеси вивітрювання і забруднення довкілля. В кожному регіоні з наявністю шахтних виробок постає проблема здоров'я самої людини, бо ступінь захворювання значно підвищений. У Придніпровському промислового регіоні в районах шахтовиробництва рівень захворювання населення на 20 – 25 % вищий порівняно з районами, де шахтні виробки відсутні. Отже, одним із найважливіших завдань оздоровлення довкілля є здоров'я людини й екологічна реабілітація відпрацьованих шахтними виробками земель.

В теперішній час у результаті гірничих виробок (вугільних, рудних) утворилася широка мережа гірничо-технічних ландшафтів. Тільки на Дніпропетровщині вона вже сягає понад 17 000 га, а з урахуванням України і всього світу ця цифра зростає до сотень, тисяч і мільйонів га. За таких обставин формування передумов для сталого соціально-економічного розвитку та загального поліпшення екологічної ситуації неможливе без вирішення екологічних проблем у гірничих регіонах. Так, у «Концепції про поліпшення екологічного становища гірничодобувних районів України», прийнятій постановою Кабінету Міністрів України від 31 серпня 1999 року за № 1606, зазначено, що екологічна реабілітація територій повинна включати комплекс заходів, спрямованих на відновлення природного довкілля у техноген-

них системах та приведення його у стан, що гарантує безпеку життя і здоров'я людини та стійке функціонування природних екосистем.

Реалізувати цю концепцію можливо двома основними шляхами. Перший – зміна й удосконалення технології виробітку корисних копалин шадними способами добування і переробки мінеральних ресурсів. Другий – відновлення біорізноманіття і функціонування біосистем. Органічне поєднання цих двох шляхів дозволить створити екологічну стійку систему природокористування і екологічно стійкий розвиток навколишнього середовища. Для комплексного вирішення цих питань необхідне проведення масштабних робіт для підтримання екосистем, що збереглися, і відновлення трансформованих екосистем.

Використання біологічних технологій у екологічній реабілітації земель – один із шляхів вирішення питання оптимізації довкілля. Біологічні аспекти екологічної реабілітації відпрацьованих земель або шахтних відвалів і териконів ґрунтуються на двох підходах:

- біологічній рекультиватії техногенних ландшафтів чи екосистем;
- підтримці природних сил, які спонтанно спрямовані на відновлення екосистем на вторинній основі.

Біологічна рекультиватія техногенних ландшафтів

Біологічна рекультиватія є одним із надійних засобів екологічної реабілітації техногенних ландшафтів. Вона здійснюється такими заходами на різних етапах:

1) Планування ландшафту, створеного шахтними відвалами, або створення рівнин на вугільних териконах і схилах кар'єрів при відкритих способах видобутку сировини.

2) Створення базової основи, на якій буде здійснюватися біологічна рекультиватія ґрунту, – підстилкового глиняного шару як ізоляційного захисту від отруйних порід, піщаного і суглинкового шару ґрунтів. Товщина шарів залежить перш за все від ступеня отруйності розкритих порід.

3) Підбір елементів для майбутнього створення фітоценотично-го покриву, який залежить від поставленої мети біологічної рекультиватії. Для сільськогосподарської рекультиватії передбачається підбір сільськогосподарських культур, перш за все злакових. Для лісової підбирається комплекс деревних і чагарникових порід, найбільш стійких і які мають значний потенціал середовищного впливу.

4) Сприяння заселенню чи спрямованій інтродукції функціонально важливих фауністичних елементів, які повинні перш за все відпові-

дати двом вимогам – інтенсивно захищати ще слабкі насадження (особливо при лісовій рекультивації) під масовим впливом різноманітних фітофагів і сприяти збалансуванню біогеоценотичних зв'язків у розбалансованих використовуваних ґрунтах.

5) Організація моніторингу розвитку біологічної рекультивації із застосуванням засобів агро механічних і біологічних заходів сприяння формуванню рекультивованих ділянок.

6) Організація на ділянках рекультивації охоронних територій.

У більшості випадків четвертий етап біологічної рекультивації здійснюється частково (лише сприяння спонтанному заселенню фауністичних угруповань в ділянках рекультивації), як це було при проведенні всіх робіт із сільськогосподарської і лісової рекультивації териконів у Центральному Донбасі і в Криворізьких гірничорудних кар'єрах.

Часткова реалізація на четвертому етапі рекультиваційних робіт значно сповільнює процес лісової рекультивації. Цей етап зазвичай супроводжується сповільненим розвитком створеного насадження (незначним приростом деревних об'єктів). Більш прискорений розвиток спостерігається за наявності схожих природних або давно сформованих штучних лісових екосистем. Як уже наводився приклад (підрозділ 12.2), за спрямованої дії функціональних елементів фауни спостерігається більш успішне приживання і більш інтенсивний розвиток створеного рекультивованого насадження.

Перші роботи з лісової рекультивації вугільних териконів розпочалися з 1948 року, коли ще не була розроблена їх технологія. Лише з 70-х років минулого століття ця технологія була відпрацьована. Головною організацією і центром лісової рекультивації став Дніпропетровський державний університет, де під керівництвом членкореспондента НАН України професора А. П. Травлєєва була розроблена сучасна технологія рекультивації, яка здійснюється на основі біогеоценотичних принципів з урахуванням дії всіх структурних компонентів. Сучасна технологія лісової рекультивації впроваджується в багатьох регіонах із розвиненою шахтно-видобувною промисловістю як в Україні, так і за кордоном.

Сільськогосподарський напрям біологічної рекультивації зумовлює створення продуктивної агросистеми переважно інтенсивного використання (водні угіддя, степові сіножаті та пасовиська, плодово-ягідні насадження). Центром розробок сільськогосподарської рекультивації став Дніпропетровський державний університет. Під керівництвом професо-

рів М. О. Бекаревича і М. Т. Масюка була розроблена технологія цієї біологічної рекультивациі, де основу гірничо-техно-біологічного етапу складає створення родючого шару ґрунту, який залежить від якості гірських порід. Ефективна сільськогосподарська рекультивациа була здійснена на шахтних відвалах у Західному Донбасі й Орджонікідзевському ГОКу. При здійсненні сільськогосподарських робіт впроваджуються в основному наведені перші три етапи (за винятком утворення на рекультивацийних ділянках садових культур). Четвертий і п'ятий етапи відсутні у зв'язку з короточасним існуванням культур-біогеоценозів і частою їх зміною.

При виборі напрямку біологічної рекультивациі з урахуванням екологічного стану слід віддавати перевагу лісовій рекультивациі як засобу оптимізаціі довкілля. Лісова рекультивациа органічно входить до загальної державної програми створення захисних лісів в Україні.

Безпосереднє відношення до реалізаціі успішної лісової рекультивациі трансформованих екосистем має четвертий етап. Використання функціональних елементів в основному схоже при створенні штучних лісових екосистем. Для посилення спонтанного розвитку зооценозу на рекультивованих ділянках перш за все створюється штучна біогеоценотична структура лісового насадження, яка найбільше відповідає екологічним вимогам активних функціональних елементів зооценозу. Наступним кроком є активне приваблення зоофагів із метою посилення створеного насадження за рахунок штучних гнізд або інтродукціі активних ґрунториїв і зоофагів. При лісовій рекультивациі на перших етапах розвитку штучного лісового насадження використовуються і деякі фітофаги-хребетні. На ділянках лісової рекультивациі створені деревні насадження протягом 10 – 15 років не вступають у насінневе лісовідновлення. Фітофаги-гризуни вимушені переходити на цих ділянках в основному на живлення зеленою масою бур'янів, а також їх насінням. Мишоподібні гризуни в даному випадку виконують роль біомеліораторів у боротьбі із заростями бур'янів. Для охорони дерев від гризунів необхідно широко застосовувати різні репеленти.

Екологічна реабілітація земель, відпрацьованих гірничими виробками

Аналіз середовищетвірної діяльності тварин засвідчив, що вони є важливою ланкою у створенні складного механізму гомеостазу в системі. Вони беруть активну участь у продуційних, ґрунтотвірних про-

цесах і захисті пускового механізму екосистем – автотрофної частини. Саме ці функціональні прояви є тією екологічною основою, яка сприяє як збереженню екосистем, так і їх відновленню, і виступає активним функціональним елементом у процесі спонтанної і спрямованої екологічної реабілітації земель, відпрацьованих гірничими виробками.

Спонтанна реабілітація. Шлях до екологічної реабілітації вказала сама природа. В умовах антропогенного навантаження екосистеми прагнуть, за законами екологічної рівноваги, проявити вагомі функції у відновленні як біорізноманіття, так і самих себе. Цей шлях починається від відновлення простих біологічних зв'язків, поступовий розвиток яких приводить до утворення вторинних модифікованих екосистем. Такий оновлений процес здебільшого здійснюється в тих випадках, коли при техногенних трансформаціях первинних екосистем розкриті породи не токсичні або малотоксичні (марганцеві та залізородні виробки) і створюють стартові позиції для розвитку вторинної біоти. Прикладом такого стартового утворення і початку інтенсивного розвитку екологічних систем є вторинні утворення на відпрацьованих після гірничих робіт землях (видобутку каоліну, марганцевих, залізних руд, Дніпропетровська обл.).

На перших етапах формування вторинних екосистем провідну роль відіграє фітоценоз, який є стартовим біотичним компонентом. Після формування піонерної рослинності у дію вступає середовищотвірна діяльність тварин. Проникнення із сусідніх природних систем павукоподібних, комах, земноводних, плазунів, птахів, ссавців та інших тварин створює умови для захисту піонерного фітоценозу і його подальшого розвитку. У захисті вторинно утвореного фітоценозу провідну роль відіграють хижі і паразитоїдні комахи, наземні земноводні (ропухи, часничниця), плазуни (ящірка прудка, гадюка степова), комахоїдні птахи і ссавці. У ґрунтовірних процесах і у процесах збагачення порід органічними речовинами значну роль відіграють рийні тварини (орібатида, гамазиди, часничниця, мишоподібні гризуни). Часничниця і гризуни здійснюють рийну діяльність, а орібатида і вільноживучі ґрунтові гамазові кліщі сприяють процесу мінералізації. Перші проникли самостійно, другі – за рахунок форезії комах і птахів. Крім цього, численні птахи, проникнувши на відпрацьовані землі, стали активними механізмами сприяння розвитку міжекосистемних зв'язків між формівними вторинними системами і навколишніми природними біогеоценозами. Внаслідок таких міжекосистемних зв'язків за ра-

хунок зоохорії і фореції почала утворюватися друга черга рослинних асоціацій із формуванням чагарникових заростей і деревостану з лоха вузьколистого. Як наслідок, значно зростає біорізноманіття зооценозу і підвищується ступінь його функціональної ролі у подальшому процесі формування вторинних екосистем.

Для подальшого позитивного процесу необхідно виключити антропогенний вплив – прокладання шляхів для різної техніки, випасання худоби, покоси сіна й інше втручання. З цією метою необхідно відводити такі створювані системи під заповідно-охоронний режим. Уведення такого режиму значно прискорює процес формування вторинних екосистем. Завдяки введенню охоронного режиму на території таких вторинних екосистем (наприклад, у Богданівському державному заказнику на місці відпрацьованих марганцеворудним виробництвом земель) біорізноманіття зооценозу на 10 – 15-му році відповідало на 70 – 80 % схожим природним непорушеним системам, а чисельність деяких промислово важливих видів (фазан, сарна й ін.) сягає рівнів розвинених мисливських господарств (Булахов та ін., 2000, 2004).

Спрямований розвиток екологічної реабілітації. Процес спонтанного розвитку вторинних екосистем можна прискорити за рахунок інтродукції важливих функціональних елементів різних тваринних угруповань. Серед угруповань є і такі, що самостійно проникають на ділянки екологічної реабілітації. Необхідна умова – наявність цих тварин у суміжних природних системах. Крім того, багато тваринних організмів через їх занадто низьку локомоторну функцію взагалі не мають можливості для самовселення на нові території. Саме в цих випадках і необхідні роботи з інтродукції тварин для інтенсифікації середовищевірного процесу в розбалансованих системах, які тільки формуються.

Експериментальними роботами було показано, що інтродукція активних фауністичних функціональних елементів значно прискорює в наземних екосистемах становлення біологічного режиму на порушених землях. На території ландшафтного заказника місцевого значення «Візирка» (Інгулецький гірничозбагачувальний комбінат на Криворіжжі), організованого після перших етапів формування вторинних екосистем на відпрацьованих залізородними виробками землях, були проведені роботи з інтродукції різних екологічних груп тварин.

В наземні середовища інтродуковані: дощові черви (Lumbricidae, Oligochaeta); ківсяки (Diplopoda); різні мікроартроподи (орібатиди із групи панцирних кліщів – Oribatei, Sarcoptiformes, Acariformes);

різні гамазиди – вільноживучі непаразитичні ґрунтові кліщі – Parasitiformes; різні ногохвісточки – Collembola) і рийні форми земноводних – *Pelobates fuscus* (Pelobatidae, Anura).

В утворені кар’єрні водойми: зоопланктонні організми (різні ракоподібні: циклопи і діатомуси із ряду веслоногих – Copepoda; дафнії із підряду гіллястовусих Cladocera ряду листоногих ракоподібних – Phyllopoda; різні коловертки із класу коловерток – Rotatoria типу червів – немательмінтів – Nematelminthes; зообентосні організми з ракоподібних – бокоплавці з ряду різноногих ракоподібних Amphipoda; і мізиди – з ряду мізид – Mysidacea; молюски – беззубка – Anodonta anodonta і скойка (перловиця) – Unio pictorum із родини унітонід Unionidae – класу двостулкових молюсків – Bivalvia; різні трубочники із родини тубіфіцид – Tubificidae з класу олігохет – Oligochaeta типу кільчастих червів – Annelida).

У результаті інтродукції ці групи тваринних організмів інтенсифікували процеси утворення вторинних наземних і водних систем. Інтродукція різних ґрунтоутворювачів значно прискорила процес ґрунтоутворення. Щільність утвореного ґрунтопородного складу знизилася на 5,5 – 7,7 % порівняно з ділянками, де інтродукція тварин не проводилася. Це значно поліпшило умови існування комплексу ґрунтових тварин, в тому числі і тих, які проникли спонтанно. Аерація ґрунту зросла на 3,7 – 8,1 %. Завдяки змінам у хімічному складі ґрунтів на основі локомоторної діяльності і розкладу органіки сапрофагами зросло кількісне значення гумусу – на 2,7 – 4,8, змінилася кислотність ґрунту в різних ділянках на 1,7 – 5,4 %. Комплекс важливих поживних речовин (NPK) – азоту, фосфору і калію кількісно збагатився на 6,5 – 9,4 %. Значно зросла швидкість мінералізаційного процесу (на 18,7 – 89,6 %, залежно від виду опаду).

В утворених кар’єрних водоймах значно поліпшилася фільтрація води за рахунок біофільтраторів. Порівняно з вихідним станом (до вселення гідробіонтів) прозорість води зросла на 25,2, жорсткість понизилася на 16,0 %. Продуктивність зоопланктону зросла на 31,4, зообентосу – на 39,4 %. Вказані зміни сприяли поліпшенню санітарного стану техногенних водойм, а також їх рекреаційних можливостей, які вже використовуються населенням (Шпак та ін., 2007).

Екологічна реабілітація земель, відпрацьованих гірничорудними виробками, як спонтанним шляхом, так і за допомогою спрямованого прискорення формування вторинних екосистем порівняно з лісовою рекультивацією різна за вимірами часу. Час спонтанного процесу

екологічної рекультивациі довший на 10 – 15 років. Екологічна реабілітація за допомогою спрямованого розвитку за рахунок інтродуцентів майже дорівнює у часі лісовій рекультивациі, а в деяких випадках і випереджає на 2 – 5 років. Але в обох випадках екологічна рекультивациія більш економічно рентабельна, оскільки вимагає значно менших матеріальних затрат і трудових ресурсів.

Екологічна реабілітація відпрацьованих земель як за рахунок лісової рекультивациія, так і за рахунок спонтанної і спонтанно-спрямованої реабілітації має велике природоохоронне і соціальне значення. За рахунок закріплення техногенних розкритих порід зменшуються процеси вивітрювання, забруднення повітря пилом зі значними кількостями отруйних домішок шкідливих речовин, інтенсифікації виведення ґрунту з поверховими водами в природні водні екосистеми. Оптимізується загальний стан довкілля в населених пунктах, розташованих у районах гірничих виробок.

12.4. Використання функцій тварин в оптимізаціі водних екосистем

Забруднення водних екосистем техногенними, антропогенними і побутовими стічними водами, зарегулювання стоків річок, розорення берегових зон водойм, утворення широкої мережі каналів вимагають, крім техніко-технологічних прийомів у вирішенні питань оздоровлення водойм, і біологічних засобів на основі функціонування біотичних компонентів, спрямованих на регуляцію процесів самоочищення. В місцях активного впливу антропогенних чинників як негативний наслідок спостерігається посилений притік органіко-мінеральних речовин із поверхневими стоками, надходження із промисловими стоками загрозованих поллютантів. Все це сприяє як первинному забрудненню, так і вторинному – масовому цвітінню синьо-зелених водоростей з наступним масовим надходженням токсикантів і відмерлого органічного матеріалу. Замулення і забруднення органічними речовинами викликає інтенсивне заростання водойм гігромакрофітами, що згодом призводить до припинення їх існування. В цих умовах необхідно шукати біологічні компоненти, які б зменшили шкідливу дію зазначених чинників.

Багато фауністичних функціональних елементів у цьому відношенні вже знайшли широке впровадження в оздоровлення водних

систем. Функціональні особливості деяких розглянуті в розділі 11. З урахуванням дій тварин, які виконуються відповідно до фізіолого-біохімічних функцій організму і трофічних зв'язків, використовуються такі важливі прояви їх біоекології:

- спроможність акумулювати і виводити з обігу різні полютанти;
- сприяння очищенню водойм від полютантів і зважених механічних часток шляхом біофільтрації;
- зменшення ступеня «цвітіння» і заростання водойм вищою водною рослинністю на основі трофічних зв'язків;
- вступ в активні біологічні комплекси разом з іншими біотичними компонентами для очищення стічних вод в очисних спорудах.

Найбільш ефективними і дійовими заходами є використання водних тварин, здатних одночасно виконувати декілька функцій. Це:

1. Різноманітні молюски, особливо двостулкові (клас *Bivalvia*), які в значних обсягах фільтрують воду і в той же час активно акумулюють в раковинах важкі метали і радіонуклеїди.

2. Різні ракоподібні з хітиновим панциром (раки, краби та ін.), які через панцир з умістом природного полімеру як похідного хітину активно очищують воду від органічних домішок, одночасно активно фільтруючи її.

3. Донні ракоподібні (бокоплави, мізиди, річкові раки та ін.) – діють як біофільтратори і біосанітари, очищаючи дно водойм від відмерлих решток тварин і рослин і утворюючи багату кормову базу для промислових риб.

4. Зоопланктонні організми (циклопи, дафнії, коловертки) як біофільтратори, споживачі органічного забруднення і основа кормової бази для молоді риб і риб-планктонофагів.

5. Рослинний комплекс риб, за допомогою яких здійснюється біологічна меліорація водойм, особливо водосховищ і каналів з одночасним значним підвищенням загальної рибопродуктивності. На основі живлення фітопланктоном з метою зменшення інтенсивності «цвітіння» водойм використовуються білий і строкакий товстолобик.

Такі багатофункціональні тваринні організми, діяльність яких спрямована на створення біотичних механізмів у системі гомеостазу, значною мірою вже використовуються шляхом інтродукції у водні системи, які або забруднені, або виникли в результаті техногенного використання природних систем. Інтродукція в такі водойми активних біофільтраторів і мінералізаторів (зоопланктон, бентосні організ-

ми) сприяє очищенню або встановленню сприятливого біологічного режиму у трансформованих і вторинно сформованих екосистемах, як це мало місце у кар'єрних водоймах на ділянках видобутку залізної руди відкритим способом на Криворіжжі.

Однією з поширених технологій запобігання забруднення водних систем є очищення стічних вод за допомогою очисних споруд. Через ряд технічних і хімічних прийомів остаточне очищення стічних вод проводиться на біологічній основі, де в комплексі з іншими біотичними елементами використовуються і зоологічні. Так званий «активний мул», крім мікроорганізмів, у значній кількості складається із найпростіших тварин, які в комплексі біологічно доочищують стічні води. Активно використовуються також зоопланктон (коловертки, циклопи, дафнії) і малоцетинкові черви – тубіфіциди. Зоопланктонні організми, вступаючи у складні трофічні стосунки з мікроорганізмами, при яких відбувається контроль за надмірним розвитком останніх, забезпечують і запобігання вторинного забруднення води через накопичення біологічної органіки. Подальше біологічне очищення відбувається при використанні тубіфіцид, здатних очищувати осади і донні відклади від важких металів за рахунок хелатизації в період проходження ґрунту (мулу) через їх кишковий тракт.

В основному використовувалися для біологічного очищення у комплексі з іншими біотичними елементами (бактерії, водорості) різні групи безхребетних: найпростіші, коловертки, циклопи, дафнії і частково молюски. Тварини, які стоять на більш високому рівні організації, в очисних спорудах не використовувалися. Але в кінці ХХ сторіччя були розроблені нові методи очищення стічних вод за допомогою личинок земноводних (рис. 102). Як указано в «Авторському свідоцтві», новий спосіб очищення води від важких металів живими організмами відрізняється тим, що як біофільтратори використовуються личинки земноводних. Личинок безхвостих амфібій розміщують в очисних ставках. Земноводні фільтрують і адсорбують важкі метали із води з подальшим осадженням небезпечних елементів на дно водойми.

Приклад 1. Для очищення стічних вод від важких металів воду з промислових стоків після її охолодження до 15 °С подають у штучні ємкості або ставки, де розміщують личинки – 500 екз/м³. Вказана щільність дає змогу понизити концентрацію важких металів через добу до таких показників: заліза – до 0,06; марганцю – до 0,08; міді – до 0,015, цинку – до 0,02, свинцю – до 0,009, кадмію – до 0,02 мг/л.



МПФ Госзнака. 1979. Зак. 79-3083.

Рис. 102. Авторське свідоцтво на винахід нового методу використання біологічних об'єктів (личинки земноводних) в очисних спорудах для звільнення стічних вод від важких металів

Приклад 2. За тих же умов, але зі щільністю посадки личинок близько 1000 екз/м³, частка концентрації металів відповідно зменшується до 0,04; 0,05; 0,007; 0,01; 0,003; 0,01 мг/л.

Оптимальною для очищення стічних вод і нормального розвитку личинок земноводних є щільність їх посадки в межах 500 – 1000 екз/м³.

Личинки земноводних здійснюють фільтрацію і адсорбцію важких металів і переводять їх у металоорганічні сполуки, які осідають на дно водойм чи штучних ємкостей. В подальшому осад відбирають за допомогою насосів, висушують і вилучають метали. При використанні цього способу порівняно з традиційними ефективність очищення води від кадмію і марганцю зростає в 1,3, від міді – в 13, від заліза – у 26, свинцю і цинку – в 32 рази.

Розглянуті методи використання різних функцій тварин показують, що вони не тільки виконують важливу роль у різних біогеоценотичних процесах як структурні компоненти екосистем і біосфери в цілому, а й мають велике значення для вирішення гострих проблем сучасності – охорони й оздоровлення природних систем та загальної оптимізації довкілля. Це свідчить, що функціональна зоологія набула прикладного характеру у вирішенні важливих господарських проблем і сталому розвитку суспільства.

ПЕРЕЛІК КОМПЛЕКСНИХ КОНТРОЛЬНИХ РОБІТ З НАВЧАЛЬНОЇ ДИСЦИПЛІНИ «ФУНКЦІОНАЛЬНА ЗООЛОГІЯ»

№ 1

1. Охарактеризуйте екскреторну діяльність як кінцевий процес трофометаболічної діяльності тваринного населення.
2. Наведіть типи зоохорій. Розкрийте роль зоохорій у трансматерикових адвентивно-інвазійних процесах.
3. Охарактеризуйте процедуру виділення та обладнання пробних ділянок моніторингового профілю.

№ 2

1. В чому роль середовищевірної діяльності ссавців щодо зміни радіаційного забруднення едафотопу?
2. Охарактеризуйте роль екскрецій тварин у формуванні біологічної активності ґрунтів.
3. Наведіть фактори ґрунтоутворення в Україні.

№ 3

1. Проілюструйте зв'язки функціональної зоології з іншими науками.
2. Яка роль тварин у розповсюдженні хвороб людини? Наведіть приклади трансмісивних хвороб, їх збудників та носіїв.
3. Вкажіть методи кількісного обліку ссавців наземних екосистем у межах України. З якою метою проводиться абсолютний облік ссавців?

№ 4

1. Розкрийте зміст трофіки як основи формування зв'язків тварин з елементами, процесами та явищами наземних екосистем.

2. Охарактеризуйте гніздобудування як показник формування екологічної ніші окремих видів птахів.

3. Розкрийте методи визначення масштабів інтенсивності рийної діяльності ссавців.

№ 5

1. Охарактеризуйте використання тварин у процесі створення захисних функцій екосистем.

2. Яке місце займають тварини у загальному потоці енергії в екосистемі? Наведіть приклади.

3. Наведіть методи вивчення впливу рийної діяльності ссавців на фізико-хімічні параметри ґрунтів.

№ 6

1. Яке значення має рийна діяльність тварин в екосистемах? Наведіть приклади. Охарактеризуйте типи рийної діяльності.

2. Дайте загальну оцінку функціональної ролі тварин в екосистемі.

3. Які методи слід використовувати при оцінюванні розміру трофічної переробки біомаси?

№ 7

1. Наведіть класифікацію середовищевірної діяльності ссавців у ґрунотвірному процесі. Які класифікації є пріоритетними в межах України та країн ЄЕС?

2. Охарактеризуйте витоптувальну діяльність тварин у наземних екосистемах.

3. Які методи слід використовувати при оцінюванні розміру трофічної переробки екскреторного опаду ссавців?

№ 8

1. Чому тварини розглядаються як елементарні одиниці у формуванні консортивних зв'язків наземних екосистем? Чи може тварина бути детермінантом консорції?

2. Охарактеризуйте зоохорію як фактор збереження та розповсюдження елементів фітоценозу.

3. Які методи ви застосуєте при вивченні механічного впливу ссавців на біологічну активність ґрунтів?

№ 9

1. Опишіть роль тварин в утворенні вторинної біологічної продукції наземних екосистем.

2. Охарактеризуйте норну діяльність ссавців. Вкажіть роль нір в утворенні особливих екотипів та видів ґрунтової мезофауни.

3. Які методи ви застосуєте при вивченні впливу екскреторного опадку ссавців на біологічну активність ґрунтів?

№ 10

1. Наведіть та проілюструйте зв'язки функціональної зоології з іншими науками напряму «біологія».

2. Дайте загальну оцінку функціональної ролі тварин у наземних екосистемах. Вкажіть критерії оцінювання.

3. Вкажіть типи та характер рийної діяльності ссавців.

№ 11

1. Яке головне завдання функціональної зоології? Розкрийте предмет та завдання цієї науки. Вкажіть її значення у збереженні біологічного різноманіття України.

2. Охарактеризуйте роль рийної діяльності тварин. Які типи рийної діяльності вам відомі?

3. Чи можливе порушення ґрунтового покриву ссавцями? Якщо «так», то вкажіть масштаби.

№ 12

1. Охарактеризуйте тварин як трансформаторів середовища для інших тваринних організмів. Наведіть приклади.

2. Який механічний вплив здійснюють тварини на компоненти екосистеми? Вкажіть типи механічного впливу ссавців.

3. Як оцінити масштаби та значення випоптувальної діяльності ссавців у межах степових та лісових екосистем?

№ 13

1. Як відбувається вилучення фітомаси при живленні тварин рослинами? Які вам відомі непрямі витрати фітомаси?
2. Доведіть, що тварини є найважливішим джерелом утворення і існування біосфери.
3. Як відбувається формування зоонанорельєфу в степовій зоні України?

№ 14

1. Охарактеризуйте з екологічної точки зору позитивну роль степових лісів в умовах дефіциту вологи.
2. Як впливають ґрунтові безхребетні на стійкість степових лісо-насаджень?
3. Дайте визначення поняттю екскреторної діяльності ссавців та охарактеризуйте її роль у розвитку мікрофлори степових лісів України.

№ 15

1. Охарактеризуйте середовищевітвірну діяльність ссавців-ґрунторіїв на прикладі степових лісів України.
2. Як впливає витоптувальна діяльність тварин (тваринні стежки) на ґрунтову мезофауну? Наведіть приклади.
3. Що таке «дихання ґрунтів»? Вкажіть та охарактеризуйте вплив рийної діяльності мікромамалій на «дихання» ґрунтів.

№ 16

1. Дайте визначення та охарактеризуйте типи та характер рийної діяльності ссавців.
2. Охарактеризуйте фауну ґрунтових безхребетних як фактор плодючості ґрунтів. Наведіть приклади позитивного впливу тварин.
3. Що ви знаєте про функціональну роль ссавців в оптимізації ґрунтоутворення на ділянках рекультивації?

№ 17

1. Охарактеризуйте витоптувальну діяльність ссавців. За допомогою яких критеріїв можна оцінити її масштаби в різних екологічних умовах?

2. Як змінюється рослинний покрив у лісах степової зони України завдяки дії ґрунтової мезофауни?

3. Наведіть приклади та охарактеризуйте норний та поверхневий типи рийної діяльності ссавців степової зони України.

№ 18

1. Охарактеризуйте механічну діяльність ссавців та її вплив на формування фізико-хімічних властивостей ґрунтів. Наведіть приклади.

2. Що таке методика картографування? Яким чином її використовують для визначення горизонтальної структури біогеоценозу та встановлення загальної ефективності землерийв у формуванні фізико-хімічних особливостей ґрунту?

3. Дайте визначення рийної діяльності ссавців як важливого фактора в інтенсифікації мікробіологічного процесу ґрунтоутворення.

№ 19

1. Як впливає трофічна діяльність ссавців на ґрунтовірні процеси у степових лісах України?

2. Охарактеризуйте участь ссавців у біологічному кругообігу лісостепу. Наведіть приклади.

3. Які шляхи міграції забруднювальних речовин до ґрунтів та граничних територій ви знаєте?

№ 20

1. Охарактеризуйте вплив рийної діяльності ссавців на рослинний покрив в умовах степової зони України.

2. Що таке рийно-пронизуючий тип діяльності ссавців? Як впливають гризуни та комахоїдні ссавці на цей тип порушення ґрунту?

3. Визначте та наведіть приклади участі ссавців у первинній утилізації вторинної продукції.

№ 21

1. Як впливає рийна діяльність ссавців на різноманіття, кількісний склад, біомасу та функціональну структуру ґрунтової мезофауни? Наведіть приклади.

2. Охарактеризуйте утворення мишовин, байбачин, ховраховин, кротовин як виносний тип діяльності землерийів.

3. Дайте визначення поняттю «архітектоніка норних систем» на прикладі ховрашиних поселень.

№ 22

1. Як впливають метаболіти ссавців на хімічні властивості ґрунтів? Наведіть приклади.

2. Охарактеризуйте порушення ґрунтового покриву та визначте залежність їх розмірних параметрів від ґрунтових викидів.

3. Дайте визначення поняттю «розпушування ґрунту» та охарактеризуйте цей процес в умовах степових лісів.

№ 23

1. Як впливає рийна діяльність ссавців на β -радіоактивність ґрунтів? Наведіть приклади.

2. Як залежить збільшення мікрофлори від результату збільшення амоніфікаторів у ґрунтах степових лісів України?

3. Охарактеризуйте вплив стадно-перемісної діяльності диких тварин на мінералізаційний процес, що відбувається у ґрунтах.

№ 24

1. Охарактеризуйте картографічний метод дослідження перетворення едафотопу тваринами-ґрунторіями на прикладі хребетного та безхребетного (кріт і дощові черви).

2. Наведіть приклади зв'язків різних систематичних груп ссавців із ґрунтом.

3. Охарактеризуйте копально-розпушувальний тип діяльності кабанів, борсука та лисиці в умовах степових лісів України.

№ 25

1. Розкрийте закономірності впливу тваринного населення на середовище їх мешкання. Наведіть приклади.

2. Охарактеризуйте роль хижих ссавців у формуванні педофауни.

3. Дайте визначення поняттю «вологість» та поясніть її роль у поширенні кротовин у різних біогеоценозах.

№ 26

1. Як впливає рийна діяльність мікромамалій на «дихання» ґрунтів?
2. Охарактеризуйте роль мишоподібних гризунів та їх ґрунтових викидів в умовах степових лісів України.
3. Визначте роль хребетних тварин та їх міжбіогеоценозичні зв'язки в лісових біогеоценозах.

№ 27

1. Охарактеризуйте горизонтальне та вертикальне переміщення ґрунтових горизонтів ссавцями. Наведіть приклади.
2. Визначте роль хребетних тварин у формуванні біомаси та біологічної продуктивності в лісових біогеоценозах степової зони.
3. Які методики вивчення ферментативної активності ґрунтів ви знаєте? Охарактеризуйте їх.

№ 28

1. Яку роль відіграють ґрунтові безхребетні у кругообігу азоту та вуглецю в лісових біогеоценозах? Наведіть приклади.
2. Як здійснюється міграція радіоцезію по трофічному циклу: ґрунт – рослинність – тварини – ґрунт? Вкажіть джерела надходження цього елемента.
3. Що ви знаєте про застосування ферментативної активності ґрунтів як одного з діагностичних показників, який характеризує забруднення промисловими викидами?

№ 29

1. Дайте визначення та охарактеризуйте загальні закономірності ґрунтоутворення у степовій зоні.
2. Які особливості трофічної взаємодії типу «фітофаги – рослини» в екосистемах пасовищ ви знаєте? Наведіть приклади.
3. Охарактеризуйте методи дослідження впливу хребетних тварин на рослинний покрив та ґрунти.

№ 30

1. Охарактеризуйте роль травоядних ссавців та значення їх діяльності в утворенні органічної речовини в степових ґрунтах.
2. Яку роль виконують гризуни на сінокосах? Наведіть приклади негативного та позитивного впливу.
3. Як функціональна роль ссавців оптимізує ґрунтоутворення на ділянках рекультивациі? Наведіть приклади.

№ 31

1. Кого із засновників функціональної зоології ви знаєте?
2. Роль водних безхребетних у процесах самоочищення водойм.
3. Наведіть класифікацію біотичних зв'язків тварин в екосистемах і біосфері.

№ 32

1. Які міжнародні угоди та постанови сприяли розвитку функціональної зоології?
2. Яких паразитичних хребетних ви знаєте? Охарактеризуйте їх роль як збудників хвороб людини та тварин. Наведіть приклади.
3. Розкрийте значення риб-меліораторів як екологічних чинників, що сприяють оздоровленню водойм.

№ 33

1. Який внесок українських і російських зоологів й екологів у розвиток сучасної функціональної зоології?
2. Значення тваринних організмів у кругообігу хімічних елементів і речовин у біосфері.
3. Як можна використовувати земноводних для очищення води від важких металів у очисних спорудах?

ПЕРЕЛІК РЕКОМЕНДОВАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

I. ОСНОВНА ЛІТЕРАТУРА

1. *Акимов М. П.* Экология животных / М. П. Акимов. – К. : КДУ, 1959. – 175 с.
2. *Бигон М.* Экология. Особи, популяції и сообщества (в 2 т.) / М. Бигон, Дж. Харпер, К. Таунсенд. – М. : Мир, 1989. Т. 1. – 667 с.
3. *Богоров В. Г.* Жизнь моря / В. Г. Богоров. – М. : Молодая гвардия, 1954.
4. *Будыко М. И.* Глобальная экология / М. И. Будыко. – М. : Мысль, 1977.
5. *Булахов В. Л.* Біорізноманіття України. Дніпропетровська область. Ссавці (Mammalia) / В. Л. Булахов, О. Є. Пахомов. – Д. : ДНУ, 2006. – 356 с.
6. *Булахов В. Л.* Біологічне різноманіття України. Дніпропетровська область. Земноводні та плазуни (Amphibia et Reptilia) / В. Л. Булахов, В. Я. Гассо, О. Є. Пахомов. – Д. : ДНУ, 2007. – 420 с.
7. *Булахов В. Л.* Біологічне різноманіття України. Дніпропетровська область. Птахи: негоробцеподібні (Aves : Non-Passeriformes) / В. Л. Булахов, А. А. Губкін, О. Л. Пономаренко, О. Є. Пахомов. – Д. : ДНУ, 2008. – 624 с.
8. *Булахов В. Л.* Біологічне різноманіття України. Дніпропетровська область. Круглороті (Cyclostomata), Риби (Pisces) / В. Л. Булахов, Р. О. Новіцький, О. Є. Пахомов, О. О. Христов. – Д. : ДНУ, 2008. – 304 с.
9. *Верзилин Н. Н.* Биосфера, ее настоящее, прошлое и будущее / Н. Н. Верзилин. – М. : Просвещение, 1976. – 223 с.
10. *Голобородько К. К.* Біологічне різноманіття України. Дніпропетровська область. Вищі різновусі лускокрилі. Частина 1. (Lepidoptera: Lasiosampaioidea, Vombicoidea, Noctuoidea – частина) / К. К. Голобородько, І. Г. Плющ, О. Є. Пахомов; за заг. ред. проф. О. Є. Пахомова – Д. : ДНУ, 2010. – 296 с.
11. *Дажо Р.* Основы экологии / Р. Дажо. – М. : Прогресс, 1975. – 416 с.
12. *Дылис Н. В.* Основы биогеоценологии / Н. В. Дылис. – М. : МГУ, 1978. – 151 с.
13. *Зенкевич Л. А.* Фауна и биологическая продуктивность моря / Л. А. Зенкевич. – М. : Советская наука, 1951. Т. 1. – 588 с.

14. *Макфедьен Э.* Экология животных / Э. Макфедьен. – М. : Мир, 1965. – 375 с.
15. *Моисеев П. А.* Биологические ресурсы океана / П. А. Моисеев. – М. : Пищепромиздат, 1969. – 339 с.
16. *Наумов Н. П.* Экология животных / Н. П. Наумов. – М. : Высшая школа, 1963. – 618 с.
17. *Новиков Г. А.* Основы общей экологии и охраны природы / Г. А. Новиков. – Л. : ЛГУ, 1979. – 352 с.
18. *Одум Ю.* Экология (в 2 т.) / Ю. Одум. – М. : Мир, 1986. Т. 1. – 328 с, т. 2. – 376 с.
19. Основы лесной биогеоценологии / под ред. В. Н. Сукачова и Н. В. Дылиса. – М. : Наука, 1964. – 574 с.
20. *Пахомов А. Е.* Биогеоценологическая роль млекопитающих в почвообразовательных процессах степных лесов Украины (в 2 т.) / А. Е. Пахомов. – Д. : ДГУ, 1998. Т. 1. – 232 с., Т. 2. – 216 с.
21. *Пианка Э.* Эволюционная экология / Э. Пианка. – М. : Мир, 1981. – 400 с.
22. *Прокопенко О. В.* Біологічне різноманіття України. Дніпропетровська область. Павуки (Aranei) / О. В. Прокопенко, О. М. Кунах, О. В. Жуков, О. Є. Пахомов. – Д. : ДНУ, 2010. – 340 с.
23. *Риклефс Р.* Основы общей экологии / Р. Риклефс. – М. : Мир, 1979. – 424 с.
24. *Чернова Н. М.* Экология / Н. М. Чернова, А. М. Былова. – М. : Просвещение, 1981. – 225 с.

II. ДОДАТКОВА ЛІТЕРАТУРА

1. *Абатуров Б. Д.* Биопродукционный процесс в наземных экосистемах / Б. Д. Абатуров. – М. : Наука, 1979. – 128 с.
2. *Абатуров Б. Д.* Млекопитающие как компонент экосистемы / Б. Д. Абатуров. – М. : Наука, 1984. – 286 с.
3. *Алеев Ю. Г.* Нектон / Ю. Г. Алеев. – К. : Наукова думка, 1976. – 390 с.
4. *Белова Н. А.* Экология, микроморфология, антропогенез лесных почв степной зоны Украины / Н. А. Белова. – Д. : ДГУ, 1997. – 264 с.
5. Биоразнообразии и роль зооценоза в естественных и антропогенных экосистемах / Мат. II Междунар. науч. конф. – Д. : ДНУ. – 282 с.
6. Біорізноманіття та роль зооценозу в природних і антропогенних екосистемах / Мат. III Міжнар. наук. конф. – Д. : ДНУ, 2005. – 552 с.
7. Біорізноманіття та роль тварин в екосистемах / Мат. IV Міжнарод. наук. конф. – Д. : ДНУ, 2007. – 532 с.
8. *Богоров В. Г.* Жизнь океана / В. Г. Богоров. – М. : Знание, 1969. – № 6. – 64 с.
9. *Бондаренко Н. В.* Биологическая защита растений / Н. В. Бондаренко. – Ленинград, 1978.
10. *Вернадский В. И.* Биосфера. Избр. труды по биогеохимии / В. И. Вернадский. – М. : АН СССР, 1967.
11. *Владышевский Д. В.* Экология лесных птиц и зверей (Кормодобывание и его биоценотическое значение) / Д. В. Владышевский. – Новосибирск: Наука, 1980. – 264 с.
12. *Воронцов А. И.* Биологические основы защиты леса / А. И. Воронцов. – М. : Высшая школа, 1963. – 324 с.
13. *Гиляров М. С.* Зоологический метод диагностики почв / М. С. Гиляров. – М. : Наука, 1965.
14. *Гиляров М.* Жизнь в почве / М. Гиляров, Д. Криволуцкий. – М. : Молодая гвардия, 1985. – 192 с.
15. *Глазов М. В.* Роль животных в экосистемах еловых лесов / М. В. Глазов. – М. : Пасьева, 2004. – 240 с.
16. *Дювиньо П.* Биосфера и место в ней человека (Экологические системы и биосфера) / П. Дювиньо, М. Тант. – М. : Прогресс, 1973. – 255 с.
17. *Добринский Л. Н.* Функциональные связи мелких млекопитающих с растительностью в луговых биогеоценозах / Л. Н. Добринский.

ский, В. А. Давыдов, Ф. В. Кряжимский, Ю. М. Малафеев. – М. : Наука, 1983. – 161 с.

18. *Емельянов И. Г.* Разнообразие и его роль в функциональной устойчивости и эволюции экосистем / И. Г. Емельянов. – К., 1999. – 168 с.

19. *Зенкевич Л. А.* Биология морей СССР / Л. А. Зенкевич. – М. : АН СССР, 1963. – 739 с.

20. *Злотин Р. И.* Роль животных в биологическом круговороте лесостепных экосистем / Р. И. Злотин, К. С. Ходашова. – М. : Наука, 1974. – 200 с.

21. *Ильичев В. Д.* Общая орнитология / В. Д. Ильичев, Н. Н. Карташов, И. А. Шилов. – М. : Высшая школа, 1982. – 464 с.

22. *Иноземцев А. А.* Роль насекомоядных птиц в лесных биогеоценозах / А. А. Иноземцев. – Л. : ЛГУ, 1978. – 264 с.

23. *Камшилов М. М.* Эволюция биосферы / М. М. Камшилов. – М. : Наука, 1979. – 256 с.

24. *Козловская Л. С.* Роль беспозвоночных в трансформации органического вещества болотных почв / Л. С. Козловская. – Л. : Наука, 1976. – 212 с.

25. *Константинов А. С.* Общая гидробиология / А. С. Константинов. – М., 1972.

26. *Коппел Х.* Биологическое подавление вредных насекомых / Х. Коппел, Дж. Мартинс. – М. : Мир, 1980.

27. *Королькова Г. Е.* Влияние птиц на численность вредных насекомых / Г. Е. Королькова. – М. : АН СССР, 1963. – 128 с.

28. *Криволицкий Д. А.* Животный мир почвы / Д. А. Криволицкий. – М. : Знание, 1969. – 28 с.

29. *Криволицкий Д. А.* Почвенная фауна в кадастре животного мира / Д. А. Криволицкий, А. Д. Покаржевский, М. Г. Сизова. – Ротонна-Дону: РГУ, 1985. – 96 с.

30. *Курчева Г. Ф.* Роль почвенных животных в разложении и гумификации растительных остатков / Г. Ф. Курчева. – М., 1971.

31. *Маркевич О. П.* Основы паразитологии / О. П. Маркевич. – К. : Радянська школа, 1950. – 592 с.

32. *Молчанов А. А.* Продуктивность органической массы в лесах различных зон / А. А. Молчанов. – М. : Наука, – 172 с.

33. *Монченко В. И.* Свободноживущие циклопообразные копеподы Понто-Каспийского бассейна / В. И. Монченко. – К. : Наукова думка, 2003. – 351 с.

34. *Пахомов О. Є.* Функціональне різноманіття ґрунтової мезофауни заплавлених степових лісів в умовах штучного забруд-

нення середовища / О. Є. Пахомов, О. М. Кунах. – Д. : ДНУ, 2005. – 324 с.

35. *Перельман А. И.* Геохимия биосферы / А. И. Перельман. – М. : Наука, 1973.

36. *Покаржевский В. В.* Геохимическая экология наземных животных / В. В. Покаржевский. – М. : Наука, 1985. – 300 с.

37. Программа и методика биогеоценологических исследований / под ред. В. Н. Сукачева, Н. В. Дылиса. – М. : Наука, 1966. – 334 с.

38. Программа и методика биогеоценологических исследований / под ред. В. Н. Дылиса. – М. : Наука, 1974. – 403 с.

39. *Рафес П. М.* Биогеоценологические исследования растительно-ядных лесных насекомых / М. П. Рафес. – М. : Наука, 1980. – 168 с.

40. *Родин Л. Е.* Динамика органического вещества и биологический круговорот зольных элементов и азота в основных типах растительности земного шара / Л. Е. Родин, Н. И. Базелевич. – М.-Л. : Наука, 1965. – 253 с.

41. Роль животных в функционировании экосистем // Мат. Всесоюз. совещ. – М. : Наука, 1975. – 220 с.

42. *Синельников В. Е.* Проблемы чистой воды / В. Е. Синельников. – М. : Знание, 1978. – 68 с.

43. Средообразующая деятельность животных / Мат. Всесоюз. совещ. – М. : МГУ, 1970. – 102 с.

44. *Стриганова Б. Р.* Питание почвенных сапрофагов / Б. Р. Стриганова. – М. : Наука, 1980. – 244 с.

45. Структура и функционально-биогеоценологическая роль животного населения суши / Мат. Всесоюз. совещ. – М. : МГУ, 1967. – 119 с.

46. Структура та функціональна роль тваринного населення в природних та трансформованих екосистемах / I Міжнар. наук. конф. – Д. : ДНУ, 2001. – 247 с.

47. *Тишлер В.* Сельскохозяйственная экология / В. Тишлер. – М. : Колос, 1971. – 456 с.

48. *Тряпицын В. А.* Паразиты и хищники вредителей сельскохозяйственных культур / В. А. Тряпицын, В. А. Шапиро, В. А. Щепетильникова. – Л. : Колос, 1965.

49. *Формозов А. Н.* Звери, птицы и их взаимосвязи со средой обитания / А. Н. Формозов. – М. : Наука, 1976. – 310 с.

III. ОСНОВНА ЦИТОВАНА ТА ДОПОМІЖНА ЛІТЕРАТУРА

1. *Абатуров Б. Д.* О влиянии степных пеструшек на почвы / Б. Д. Абатуров // Почвоведение. – 1963. – № 2. – С. 95–101.
2. *Абатуров Б. Д.* Влияние роющей деятельности крота (*Talpa europaea* L.) на круговорот веществ в лесном биогеоценозе / Б. Д. Абатуров // Докл. АН СССР. – 1966. – Т. 168, № 4. – С. 935–937.
3. *Абатуров Б. Д.* Значение роющей деятельности животных для формирования окружающей среды / Б. Д. Абатуров // Средообразующая деятельность животных. – М. : МГУ, 1970а. – С. 72–74.
4. *Абатуров Б. Д.* Деятельность животных-землероев в почвах, её значение и основные пути изучения / Б. Д. Абатуров // Проблемы почвенной зоологии. Матер. IV Всесоюз. совещ. – М. : Наука, 1972. – С. 5.
5. *Абатуров Б. Д.* О механизмах естественной регуляции взаимоотношений растительной и животной фауны и растительности / Б. Д. Абатуров // Зоол. журн. – 1975. – № 5. – С. 714–751.
6. *Абатуров Б. Д.* Почвообразующая роль животных в биосфере / Б. Д. Абатуров // Биосфера и почвы. – М. : Наука, 1976. – С. 53–69.
7. *Абатуров Б. Д.* Об участии млекопитающих в разложении растительной органики и биологическом круговороте веществ / Б. Д. Абатуров // Проблемы почвенной зоологии. – Минск : Наука и техника, 1978. – С. 5–6.
8. *Абатуров Б. Д.* Роль млекопитающих в минерализации растительной органики / Б. Д. Абатуров // Пленарн. докл. II съезда Всесоюз. териол. о-ва. – М. , 1979а. – С. 3–13.
9. *Абатуров Б. Д.* Особенности трофических взаимодействий типа «фитофаги – растения» в экосистемах пастбищ / Б. Д. Абатуров // Фитофаги в растительном сообществе. – М. : Наука, 1980б. – С. 31–42.
10. *Абатуров Б. Д.* О функциональной роли диких позвоночных в биогеоценозах аридных территорий / Б. Д. Абатуров // Структурно-функциональная организация биогеоценозов. – М. : Наука, 1980в. – С. 250–269.
11. *Абатуров Б. Д.* Роль малых сусликов (*Citellus pygmaeus* Pall.) в формировании западного микроклимата и почв в Северном Прикаспии / Б. Д. Абатуров, Л. В. Зубкова // Почвоведение. – 1972. – № 5. – С. 59–67.
12. *Абатуров Б. Д.* О влиянии крота на почвы в лесу / Б. Д. Абатуров, Л. О. Карпачевский // Почвоведение. – 1965. – № 6. – С. 59–68.

13. *Абатуров Б. Д.* О влиянии крота на водно-физические свойства дерново-подзолистых почв / Б. Д. Абатуров, Л. О. Карпачевский // Почвоведение. – 1966а. – № 6. – С. 58–66.

14. *Абатуров Б. Д.* Роющая деятельность крота и её роль в почвообразовании в широколиственно-еловых лесах Московской области / Б. Д. Абатуров, Л. О. Карпачевский // Пробл. почвенной зоологии. – М. : Наука, 1966б. – С. 8–10.

15. *Акимов И. А.* Пищеварительные ферменты клещей *Caloglyphus berlesei* (Mich.), *Aleuroglyphus ovatus* (Group.) и возможность участия этих видов в почвообразовании / И. А. Акимов, В. В. Барабанова, В. Т. Горголь // Проблемы почвенной экологии. – Вильнюс, 1975. – С. 47–48.

16. *Алимов А. Ф.* Функциональная экология пресноводных двусторчатых моллюсков / А. Ф. Алимов. – Л. : Наука, 1981. – 92 с.

17. *Апостолов Л. Г.* Почвообразующая роль муравьев в лесных биогеоценозах юго-восточной Украины / Л. Г. Апостолов, В. Е. Лиховидов // Вопр. степного лесоведения. – Д. : ДГУ, 1973. – С. 101–106.

18. *Апостолов Л. Г.* Энергетическая оценка трофических связей бесхвостых амфибий в лесных биогеоценозах Приднестровья / Л. Г. Апостолов, Ю. П. Бобылев, В. Л. Булахов, Н. Ф. Константинова // Вопр. герпетологии. – Ленинград: Наука, 1977. – С. 15–16.

19. *Апостолов Л. Г.* Характеристика сезонной трофической роли массовых видов дуплогнезdnиков в условиях лесных биогеоценозов Присамарья / Л. Г. Апостолов, В. Л. Булахов, Н. С. Романеев // Вопр. степ. лесовед. и охраны природы. – Д. : ДГУ, 1975. – С. 167–180.

20. *Апостолов Л. Г.* Энергетическая оценка трофики птиц в лесных биогеоценозах степного Приднестровья / Л. Г. Апостолов, В. Л. Булахов, А. А. Губкин, Н. С. Романеев // Мат. 7-й Всесоюз. орнитол. конф. – К. : Наукова думка, 1977. Ч. 1. – С. 190–191.

21. *Атлавитите О. П.* Численность, биомасса дождевых червей в дубравах, смешанных лесах и влияние их на разложение опада и самоочищение почв от химических веществ / О. П. Атлавитите // Пробл. почвенной зоол. – Ашхабад, 1984. – С. 19.

22. *Башта Т. В.* Роль орнітохорії в процесі лісовідновлення / Т. В. Башта // Пріоритети орнітологічних досліджень. Мат. VIII наук. конф. орнітологів Заходу України. – Львів – Кам'янець-Подільський, 2003. – С. 95–97.

23. *Беклемишев В. Н.* О классификации биоценологических (симфизиологических) связей / В. Н. Беклемишев // ОИП Отд. биол. – 1951. Т. 56, вып. 5. – С. 3–30.

24. *Белоконь А. С.* Моллюски как фактор самоочищения водоемов / А. С. Белоконь, А. И. Дворецкий, О. А. Новицкая, Т. В. Лаврова // Структура и функциональная роль животного населения в природных и трансформированных экосистемах. – Д. : ДНУ, 2001. – С. 21–22.

25. *Бельгард А. Л.* О географическом и экологическом соответствии леса условиям местообитания / А. Л. Бельгард // Науч. докл. высш. шк. Биология. – 1958. – № 2. – С. 108–111.

26. *Бельгард А. Л.* Степное лесоведение / А. Л. Бельгард. – М. : Лесн. пром-сть, 1971. – 336 с.

27. *Бобылев Ю. П.* Изучение роли роющих бесхвостых амфибий в рекультивации шахтных отвалов Западного Донбасса / Ю. П. Бобылев // Биогеоценотические аспекты лесной рекультивации нарушенных земель Западного Донбасса. – Вып. 11. – Д. : ДГУ, 1980. – С. 132–138.

28. *Бригадиренко В. В.* Экологические аспекты взаимодействия муравьев (*Hymenoptera, Formicidae*) с подстилочными беспозвоночными в условиях степных лесов / В. В. Бригадиренко // Пит. степ. лісознав. та лісов. рекультивації земель. – Д. : ДНУ, 2005б. – Вып. 9. – С. 181–192.

29. *Булахов В. Л.* О путях оптимизации лесных биогеоценозов степной зоны юго-востока УССР / В. Л. Булахов // Тез. докл. конф. по биогеоценологии и методам учета численности вредителей сельскохозяйственных культур и леса. – М. : Наука, 1971. – С. 10–12.

30. *Булахов В. Л.* О роли позвоночных животных в формировании биомассы и биологической продуктивности в лесных биогеоценозах степной зоны юго-востока УССР / В. Л. Булахов // Вопр. степ. лесовед. – Д. : ДГУ, 1972. – Вып. 3. – С. 132–141.

31. *Булахов В. Л.* К вопросу о классификации средообразующей деятельности позвоночных животных / В. Л. Булахов // Вопр. степ. лесовед. – Д. : ДГУ, 1973а. – Вып. 4. – С. 111–116.

32. *Булахов В. Л.* Характеристика средообразующей деятельности позвоночных животных в лесах степной зоны юго-востока УССР / В. Л. Булахов // Вопр. степ. лесовед. – Д. : ДГУ, 1973б. – Вып. 4. – С. 117–125.

33. *Булахов В. Л.* Биогеоценотична роль наземних хребетних тварин в залісенні степової зони УРСР / В. Л. Булахов // Біогеоценолог. дослідж. на Україні. – Львів, 1975а. – С. 58–60.

34. *Булахов В. Л.* Влияние роющей деятельности кабана на физико-химические и биогеоценотические свойства почв лесных биогеоценозов / В. Л. Булахов // Копытные фауны СССР. Экология, морфология, использование и охрана. – Л. : Наука, 1975а. – С. 159–161.

35. Булахов В. Л. Влияние роющей деятельности крота на физико-химические свойства почв лесов степной зоны юго-востока УССР / В. Л. Булахов // Проблемы почвенной зоологии. Мат. докл. V Всесоюз. совещ. – Вильнюс, 1975б. – С. 85–87.

36. Булахов В. Л. Консортивные связи в средообразующей деятельности позвоночных животных в степных лесах УССР / В. Л. Булахов // Значение консортивных связей в организации биогеоценозов: II Всесоюз. совещ. – Пермь, 1976. – С. 274–277.

37. Булахов В. Л. Млекопитающие степных лесов и их значение / В. Л. Булахов // Вопр. степ. лесовед. и охраны природы. – Д. : ДГУ, 1977а. – С. 138–143.

38. Булахов В. Л. Позвоночные животные лесных биогеоценозов юго-востока Украины / В. Л. Булахов // Лесоведение. – 1977б. – № 4. – С. 65–74.

39. Булахов В. Л. Роль амфибий в энергетическо-материальном обмене в лесных озерах степной зоны УССР / В. Л. Булахов // Круговорот вещества и энергии в водоемах. – Листвничное-на-Байкале, 1977в. – С. 286–290.

40. Булахов В. Л. Энергетический баланс птиц в лесных экосистемах степного Приднепровья / В. Л. Булахов // Мат. VII Всесоюз. орнитолог. конф. – К. : Наукова думка, 1977г. Ч. 1. – С. 208–209.

41. Булахов В. Л. Биомасса и продуктивность позвоночных животных лесных биогеоценозов степной зоны Украины / В. Л. Булахов // Биогеоценология, антропогенные изменения растительного покрова и их прогнозирование. – К. : Наукова думка, 1978а. – С. 102.

42. Булахов В. Л. Энергетический баланс позвоночных животных в лесных биогеоценозах степной зоны юго-востока Украины / В. Л. Булахов // Структурно-функциональные особенности естественных и искусственных биогеоценозов. – Д. : ДГУ, 1978б. – С. 44.

43. Булахов В. Л. Влияние роющей деятельности амфибий на почвы и их роль в межбиогеоценологических обменных процессах в лесных биогеоценозах степной зоны Приднепровья / В. Л. Булахов // Пробл. почв. зоологии. – Минск: Наука и техника, 1978. – С. 37–38.

44. Булахов В. Л. Влияние шахтной подработки лесной поймы р. Самары на смену пищевого и территориального поведения озерной лягушки / В. Л. Булахов // Управление поведением животных. – М. : Наука, 1978г. – С. 44–45.

45. Булахов В. Л. Трофическая роль хищных млекопитающих в лесных биогеоценозах степной зоны Украины / В. Л. Булахов //

Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих. – М. :Наука, 1979. – С. 16–17.

46. Булахов В. Л. Фауна позвоночных животных как структурный компонент лесных биогеоценозов степной зоны Украины: Автореф. дисс. ... д-ра биол. наук / В. Л. Булахов. – Д. : ДГУ, 1980. – 50 с.

47. Булахов В. Л. Роль позвоночных животных в трансформации и потоке энергии в лесных биогеоценозах степной зоны УССР / В. Л. Булахов // Биогеоценологические особенности лесов Присамарья и их охрана. – Д. : ДГУ, 1981а. – С. 139–153.

48. Булахов В. Л. Роль птиц в межбиогеоценозных и межпарцеллярных связях в экстраэкологических лесных экосистемах / В. Л. Булахов // Экология и охрана птиц. – Кишинев : Штиинца, 1981. – С. 34.

49. Булахов В. Л. Роль млекопитающих в межэкосистемных и парцеллярных связях в лесных биогеоценозах степной зоны Украины / В. Л. Булахов // Тез. докл. III Всесоюз. териолог. о-ва. – М. : Наука, 1982. Т. 1. – С. 164–165.

50. Булахов В. Л. Зооэкологические основы оптимизации лесных биогеоценозов и конструирования лесных насаждений в степной зоне Украины / В. Л. Булахов // Биогеоценологические исследования степных лесов, их охрана и рациональное использование. – Вып. 13. – Д. : ДГУ, 1982. – С. 123–132.

51. Булахов В. Л. Энергетический баланс млекопитающих в лесных экосистемах степной зоны Украины / В. Л. Булахов // Тез. докл. IV съезда Всесоюз. териолог. о-ва. – М. , 1986а. – Т. 1. – С. 171–172.

52. Булахов В. Л. Трофическая роль пресмыкающихся в лесных биогеоценозах степной зоны Украины / В. Л. Булахов // Вопр. степ. лесовед. и лесной рекультивации почв. – Д. : ДГУ, 1986. – С. 126–135.

53. Булахов В. Л. Роль позвоночных животных в межбиогеоценологических связях в лесных биогеоценозах степной зоны Украины / В. Л. Булахов // Охрана и рациональное использование защитных лесов степной зоны. – Д. : ДГУ, 1987. – С. 87–92.

54. Булахов В. Л. Место позвоночных животных в лесных биогеоценозах / В. Л. Булахов // Мониторинговые исследования экосистемы степной зоны, их охрана и рациональное использование. – Д. : ДГУ, 1988. – С. 145–151.

55. Булахов В. Л. Роль рукокрылых в степных лесах центрально-степного Приднестровья / В. Л. Булахов // Тез. докл. V Всесоюз. териолог. о-ва. – М. : Наука, 1990. Т. 2. – С. 266.

56. Булахов В. Л. Интегральная роль позвоночных в регуляции численности фитофагов искусственных насаждений на плакоре в степи /

В. Л. Булахов // Регуляция в живых системах: сб. научн. тр. – Д. : ДДУ, 1998. – С. 16–19.

57. Булахов В. Л. Значение земноводных и пресмыкающихся в формировании биологической продуктивности степных лесов Украины / В. Л. Булахов // Пробл. фундамент. та приклад. екології. Мат. І Міжнар. наук. конф. – Кривий Ріг, 1999а. Ч. 2. – С. 7–11.

58. Булахов В. Л. Функциональная роль высших гетеротрофов в становлении и эволюции лесных экосистем / В. Л. Булахов // Екологія та ноосферологія. – 1999б. – Т. 6, № 1–2. – С. 148–153.

59. Булахов В. Л. Роль функциональной зоологии в развитии общей экологии и экономико-экологическом образовании / В. Л. Булахов // Вісн. Дніпропетр. ун-ту. Біологія. Екологія. – Вип. 8, т. 2. – 2000. – С. 8–12.

60. Булахов В. Л. Функциональное значение земноводных в различных экосистемах степного Приднпровья / В. Л. Булахов // Структура та функціональна роль тваринного населення в природних та трансформованих екосистемах. – Д. : ДНУ, 2001а. – С. 117–119.

61. Булахов В. Л. Функциональная зоология как новое направление в развитии общей экологии / В. Л. Булахов // Питання степового лісознавства та лісової рекультивації земель. – Д. : ДНУ, 2001б. – С. 192–197.

62. Булахов В. Л. Трофическая роль млекопитающих-фитофагов в лесных биогеоценозах степного Приднпровья / В. Л. Булахов // Вісн. Дніпропетр. ун-ту. Біологія. Екологія. – Вип. 11, т. 1. – 2003. – С. 142–146.

63. Булахов В. Л. Структурно-функциональная зоология как составная часть современной классической экологии / В. Л. Булахов // Пробл. науки, освіти та управління. Зб. наук. пр. – Харків : ХНУ, 2004. Вип. 6. – С. 53–55.

64. Булахов В. Л. Основные понятия функциональной зоологии / В. Л. Булахов // Современные проблемы зоологии и ботаники. Мат. Междунар. конф., посв. 140-летию основания Одесского нац. ун-та им. И. И. Мечникова, кафедра зоологии ОНУ, зоол. муз., и 120-й годовщине И. И. Пузанова. – Одесса, 2005. – С. 33–34.

65. Булахов В. Л. Оценка косвенных потерь биомассы при осуществлении трофики млекопитающих / В. Л. Булахов // Биоразнообразие и роль зооценоза в естественных и антропогенных экосистемах. Мат. III Междунар. конф. – Д. : ДНУ, 2005в. – С. 460–461.

66. Булахов В. Л. Зооценоз як біогеоценотичний чинник екологічної реабілітації відпрацьованих земель на марганцево-гірничих розробках / В. Л. Булахов // Пробл. лісов. рекультивації порушених земель України. Тези доп. Міжнар. наук. конф. – Д. : ДНУ, 2006. – С. 162–164.

67. Булахов В. Л. Роль амфибий в биологической продуктивности малых рек степной зоны УССР / В. Л. Булахов, О. С. Аврамова // Самоочищение, биопродуктивность и охрана водоемов и водостоков Украины. – К. : Наукова думка, 1975. – С. 132–134.

68. Булахов В. Л. Энергетическая оценка процесса репродукции амфибий и его влияние на продуктивность биогеоценозов / В. Л. Булахов, Ю. П. Бобылев // Биогеоценология, антропогенные изменения растительного покрова и их прогнозирование. – К. : Наукова думка, 1978. – С. 103.

69. Булахов В. Л. Земноводные и пресмыкающиеся и их роль в жизни степных лесов / В. Л. Булахов, Ю. П. Бобылев, Н. Ф. Константинова // Вопр. степ. лесовед. и охраны природы. – Д. : ДГУ, 1977. – Вып. 8. – С. 124–130.

70. Булахов В. Л. Питание и трофическая роль земноводных в степных лесах Украины / В. Л. Булахов, В. Я. Гассо, Н. Л. Губанова // Мат. I конф. Укр. герпетолог. т-ва. – К. : Зоомузей НАН України, 2005. – С. 32–35.

71. Булахов В. Л. Энергетический баланс земноводных лесных экосистем центрально-степного Приднестровья / В. Л. Булахов, Н. Л. Губанова // Мат. II Всеукр. науч.-практ. конф. «Україна наукова». – Д. : Наука і освіта, 2002. Т. 11. – С. 36–37.

72. Булахов В. Л. Роющие земноводные как естественные экологические факторы формирования физических свойств почв в лесных биогеоценозах степной зоны Украины / В. Л. Булахов, Н. Л. Губанова // Экология и биология почв. Мат. Междунар. науч. конф. – Ростов-на-Дону, 2005. – С. 73–75.

73. Булахов В. Л. Птицы степных лесов Приднестровья, их значение в жизни леса и мероприятия по их привлечению / В. Л. Булахов, А. А. Губкин, Н. С. Романеев // Вопр. степ. лесовед. и охраны природы. – Д. : ДГУ, 1977. – С. 131–137.

74. Булахов В. Л. Функциональная роль высших гетеротрофов в выработке экологической устойчивости лесных биогеоценозов в условиях антропогенного пресса в степной зоне Украины / В. Л. Булахов, А. А. Губкин, А. Е. Пахомов и др. // Вісн. Дніпропетр. ун-ту. Біологія. Екологія. – Д. : ДДУ, 1997. Вип. 3. – С. 113–119.

75. Булахов В. Л. Влияние мышевидных грызунов на интенсивность разложения подстилки в пойменных лесных биогеоценозах Присамарья / В. Л. Булахов, А. А. Дубина, А. А. Рева // Биогеоценологические исследования лесов техногенных ландшафтов степей Украины. – Д. : ДГУ, 1989. – С. 162–167.

76. Булахов В. Л. Биоразнообразие как функциональная основа экосистем / В. Л. Булахов, И. Г. Емельянов, А. Е. Пахомов // Вісн. Дніпропетр. ун-ту. Біологія. Екологія. – Вип. 11, т. 1. – 2003. – С. 3–8.

77. Булахов В. Л. Значение биоразнообразия в становлении экологической устойчивости и функционировании экосистем / В. Л. Булахов, И. Г. Емельянов, А. Е. Пахомов // Биоразнообразие и роль зооценоза в естественных и антропогенных экосистемах. Мат. II Междунар. науч. конф. – Д. : ДНУ, 2003. – С. 6–7.

78. Булахов В. Л. Влияние экскреторного опада птиц на скорость круговорота веществ и накопления в почвах байрачных дубрав степного Приднепровья азота, фосфора и калия / В. Л. Булахов, А. Г. Компаниец // Актуал. пробл. изучения и охраны птиц Европы и северной Азии. – Казань, 2001. – С. 120–121.

79. Булахов В. Л. Роль трофометаболитов птиц в формировании комплекса НРК в почвах байрачных дубрав Присамарья / В. Л. Булахов, А. Г. Компаниец // Пит. степ. лісознавства та лісов. рекультивациі земель. – Вип. 6. – Д. : ДНУ, 2002. – С. 104–107.

80. Булахов В. Л. Вплив екскрецій птахів на сумарне накопичення амінокислот у байрачних дібровах степової Наддніпрянщини / В. Л. Булахов, А. Г. Компаниец // Пріоритети орнітологічних досліджень. Мат. VIII наук. конф. орнітологів Заходу України. – Львів – Кам'янець-Подільський, 2003. – С. 107.

81. Булахов В. Л. Вплив екскреторної діяльності птахів на накопичення азоту, фосфору та калію в ґрунтах заплавних дібров степової України / В. Л. Булахов, А. Г. Компаниец, О. Є. Пахомов. – Львів – Чернівці, 1995. – С. 20–21.

82. Булахов В. Л. Практические основы создания биоты при лесной рекультивации техногенных ландшафтов / В. Л. Булахов, Ж. А. Костюченко // Мат. IV Міжнар. конф. «Наука і освіта». – Д. , 2001. Т. 7. – С. 38.

83. Булахов В. Л. Образование вторичных экосистем на отработанных землях марганцеворудных разработок, их значение и оптимизация / В. Л. Булахов, Н. Л. Лебединец, В. Н. Романенко // Рациональне використання рекультивованих та еродованих земель. Мат. Міжнар. наук. -практ. конф. – Д., 2002. – С. 120–122.

84. Булахов В. Л. Воздействие копытных на накопление азота, фосфора и калия в почвах аренных лесов степного Приднепровья / В. Л. Булахов, Л. А. Леонова // Пробл. почв. зоологии. – Новосибирск, 1991. – С. 188.

85. Булахов В. Л. Млекопитающие-почворои как экологический механизм образования и оптимизации естественного лесовозобновления в степных лесах Приднепровья / В. Л. Булахов, Е. А. Лукацкая // Наука і освіта – 98. Мат. I Міжнар. конф. – Д. : Наука і освіта, 1998. – Т. 23 – С. 1000.

86. Булахов В. Л. Реакция растительного покрова искусственных лесных насаждений на факторы средообразующего воздействия микромаммалий / В. Л. Булахов, Е. А. Лукацкая // Пробл. сучасної екології. Тез. доп. Міжнар. конф. – Запоріжжя, 2000. – С. 89.

87. Булахов В. Л. Степень воздействия бесхвостых амфибий на фитофагов в степных лесах Украины / В. Л. Булахов, Т. В. Макарова // Вопр. герпетологии. – Ленинград: Наука, 1981. – С. 25.

88. Булахов В. Л. Влияние роющей деятельности норных птиц на свойства почвы в Приднепровье / В. Л. Булахов, О. М. Мясодова // Пробл. почв. зоологии. – Минск: Наука и техника, 1978. – С. 38–39.

89. Булахов В. Л. Влияние роющей деятельности крота на выделение почвой CO_2 в лесных экосистемах / В. Л. Булахов, В. Н. Новосел // Животный мир Белорусского Полесья: охрана и рациональное использование. – Гомель, 1983. – С. 107–108.

90. Булахов В. Л. Влияние роющей деятельности обыкновенной чесночницы на выделение почвой CO_2 в долинных лесах степной зоны Украины / В. Л. Булахов, В. Н. Новосел // Вопр. герпетологии. – Ленинград: Наука, 1985. – С. 39.

91. Булахов В. Л. Влияние роющей деятельности мышевидных грызунов на интенсивность «дыхания» почв в лесных биогеоценозах степной зоны Украины / В. Л. Булахов, В. Н. Новосел, А. Е. Пахомов // Грызуны. – Л. : Наука, 1983. – С. 479–480.

92. Булахов В. Л. Влияние фитофагов-млекопитающих на скорость минерализации подстилки в лесных биогеоценозах степной зоны Украины / В. Л. Булахов, А. Е. Пахомов // Роль подстилки в лесных биогеоценозах. – М. : Наука, 1983. – С. 31–32.

93. Булахов В. Л. Влияние роющей деятельности млекопитающих на почвенные процессы в степной зоне Украины // В. Л. Булахов, А. Е. Пахомов // IX Междунар. коллокви. по почвенной зоологии. – Вильнюс, 1985. – С. 39.

94. Булахов В. Л. Роющая деятельность млекопитающих как экологический фактор почвенных процессов в степных лесах Украины / В. Л. Булахов, А. Е. Пахомов // Почв. фауна и почв. плодородие. – М. : Наука, 1987. – С. 287–289.

95. Булахов В. Л. Влияние роющей деятельности большого тушканчика на почвенный покров степных и луговых экосистем Центрального Приднепровья / В. Л. Булахов, А. Е. Пахомов // Тушканчики фауны СССР. – Нукус: Фан, 1988. – Т. 2. – С. 287–289.

96. Булахов В. Л. Влияние роющей деятельности мелких грызунов на становление биологической активности почв байрачных дубрав степной зоны Украины / В. Л. Булахов, А. Е. Пахомов // Грызуны. – Свердловск, 1988. – Т. 2 – С. 109–110.

97. Булахов В. Л. Влияние экскреторной деятельности копытных на интенсивность выделения почвой CO_2 в лесных биогеоценозах Присамарья / В. Л. Булахов, А. Е. Пахомов // Антропогенные воздействия на лесные экосистемы степной зоны. – Д. : ДГУ, 1990. – С. 119–127.

98. Булахов В. Л. Роль экскреторной деятельности млекопитающих в развитии микрофлоры почв пойменных дубрав Присамарья / В. Л. Булахов, А. Е. Пахомов // Вопр. степ. лесовед. – Д. : ДГУ, 1997. – Вып. 1. – С. 126–134.

99. Булахов В. Л. Средообразующая деятельность млекопитающих как биотический фактор преждевременной деградации почвенного покрова степных лесов промышленного Приднепровья / В. Л. Булахов, А. Е. Пахомов // Антропогенная деградация почвенного покрова и меры её предупреждения. – М., 1998а. – Т. 2. – С. 220–221.

100. Булахов В. Л. Экскреторная деятельность млекопитающих как фактор в образовании устойчивости эдафотопов / В. Л. Булахов, А. Е. Пахомов // Пит. степ. лісознав. та лісов. рекультивациі земель. – Д. : ДДУ, 1998б. – Вип. 2. – С. 165–169.

101. Булахов В. Л. Средообразующая деятельность млекопитающих как биотический механизм в биотехнологическом процессе образования экологической устойчивости почв в условиях техногенеза / В. Л. Булахов, А. Е. Пахомов // Новое в экологии и жизнедеятельности. Докл. Междунар. экол. конгресса. – СПб. : БГТУ, 2000а. – Т. 2. – С. 523–525.

102. Булахов В. Л. Середовищетвірна функція хребетних як екологічний механізм тривалого життя біогеоценозів / В. Л. Булахов, А. Е. Пахомов // Пробл. сучасної екології. – Запоріжжя, 2000б. – С. 90.

103. Булахов В. Л. Функціональна роль гетеротрофної частини екосистем та її класифікація / В. Л. Булахов, А. Е. Пахомов // Біорізномобразіє і роль зооценоза в естественних і антропогенних екосистемах. Мат. III Междунар. конф. – Д. : ДНУ, 2005. – С. 113–115.

104. Булахов В. Л. Метаболический опад млекопитающих как системный фактор регуляции круговорота веществ и почвообита-

ния в степных лесах / В. Л. Булахов, А. Е. Пахомов, Л. И. Буза // Регуляция в живых системах. – Д. : ДГУ, 1998. – С. 19–25.

105. Булахов В. Л. Средообразующая деятельность позвоночных-фитофагов в системе гомеостаза почвообразовательного процесса в условиях загрязнения почв лесных насаждений выхлопными выбросами автотранспорта / В. Л. Булахов, А. Е. Пахомов, А. Г. Компаниец // Пробл. индустриальных регионов: менеджмент и экология. – Запорожье, 1998. – С. 114–116.

106. Булахов В. Л. Влияние экскреторной деятельности мышевидных грызунов на микрофлору почв в байрачных дубравах / В. Л. Булахов, А. Е. Пахомов, Ю. Л. Кульбабченко // Животный мир Белорусского Полесья: охрана и рациональное использование. – Гомель, 1988. – Ч. I. – С. 63–65.

107. Булахов В. Л. Влияние экскреторной деятельности микромаммалий на формирование в почве комплекса НРК в условиях искусственных дубовых насаждений степной зоны Украины / В. Л. Булахов, А. Е. Пахомов, Л. А. Леонова // Биомониторинг лесных экосистем степной зоны. – Д. : ДГУ, 1992. – С. 177–183.

108. Булахов В. Л. Характеристика конструктивно-роющей деятельности хищных млекопитающих в заповедных байрачных и долинных лесах Присамарья / В. Л. Булахов, А. Е. Пахомов, Е. А. Лукацкая // Роль охоронюваних природних територій у збереженні біорізноманіття. – Канів, 1998. – С. 195–196.

109. Булахов В. Л. Средообразующая деятельность млекопитающих как биогеоэцотический механизм образования защитных функций лесных экосистем в условиях степи и при техногенном прессинге / В. Л. Булахов, А. Е. Пахомов, Е. А. Лукацкая и др. // Вісн. Дніпропетр. ун-ту. Біологія. Екологія. – Д. : ДНУ, 2000. Вип. 8, т. 2. – С. 111–115.

110. Булахов В. Л. Средообразующая деятельность млекопитающих как антипрессинговый фактор загрязнения почв тяжелыми металлами в степных лесах / В. Л. Булахов, А. Е. Пахомов, Е. А. Лукацкая, Л. В. Грачева // Тез. докл. VI съезда териолог. о-ва. – М., 1999. – С. 39.

111. Булахов В. Л. Вплив середовищтвірної ролі ссавців на утворення механізму самоочищення ґрунтів від забруднення і перспективи їх використання / В. Л. Булахов, О. С. Пахомов, О. В. Міхеєв, О. А. Рева // Екологічна токсикологія на порозі XXI століття. – К., 1997, вип. 1. – С. 27–29.

112. Булахов В. Л. Роль мышевидных грызунов в экстраэональных лесных биогеоэценозах и регуляция их численности / В. Л. Булахов, А. Е. Пахомов, А. А. Рева // Динамика зооэценозов, проблемы охраны и

рационального использования животного мира Белоруссии. – Минск: Наука и техника, 1989. – С. 195–196.

113. Булахов В. Л. Значение лося в степных лесах и сочетание интересов охотничьего и лесного хозяйств / В. Л. Булахов, А. Е. Пахомов, А. А. Рева // Вопр. современ. охотовед. – М., 1999. – С. 145–151.

114. Булахов В. Л. Функциональная деятельность позвоночных в трансформированных системах как экологическая биотехнология снижения техногенных рисков / В. Л. Булахов, А. Е. Пахомов, А. А. Рева // Безопасность жизнедеятельности в XXI веке. Мат. Междунар. симп. – Д., 2001. – С. 65–66.

115. Булахов В. Л. Функціональна роль тварин як біогеоценотична основа збереження довкілля в індустріальних регіонах / В. Л. Булахов, О. Є. Пахомов, О. А. Рева // Екологічні проблеми довкілля та шляхи їх вирішення. Міжнар. наук. конф. – Полтава, 2002а. – С. 43–44.

116. Булахов В. Л. Структурно-функциональная организация зооценоза степных лесов / В. Л. Булахов, А. Е. Пахомов, А. А. Рева // Достижения современной биологии и биологическое образование. Тр. Международ. науч. -практ. конф. – Минск : БГУ, 2002б. – С. 13–19.

117. Булахов В. Л. Интегральная оценка средообразующего воздействия млекопитающих в образовании механизмов экологической устойчивости эдафотопы степных лесов / В. Л. Булахов, А. Е. Пахомов, А. А. Рева // Териофауна России и сопредельных территорий. Матер. VII съезда териол. о-ва. – М., 2003. – С. 61.

118. Булахов В. Л. Сучасні проблеми функціональної зоології та її роль в екологічній реабілітації трансформованих екосистем / В. Л. Булахов, О. Є. Пахомов, О. А. Рева // Сучасні проблеми зоологічної науки. Мат. Всеукр. наук. наради, присв. 170-річчю заснування кафедри зоології та 100-річчю з дня народження проф. О. Б. Кістяківського. – К. : КНУ, 2004. – С. 24–25.

119. Булахов В. Л. Млекопитающие как оптимизирующий экологический фактор лесных насаждений, функционирующих в аридных зонах / В. Л. Булахов, А. Е. Пахомов, А. А. Рева // Млекопитающие как компонент аридных экосистем (ресурсы, фауна, экология, мед. значение и охрана). – М. : ИПЭЭ РАН, 2004а. – С. 27–28.

120. Булахов В. Л. Роль млекопитающих в восстановлении анаэробной микрофлоры в условиях загрязнения почв тяжелыми металлами / В. Л. Булахов, А. Е. Пахомов, А. А. Рева // Экологические проблемы Полесья и сопредельных территорий. Мат. VI Международ. научн. -практ. конф. – Гомель, 2004б. – С. 29–30.

121. Булахов В. Л. Заповедно-охраняемые территории как перво-степенная мера сохранения биоразнообразия и функциональных групп биоты / В. Л. Булахов, А. Е. Пахомов, А. А. Рева // Мат. науч. -практ. конф. «Проблемы развития природно-заповедного фонда Днепропетровской области и пути привлечения молодежи к их решению». – Д. : Гамалия, 2005. – С. 4–7.

122. Булахов В. Л. Историческое развитие функциональной зоологии / В. Л. Булахов, А. Е. Пахомов, А. А. Рева // Современ. пробл. зоологии и экологии. Мат. Междунар. конф. , посв. 140-летию основ. Одесского нац. ун-та им. И. И. Мечникова, каф. зоологии ОНУ, зоол. муз. , и 120-й годовщине И. И. Пузанова. – Одесса, 2005. – С. 31–33.

123. Булахов В. Л. Влияние роющей деятельности млекопитающих на формирование разнообразия животного населения почв в степных лесах Украины / В. Л. Булахов, А. Е. Пахомов, А. А. Рева // Экологическое разнообразие почвенной биоты и биопродуктивности почв. Мат. IV (XIV) Всерос. совещ. по почвенной зоологии. – Тюмень, 2005а. – С. 54–55.

124. Булахов В. Л. Роль млекопитающих в восстановлении экологических функций почв при техногенном загрязнении их тяжелыми металлами / В. Л. Булахов, А. Е. Пахомов, А. А. Рева // Экология и биология почв. Мат. Междунар. научн. конф. – Ростов-на-Дону, 2005б. – С. 74–48.

125. Булахов В. Л. Зоогенні механізми утворення захисного блоку екосистем в умовах посиленого тиску антропогенних чинників в індустріальних регіонах / В. Л. Булахов, О. Є. Пахомов, О. А. Рева // Тези доп. Міжнар. наук. -практ. конф. «І Всеукр. з'їзд екологів». – Вінниця: Універсун, 2006. – С. 152.

126. Булахов В. Л. Организация заповедных территорий для сохранения важнейших функциональных групп позвоночных в условиях усиленного техногенного пресса / В. Л. Булахов, А. Е. Пахомов, А. А. Рева, Н. Л. Губанова // Состояние природных комплексов Крымского природного заповедника и других заповедных территорий Украины, их изучение и охрана. Мат. науч. конф., посвященной 80-летию Крымского природного заповедника. – Алушта, 2003. – С. 9–11.

127. Булахов В. Л. Средообразующая деятельность животных как научно-практическая платформа в системе мер по оптимизации окружающей среды / В. Л. Булахов, А. Е. Пахомов, А. А. Рева, Е. А. Лукацкая // Франція та Україна: науковий досвід у контексті діалогу національних культур. – Д. : Арт-Прес, 1998. Т. 2, ч. 3. – С. 6–7.

128. Булахов В. Л. Функциональное значение пресмыкающихся в лесных экосистемах центрально-степного Приднестровья / В. Л. Булахов, Л. Н. Перельгина // Биоразнообразии и роль зооценоза в естественных и антропогенных экосистемах. Мат. II Междунар. науч. конф. – Д. : ДНУ, 2003. – С. 188–189.

129. Булахов В. Л. Вчення про біорізноманіття та функціональні основи зоології як новітня ефективна технологія у сучасному педагогічному процесі / В. Л. Булахов, О. А. Рева // Мат. Всеукр. наук. конф. – К. : Науковий світ, 2000. – С. 30–35.

130. Булахов В. Л. Пути сохранения биоразнообразия высших гетеротрофов во вторичных экосистемах на обработанных землях марганцевых разработок Орджоникидзевского ГОКа / В. Л. Булахов, В. Н. Романенко, В. В. Посталовский, Н. Л. Лебединец // Биоразнообразии и роль зооценоза в естественных и антропогенных экосистемах. Мат. II Междунар. науч. конф. – Д. : ДНУ, 2003. – С. 190–191.

131. Булахов В. Л. Організація заповідно-охоронних територій у вторинних екосистемах. Шлях до відновлення екологічно стійкого розвитку індустріальних регіонів / В. Л. Булахов, В. Н. Романенко, В. В. Тарасов // Екологія та природокористування. – Д. : ІППЕ НАНУ, 2000. – Вип. 2. – С. 161–171.

132. Булахов В. Л. Характеристика биомассы и продуктивности амфибий лесных биогеоценозов юго-востока Украины / В. Л. Булахов, Т. В. Руднева // Биогеоценология, антропогенные изменения растительного покрова и их прогнозирование. – К. : Наукова думка, 1978. – С. 103–104.

133. Булахов В. Л. О средообразующей деятельности новых видов копытных в лесах степной зоны юго-востока УССР / В. Л. Булахов, В. П. Черныш // Развитие охотничьего хозяйства УССР. – К., 1973. – С. 151–153.

134. Булахов В. Л. Зоогенный опад как функциональный элемент в биогеоценологических процессах лесных экосистем степного Приднестровья / В. Л. Булахов, М. В. Шильман // Биоразнообразии и роль зооценоза в естественных и антропогенных экосистемах. Мат. III Междунар. конф. – Д. : ДНУ, 2005. – С. 115–116.

135. Бызова Ю. Б. Дыхание почвенных беспозвоночных / Ю. Б. Бызова // Пробл. почв. зоологии. – М. : Наука, 1966. – С. 25–27.

136. Быков А. В. Влияние нор мелких млекопитающих на перемещение радионуклидов в подстилке и верхних слоях почвы / А. В. Быков // Биологические и радиобиологические аспекты последствий аварии на ЧАЭС. – М., 1990. – С. 91.

137. *Бяллович Ю. П.* Биогеоценологические горизонты / Ю. П. Бяллович // Тр. МОИП. Отд. Биол. Секция ботаники. – 1960. Т. 3.
138. *Бяллович Ю. П.* Система биогеоценозов / Ю. П. Бяллович // Проблемы биогеоценологии. – М. : Мир, 1973. – С. 37–47.
139. *Валиахмедов Б. В.* Влияние дождевых червей на подавление инфекции вертициллезного вилта хлопчатника / Б. В. Валиахмедов // Пробл. почв. зоологи. – Ашхабад, 1984. – С. 47–48.
140. *Вернадский В. И.* Путевые заметки о почвах бассейна р. Чаплинки Новомосковского уезда Екатеринославской губернии / В. И. Вернадский // Тр. Вольного экономич. общ-ва. – 1889. – № 3. – С. 22–29.
141. *Вернадский В. И.* Биосфера / В. И. Вернадский. – Ленинград : АН СССР, 1926. Т. 1–2.
142. *Верховская И. Н.* Миграция естественно-радиоактивных элементов в природных условиях и распределение их по биотическим и абиотическим компонентам среды / И. Н. Верховская, П. П. Вавилова, В. И. Маслов // Изв. АН СССР. Сер. биол. – 1967. – № 2. – С. 270–285.
143. *Винберг Г. Г.* Энергетический принцип изучения трофических связей и продуктивности экологических систем / Г. Г. Винберг // Зоол. журнал. – 1962. Т. 41, вып. 11. – С. 1618–1630.
144. *Воинственский М. А.* О биогеоценологическом изучении фауны Украины / М. А. Воинственский // Вестн. зоологии. – 1972. – № 3. – С. 3–9.
145. *Воинственський М. А.* Функціональна роль тварин в природних екосистемах / М. А. Воинственський, В. О. Межжерін // Біогеоценологічні дослідження на Україні. – Львів, 1975. – С. 10–12.
146. *Воронов А. Г.* Некоторые наблюдения над деятельностью общественной полевки на пастбищах предгорного Дагестана / А. Г. Воронов // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1935. – Т. 44, вып. 6. – С. 314–323; Вып. 7/8. – С. 391–408.
147. *Воронов А. Г.* О влиянии роющей деятельности серого суслика на размывание склонов / А. Г. Воронов // Землеведение. – 1936. – Т. 38, Вып. 2. – С. 183–188.
148. *Воронов А. Г.* Роль млекопитающих в жизни биогеоценозов суши / А. Г. Воронов // Бюл. МОИП, отд. биол. – 1975а. – Т. 80, Вып. 1. – С. 91–105.
149. *Воронов А. Г.* Роль животных в жизни экосистем влажных тропиков / А. Г. Воронов // Роль животных в функционировании экосистем. – М. : Наука, 1975б. – С. 6–10.

150. Воронов Н. П. Влияние роющей деятельности млекопитающих на жизнь леса / А. Г. Воронов // Казанский филиал АН СССР. Биол. науки. – 1958. Вып. 6.

151. Второв П. П. Роль почвенных многоклеточных животных лесо-луго-степных почв Терской Ала-Тоо (Тянь-Шань) в потоке энергии / П. П. Второв // Пробл. почв. зоологи. – М.: Наука, 1966. – С. 36–37.

152. Второв П. П. Трансформация энергии на гетеротрофных уровнях на примере некоторых высотных поясов Тянь-Шаня / П. П. Второв // Мат. совещ. по структуре и функциональной роли животного населения суши. – М.: МГУ, 1967.

153. Второв П. П. Пути познания места амфибий и рептилий в потоке энергии экосистем / П. П. Второв // Вопр. герпетологии. – Ленинград: Наука, 1973. – С. 53–55.

154. Второв П. П. Некоторые аспекты количественного анализа населения птиц / П. П. Второв, Н. Н. Дроздов // Орнитология СССР. – Ашхабад, 1969. Кн. 1.

155. Гавриленко В. С. Функциональная роль насекомоядных птиц в лесных дубовых биогеоценозах заповедника «Кодры» при взаимодействии с консорцией дуба: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук / В. С. Гавриленко. – М.: МГУ, 1987. – 15 с.

156. Гайченко В. А. Миграция радиоцезия по трофическому циклу: почва – растительность – животные – почва / В. А. Гайченко, В. Н. Стовчатый, Н. Е. Шатрова // Радиобиол. съезд: тез. докл. – Пушкино, 1993. – С. 202.

157. Гаранин В. И. О роли позвоночных животных в консортивных связях / В. И. Гаранин // Значение консортивных связей в организации биогеоценозов. Мат. Всесоюз. совещ. – Пермь: ПГУ, 1976. – С. 281–282.

158. Гельцер Ю. Г. Почвенные простейшие как компонент биогеоценозов / Ю. Г. Гельцер, Р. Р. Ибадов, Г. Д. Мордкович // Почвенные простейшие. – Ленинград: Наука, 1980. – С. 21–35.

159. Гельцер Ю. Г. Почвообитающие раковинные корненожки (Protozoa, Testacida) и их индикационное значение / Ю. Г. Гельцер, Г. А. Корганова // Проблемы и методы биологической диагностики индикации почв. – М.: Наука, 1976. – С. 116–140.

160. Гельцер Ю. Г. Почвенные раковинные амёбы и методы их изучения / Ю. Г. Гельцер, Г. А. Корганова, Д. А. Алексеев. – М.: МГУ, 1985. – 79 с.

161. Гиляров М. С. Роль степных грызунов в происхождении полевой почвенной энтомофауны и сорно-полевой раститель-

ности / М. С. Гиляров // Докл. АН СССР. Нов. сер. – 1951а. – Т. 76, вып. 4. – С. 669–671.

162. *Гиляров М. С.* Роль почвенных животных в формировании гумусового слоя почвы / М. С. Гиляров // Успехи современной биологии. – 1951б. – Т. 31, № 2. – С. 161–169.

163. *Гиляров М. С.* Исследования почвенной мезофауны как метод определения степных лесонасаждений / М. С. Гиляров // Тез. докл. совещ. по лесному почвоведению при Институте леса АН УССР. – К. : АН УССР, 1956. – С. 58–59.

164. *Гиляров М. С.* Кивсяки Juloidae восточной части Украинской ССР и их роль в процессах почвообразования / М. С. Гиляров // Почвоведение. – 1957. – С. 201–206.

165. *Гиляров М. С.* Беспозвоночные животные – разрушители подстилки / М. С. Гиляров // Экология. – 1970. – № 2. – С. 8–21.

166. *Гиляров М. С.* Почвенные беспозвоночные как показатели устойчивости степных лесонасаждений / М. С. Гиляров // Итоги науч. исследований по лесоведению и лесной биогеоценологии. – М., 1973. – Вып. 3. – С. 101–103.

167. *Гиляров М. С.* Современное состояние почвенной зоологии в СССР и за рубежом / М. С. Гиляров // Пробл. почв. зоологии. – Минск: Наука и техника, 1978. – С. 3–5.

168. *Гиляров М. С.* Изучение беспозвоночных как компонента биогеоценоза / М. С. Гиляров, Т. С. Перель // Программа и методика биогеоценологических исследований. – М. : Наука, 1966. – С. 163–194.

169. *Гиляров М. С.* Роль почвенных беспозвоночных в разложении растительных остатков и круговороте веществ / М. С. Гиляров, Б. Р. Стриганова // Итоги науки и техники. Зоология беспозвоночных. Почвенная зоология. – М. : ВИНТИ, 1978. – № 5. – С. 8–69.

170. *Глазов М. В.* О роли остромордых лягушек в регуляции численности беспозвоночных в биогеоценозе дубравы / М. В. Глазов // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1975. № 6. – С. 59–66.

171. *Глазов М. В.* Роль животных в экосистемах лесов / М. В. Глазов. – М. : Пасьева, 2004. – 240 с.

172. *Глазов М. В.* Значение деятельности животных в репродуктивном цикле ели / М. В. Глазов, А. А. Тишков, Н. В. Чернышев // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1978. – Вып. 5. – С. 16–25.

173. *Головкин А. Н.* Изменение содержания биогенных веществ в прибрежных водах Баренцева моря под влиянием птичьих базаров / А. Н. Головкин // Средаобразующая деятельность животных. – М. : МГУ, 1970. – С. 18–19.

174. Голубець М. А. Деякі аспекти теорії біогеоценології / М. А. Голубець // Біогеоценологічні дослідження на Україні. – Львів, 1975. – С. 12–14.

175. Грамма В. Н. Почвообразующая роль муравьев рода *Lasius* в условиях луговой степи / В. Н. Грамма, В. А. Филатов // Пробл. почв. зоологии. – Тбилиси: Мецниереба, 1987. – С. 74–75.

176. Грачова Л. В. Вплив рийної діяльності ссавців на розвиток та відновлення мікрофлори ґрунтів лісових екосистем Придніпров'я в умовах забруднення кадмієм / Л. В. Грачова // Вісн. Дніпропетр. ун-ту. Біологія. Екологія. – Вип. 8, т. 2. – 2000. – С. 120–123.

177. Грицан Н. П. Роль полуводных амфибий в межбиогенотических связях / Н. П. Грицан, Ю. И. Грицан // Структурно-функциональные особенности естественных и искусственных биогенотозов. Тез. докл. Всесоюз. совещ. – Д. : ДДУ, 1978. – С. 190.

178. Губанова Н. Л. Масштабы роющей деятельности земноводных-почвороев в различных экосистемах степной зоны Приднепровья / Н. Л. Губанова, В. Л. Булахов // Чтения памяти А. А. Браунера. Мат. III Междунар. науч. конф. – Одесса, 2003а. – С. 160–161.

179. Губанова Н. Л. Влияние земноводных на химические свойства почв и их функциональное значение в лесных экосистемах Прикарпатья / Н. Л. Губанова // Биоразнообразии и роль зооценоза в естественных и антропогенных экосистемах. Мат. II Междунар. науч. конф. – Д. : ДНУ, 2003б. – С. 197–199.

180. Губанова Н. Л. Вплив рийної діяльності часникової жаби на хімічні властивості ґрунту / Н. Л. Губанова // Пит. степ. лісознав. і лісов. рекультивациі земель. – Д. : ДНУ, 2004а. – С. 56–64.

181. Губанова Н. Л. Рийна діяльність земноводних та їх середовищевірна роль у лісах Придніпров'я / Н. Л. Губанова // Мат. Всеукр. наук. конф. – Канів, 2004б. – С. 35–36.

182. Губанова Н. Л. Значение роющей деятельности амфибий в биоремедиации загрязненных почв / Н. Л. Губанова // Мат. I конф. Укр. герпетолог. т-ва. – К. , 2005. – С. 44–46.

183. Губанова Н. Л. Вплив рийної діяльності земноводних на формування ґрунтів степової зони Придніпров'я / Н. Л. Губанова // Тези доп. Міжнар. конф. – Д., 2005а. – С. 164–165.

184. Губанова Н. Л. Вплив рийної діяльності часникової жаби на фізичні властивості ґрунту / Н. Л. Губанова // Вісн. Дніпропетр. ун-ту. Біологія. Екологія. – Д. : ДНУ, 2005б. – С. 36–40.

185. Губанова Н. Л. Вплив екскреторної діяльності часникової жаби (*Pelobates fuscus*) на кількісний вміст комплексу NPK в ґрун-

тах степових лісів Придніпров'я / Н. Л. Губанова // *Наук. вісник Чернівець. ун-ту.* – Чернівці, 2005в. – С. 48–52.

186. *Губкин А. А.* Некоторые аспекты биогеоценотической роли колонияльно гнездящихся птиц в условиях Присамарья / А. А. Губкин, В. С. Гавриленко // *Биогеоценотические антропогенные изменения растительного покрова и их прогнозирование.* – К. : Наукова думка, 1978. – С. 110–111.

187. *Гусев В. Н.* Опыт изучения природных очагов некоторых заболеваний в Предкавказье / В. Н. Гусев // *Мат. III Всесоюз. орнитол. конф.* – Львів: ЛДУ, 1962. – С. 116–118.

188. *Давитая Ф. Ф.* Загрязнение земной атмосферы и проблема свободного кислорода / Ф. Н. Давитая // *Изв. АН СССР. Сер. Географ.* – 1971. № 4.

189. *Данилов Н. Н.* Равновесное состояние биогеоценозов / Н. Н. Данилов // *Биогеоценология, антропогенные изменения растительного покрова и их прогнозирование.* – К. : Наукова думка, 1978. – С. 13–14.

190. *Данилов П. И.* Роль речного бобра в биогеоценозах / П. И. Данилов // *Средообразующая деятельность животных.* – М. : МГУ, 1970. – С. 82–83.

191. *Дарвин Ч.* Образование растительного слоя земли деятельностью дождевых червей и наблюдения над образом жизни последних / Ч. Дарвин [пер. М. А. Мензбира]. – М. : Изд. Васильева, 1882. – 188 с.

192. *Даричева Н. А.* Участие чешуекрылых (Lepidoptera, Noctuidae) в почвообразовательных процессах песчаной пустыни Каракум / Н. А. Даричева // *Пробл. почв. зоологии.* – Ашхабад, 1984. – Кн. 1. – С. 86–87.

193. *Димо Н. А.* Роль и значение термитов в жизни почв и грунтов Туркестана / Н. А. Димо // *Русский почвовед.* – 1916. – № 7–10.

194. *Димо Н. А.* Земляные черви в почвах средней Азии / Н. А. Димо // *Почвоведение.* – 1938. – № 4.

195. *Димо Н. А.* Деятельность животных в почве Алазанской долины / Н. А. Димо // *Почвоведение.* – 1941. – № 6. – С. 12–20.

196. *Димо Н. А.* Мокрицы и их роль в почвообразовании пустынь / Н. А. Димо // *Почвоведение.* – 1945. – № 2.

197. *Динесман Л. Г.* Позвоночные животные в лесных биогеоценозах / Л. Г. Динесман // *Основы лесной биогеоценологии.* – М. : Наука, 1964. – С. 277–299.

198. *Динесман Л. Г.* Изучение позвоночных животных как компонент биогеоценоза / Л. Г. Динесман // *Программа и методика биогеоценологических исследований.* – М. : Наука, 1966. – С. 148–162.

199. Динесман Л. Г. Значение позвоночных животных в биосфере / Л. Г. Динесман, В. Е. Соколов, И. Л. Шилов // Биосфера и её ресурсы. – М. : Наука, 1971. – С. 181–193.

200. Добровольский Г. В. Экологические функции почв / Г. В. Добровольский, Е. Д. Никитин. – М. : МГУ, 1986. – 137 с.

201. Добровольский Г. В. Функции почв в биосфере и экосистемах / Г. В. Добровольский, Е. Д. Никитин. – М. : Наука, 1990. – 261 с.

202. Докучаев В. В. Русский чернозем / В. В. Докучаев. – СПб., 1883. – 375 с.

203. Дольник В. Р. Энергетический обмен и эволюция животных / В. Р. Дольник // Успехи совр. биол. – 1968, т. 66, IV 2 (5).

204. Домбровский К. О. Макрозообентос літоралі верхів'я Каховського водосховища в умовах антропогенного впливу: Автореф. дис. ... канд. біол. наук / К. О. Домбровский. – К., 2005. – 20 с.

205. Дубинин В. Б. Чесоточные клещи (Acariformes, Sarcoptoidea) и чесоточные заболевания диких млекопитающих / В. Б. Дубинин // Зоол. журнал. – 1955. – Т. 34. – Вып. 6.

206. Думич О. Я. Зооіндикація штучних і природних екосистем заходу України: Автореф. дис. ... канд. біол. наук / О. Я. Думич. – Д., 2005. – 20 с.

207. Дылис Н. В. Принципы построения классификации лесных биогеоценозов / Н. В. Дылис // Основы лесной биогеоценологии. – М. : Наука, 1964.

208. Дылис Н. В. Межбиоценозные связи, их механизмы и изучение / Н. В. Дылис // Пробл. Биогеоценологии. – М. : Наука, 1973. – С. 71–79.

209. Дылис Н. В. О горизонтальной структуре лесных биогеоценозов / Н. В. Дылис, А. И. Уткин, И. Н. Успенская // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1964. Вып. 69.

210. Евдокимова Л. И. Особенности расходования воды на трансформацию в зависимости от водообеспеченности растений / Л. И. Евдокимова // Водный режим растений в связи с обменом веществ и продуктивностью. – М., 1963.

211. Евдокимова Т. А. Влияние удобрений на содержание тяжелых металлов в почве / Т. А. Евдокимова, Н. П. Маркова // Миграция загрязненных веществ в почве. Тр. IV Всесоюз. совещ. – Л., 1985. – С. 191–198.

212. Елпатьевский П. В. Роль органических веществ в загрязненных почвах / П. В. Елпатьевский, В. С. Аржанова // Микроэлементы в биологии и их применение в сельском хозяйстве и медицине. – Самарканд, 1990. – С. 150–151.

213. *Емельянов И. Г.* Разнообразие и устойчивость биосистем / И. Г. Емельянов // *Успехи современной биологии.* – 1994. – Т. 114, вып. 3. – С. 304–318.

214. *Емельянов И. Г.* Разнообразие и его роль в функциональной устойчивости и эволюции экосистем / И. Г. Емельянов. – К., 1999. – 168 с.

215. *Ермоленко С. С.* Почвообразующая роль кивсяков в условиях Комиссаровского искусственного леса на Днепропетровщине / С. С. Ермоленко, А. Г. Топчиев // *Мат. совещ. по пробл. «Биол. основы реконстр., рац. использования и охраны фауны южной зоны Европейской части СССР».* – Кишинев, 1965. – С. 360–364.

216. *Журавлева Е. Т.* Влияние величины рН на подвижность меди в почвах / Е. Т. Журавлева // *Тр. ВНИИ удобрений и агропочвоведения.* – 1982. – № 62. – С. 63–67.

217. *Залетаев В. С.* Возникновение рельефа песчанково-эфедровых городков / В. С. Залетаев // *Роль животных в функционировании экосистем.* – М.: Наука, 1975. – С. 113–115.

218. *Звягинцев Д. Г.* Некоторые концепции строения, функционирования комплекса почвенных организмов / Д. Г. Звягинцев // *Вестник МГУ. Почвоведение.* – 1978. № 4.

219. *Звягинцев Д. Т.* Материальный баланс жизнедеятельности беспозвоночных и их роль в трансформации органических веществ в почве / Д. Т. Звягинцев, Н. С. Паников, А. Ю. Горбенко // *Пробл. почв. зоологии.* – Тбилиси: Мецниереба, 1987. – С. 110–111.

220. *Зими́на Р. П.* Роющая деятельность мелких млекопитающих и их ландшафтообразующая роль / Р. П. Зими́на // *средообразующая деятельность животных.* – М.: МГУ, 1970. – С. 74–75.

221. *Злотин Р. И.* Влияние зоогенной дефолиации верхнего полога леса на продуктивность травостоя в дубравах / Р. И. Злотин // *Средообразующая деятельность животных.* – М.: МГУ, 1970. – С. 54–57.

222. *Злотин Р. И.* Влияние животных на автотрофный цикл биологического круговорота / Р. И. Злотин, К. С. Ходашова // *Пробл. биоценологии.* – М.: Наука, 1973. – С. 105–118.

223. *Зрянин В. А.* К вопросу о влиянии муравьев на кислотность почвы / В. А. Зрянин // *Пробл. почв. зоологии.* – М.: КМК, 1999. – С. 229–230.

224. *Ильенко А. И.* Экология животных в радиационном биогеоценозе / А. И. Ильенко, Т. П. Крапивко. – М.: Наука, 1989. – 224 с.

225. *Исаков Ю. А.* Освоение животными среды их обитания и приспособление ее к биологическим потребностям вида / Ю. А. Исаков

ков // *Средообразующая деятельность животных.* – М. : МГУ, 1970. – С. 87–92.

226. *Исаков Ю. А.* Основные аспекты средообразующей деятельности животных / Ю. А. Исаков, Д. В. Панфилов // *Средообразующая деятельность животных.* – М. : МГУ, 1970. – С. 3–9.

227. *Искова Н. И.* Трематоды воробьиных птиц Украины / Н. И. Искова // VII Всеукр. орнитолог. конф. Тез. докл. – К. : Наукова думка, 1977. – Ч. 2. – С. 74–76.

228. *Карасева С. Е.* Роль термитов и мокриц в процессах почвообразования / С. Е. Карасева // *Роль животных в функционировании экосистем.* – М. : Наука, 1975. – С. 78–79.

229. *Карпачевский Л. О.* Роль беспозвоночных в разложении лесного опада / Л. О. Карпачевский, Т. С. Перель // *Пробл. почв. зоологии.* – М. : Наука, 1964. – С. 63–64.

230. *Карпович В. Н.* Участие крупных чает в формировании почвы на скалистых островах Мурмана / В. Н. Карпович, Н. И. Пилипас // *Роль животных в функционировании экосистем.* – М. : Наука, 1975. – С. 110–113.

231. *Кафтанникова О. Г.* Дрейсена в водоснабжающих каналах и участие ее в формировании качества воды / О. Г. Кафтанникова, Л. В. Шевцова // *Гидробиология каналов, биологические помехи их эксплуатации.* – К., 1972. – С. 44–48.

232. *Кибардин В. М.* Сопряженность биологических и физико-химических процессов при разложении нефти в почве (на примере дождевых червей) / В. М. Кибардин, А. К. Жеребцов, Т. А. Масливец // *Пробл. биогеоценологии.* – Тбилиси : Мецниереба, 1987. – С. 130–131.

233. *Кириенко С. М.* Средообразующая роль млекопитающих в процессах восстановления биологической активности почв / С. М. Кириенко // *Екологічні дослідження в промислових регіонах України.* Мат. Всеукр. наук.-практ. конф. – Д. : ДНУ, 2005. – С. 105–106.

234. *Козловская Л. С.* Роль почвенных беспозвоночных в круговороте азота и углерода в лесных биогеоценозах / Л. С. Козловская // *Пробл. почв. зоологии.* – М. : Наука, 1972. – С. 75–76.

235. *Козловская Л. С.* Роль беспозвоночных в процессе почвообразования / Л. С. Козловская // IX Междунар. коллокви. по почв. зоологии. – Вильнюс, 1985. – С. 141.

236. *Компаниец А. Г.* Влияние экскреторной деятельности птиц и млекопитающих на формирование комплекса NPK в почвах байрачных дубрав Присамарья / А. Г. Компаниец, Т. Н. Турло, В. Л. Булахов //

Учен. зап. Таврич. нац. ун-та. серия Биология. – Симферополь : ТНУ, 2001. Т. 14 (53), № 2. – С. 99–102.

237. *Кондратьев Г. П.* О соотношении между весом и линейными размерами тела у некоторых моллюсков / Г. П. Кондратьев // *Вопр. физиолог. и популяц. экологии.* – Саратов, 1970. – Вып. 1. – С. 56–60.

238. *Константинова Н. Ф.* О роли обыкновенной чесночницы в лесных биогеоценозах степного Приднепровья / Н. Ф. Константинова // *Вопр. герпетологии.* – Ленинград, 1977. – С. 113–114.

239. *Костычев П. А.* Почвы черноземной области России. Их происхождение, состав и свойства / П. А. Костычев. – СПб, 1886. – Ч. 1.

240. *Кохия М. С.* Участие диплопод в деструкционных процессах в почвах Бабанеурского заповедания / М. С. Кохия // *Пробл. почв. зоологии.* – М. : КМК, 1999. – С. 232.

241. *Кремер А. М.* Неоднородность почвенного покрова как самоорганизующейся системы / А. М. Кремер // *Закономерности пространств. Варьирования свойств почв и информац.-статистич. методы их изучения.* – М. : Наука, 1970. – С. 68–80.

242. *Кривоуцкий Д. А.* Почвенная фауна в экологическом контроле / Д. А. Кривоуцкий. – М. : Наука, 1994. – 272 с.

243. *Кудряшова И. В.* Энергетический баланс популяций почвообитающих беспозвоночных и энергетическая оценка продуктивности популяции горной цикады / И. В. Кудряшова // *Пробл. почв. зоологии.* – Вильнюс, 1975. – С. 16–19.

244. *Кузнецов Г. В.* Роль лосей в переносе энергии в лесных биогеоценозах // *Почвы и продуктивность растительных сообществ* / Г. В. Кузнецов. – М. : МГУ, 1976. – Вып. 3. – С. 140–147.

245. *Курчева Г. Ф.* Роль почвенных животных в разложении дубового опада / Г. Ф. Курчева // *Почвоведение.* – 1960. – № 4.

246. *Курчева Г. Ф.* Степень участия беспозвоночных животных в процессе разложения дубового опада в лесу и зависимость их деятельности от погодных условий / Г. Ф. Курчева // *Тр. Центр.-Чернозем. гос. заповедника.* – 1965, Т. 8. – С. 167–193.

247. *Курчева Г. Ф.* Роль животных в почвообразовании / Г. Ф. Курчева. – М. : Знание, 1973. – 64 с.

248. *Кучерук В. В.* Значение нор и роющей деятельности млекопитающих в эволюции, расселении в современном существовании животных и растений аридных областей Палеарктики / В. В. Кучерук // *Вопр. экологии.* – К. : КГУ, 1957. – Т. 4. – С. 46–48.

249. Кучерук В. В. Типы убежищ млекопитающих и их распространение по природным зонам внетропической Евразии / В. В. Кучерук // Вopr. географии. – М., 1960. – Т. 48. – С. 121–134.

250. Кучерук В. В. Воздействие травоядных млекопитающих на продуктивность травостоя в степи и их значение в образовании органической части степных почв / В. В. Кучерук // Биология, биогеоценология и систематика млекопитающих СССР. – М. : Изд-во АН СССР, 1963. – С. 157–193.

251. Кучерук В. В. Млекопитающие – носители болезней, опасных для человека / В. В. Кучерук // Успехи соврем. териологии. – М. : Наука, 1977. – С. 178–194.

252. Лавренко Е. М. Микрокомплексность и мозаичность растительного покрова степей как результат жизнедеятельности животных и растений / Е. М. Лавренко // Тр. Ботан. ин-та. Геоботаника. – 1952. – Вып. 8. – С. 40–70.

253. Лавренко Е. М. Основные закономерности растительных сообществ и пути их изучения / Е. М. Лавренко // Полевая геоботаника. – М.-Л. : АН СССР, 1959. – Т. 1. – С. 13–75.

254. Леваковский И. Материалы для изучения чернозема / И. Леваковский // Тр. о-ва естествоиспытателей при Харьков. ун-те. – Харьков, 1871. – Т. 4. – С. 1–52.

255. Леме Ж. Основы биогеографии / Ж. Леме. – М. : Прогресс, 1976. – 307 с.

256. Лисанчук Т. І. Роль птахів у розселенні насінневих рослин у високогір'ях Карпат / Т. І. Лисанчук // Пріоритети орнітолог. досліджень. Мат. VIII наук. конф. орнітологів заходу України. – Львів – Кам'янець-Подільський, 2003. – С. 143–144.

257. Лиховидов В. Е. Мирмекофауна юго-восточной Украины как структурный элемент лесных биогеоценозов. Автореф. дисс... канд. биол. наук / В. Е. Лиховидов. – Д. : ДДУ, 1973. – 17 с.

258. Лопатин И. К. Функциональная зоология / И. К. Лопатин. – Минск: Высшая школа, 2002. – 150 с.

259. Лукацкая Е. А. Влияние роющей деятельности млекопитающих на восстановление функций почвенной биоты в условиях техногенного загрязнения / Е. А. Лукацкая, Л. В. Грачева // Пробл. почв. зоологии. – М. : КМК, 1999. – С. 233–234.

260. Лукацкая Е. А. Влияние слепыша на формирование почвенного и растительного покрова в степных лесах Приднепровья / Е. А. Лукацкая, В. Л. Булахов // Экология и молодежь (Исслед. экосистем в услов. радиоакт. и техноген. загрязн. окруж. среды). Мат. I Междунар. конф. – Гомель : ГомГУ, 1998. – Т. 1. , Ч. 1. – С. 67.

261. Лукашов Д. В. Роль двустворчатых моллюсков в процессах депонирования радионуклидов в донных отложениях/ Д. В. Лукашов // Структ. и роль живот. населен. в природ. и трансформиров. экосистемах. – Д. : ДНУ, 2001. – С. 29–31.

262. Львова-Качалова А. А. О роли дрейсены (*Dreissena polymorpha* Pallas) в процессах самоочистки воды Учинского водохранилища / А. А. Львова-Качалова // Комплексные исследования водохранилищ. – М., 1971. – Вып. 1. – С. 196–203.

263. Мавленова М. И. Роль почвенных простейших в снижении заболеваемости хлопчатника гомозом / М. И. Мавленова // Пробл. почв. зоологии. – Тбилиси: Мицниереба, 1987. – С. 174–175.

264. Мазинг В. В. Консорции как элемент функциональной структуры биоценозов / В. В. Мазинг // Тр. МОИП. – 1966. – Т. 27.

265. Мазинг В. В. Что такое структура биогеоценоза // Пробл. Биогеоценологии / В. В. Мазинг. – М. : Наука, 1973. – С. 148–157.

266. Мазинг В. В. Проблемы изучения консорций // Значение консортивных связей в организации биогеоценозов / В. В. Мазинг. – Пермь: ПГУ, 1976. – С. 18–27.

267. Маркевич А. П. Проблемы современной зоопаразитологии и перспективы ее развития / А. П. Маркевич // Пробл. паразитологии. – К. : Наукова думка, 1972. Ч. 1. – С. 4–12.

268. Мечников И. И. Замечания на сочинения Мендельмана о хлебном жуке / И. И. Мечников // Сельск. хозяйство и лесоводство. – 1887. – № 134.

269. Мигулин А. А. Горизонтальное и вертикальное перемещение почвенных и подпочвенных горизонтов млекопитающими Украины / А. А. Мигулин // Зап. Харьков. сельхоз. ин-та им. В. В. Докучаева. – Харьков: ХСИ, 1946. – С. 251–285.

270. Мисюра А. Н. Использование личинок бесхвостых амфибий для очистки воды от ионов тяжелых металлов / А. Н. Мисюра, В. Л. Булахов, А. Н. Винниченко и др. // Вода – проблемы и решения. Мат. IV Всеукр. науч. -практ. конф. – Д. : Гамалия, 1998. – С. 166–169.

271. Мисюра А. Н. Способ очистки воды от тяжелых металлов. Автор. свидет. № 1229185. Комитет СССР по делам изобретений и открытий / А. Н. Мисюра, С. Н. Тарасенко, В. Л. Булахов, Ю. П. Бобyleв и др. – М., 1986.

272. Мірошніченко М. М. Стійкість ґрунту як основа педоекологічного нормування забруднення. Автореф. дис. ... док. біол. наук / М. М. Мірошніченко. – Харків, 2005. – 37 с.

273. Михеев А. В. Влияние роющей деятельности мышевидных грызунов на миграцию кадмия в почвах пойменных и аренных ле-

сов Присамарья / А. В. Михеев, А. Е. Пахомов // Устойчивое развитие: Загрязнение окруж. среды и экологич. безопасность. – Д. : ДГУ, 1995. – Т. 2. – С. 55–56.

274. Молчанов А. А. Продуктивность органической массы в лесах различных зон / А. А. Молчанов. – М. : Наука, 1971. – 172 с.

275. Наумов С. П. Исследования причин и закономерностей динамики численности зайца беляка в Якутии / С. П. Наумов. – М. : АН СССР, 1960.

276. Оуэн. О. С. Охрана природных ресурсов / О. С. Оуэн. – М. : Колос, 1977. – 416 с.

277. Павлова З. Ф. Характер строительной и роющей деятельности жуков *Heterocerus fenestratus* *Daptus vittatus* в осушенной зоне на бережьях соленых озер / З. Ф. Павлова // Пробл. почв. зоологии. – М. : Наука, 1972. – С. 108–109.

278. Павлова З. Ф. Роль почвообитающих беспозвоночных как одного из факторов, влияющих на формирование микрокомплексности почвенно-растительного покрова и процессы почвообразования в прибрежных биогеоценозах / З. Ф. Павлова // Пробл. почв. зоологии. – Вильнюс, 1975. – С. 246–248.

279. Павловский Е. Н. Организм как среда обитания / Е. Н. Павловский // Природа. – 1934. – № 1.

280. Павловский Е. Н. Учение о биоценозах в приложении к некоторым паразитологическим проблемам / Е. Н. Павловский // Изв. АН СССР. Отд. мат. и ест. наук. – 1937. – № 4.

281. Павловский Е. Н. Учение о природной очаговости трансмиссивных болезней человека / Е. Н. Павловский // Руководство по паразитологии человека. – М.–Л. : АН СССР, 1948. – Т. 2. – С. 915–938.

282. Панков А. М. Землерои и их роль в почвообразовании / А. М. Панков // Вестн. опытного дела средне-черноземной области. – Воронеж, 1921. – Вып. 5–6. – С. 1–40.

283. Панфилов Д. В. Средообразующая роль опылителей цветковых растений / Д. В. Панфилов // Средообраз. деят. животных. – М. : МГУ, 1970. – С. 20–22.

284. Пахомов А. Е. Влияние роющей деятельности слепыша на физические свойства почв искусственных лесных насаждений Присамарья / А. Е. Пахомов // Биогеоценология, антропогенные изменения растительного покрова и их прогнозирование. – К. : Наукова думка, 1978. – С. 122.

285. Пахомов А. Е. Влияние роющей деятельности слепыша на состав почвенных животных в байрачных лесах и искусственных плакорных насаждениях Присамарья / А. Е. Пахомов // Вопр. степ. ле-

совед., биогеоценологии и охраны природы. – Д. : ДГУ, 1979. – Вып. 9. – С. 79–85.

286. *Пахомов А. Е.* Влияние роющей деятельности мышевидных грызунов на физико-химические и биоценологические свойства почв степных лесов юго-востока УССР / А. Е. Пахомов // Грызуны. Мат. V Всесоюз. совещ. – М. : Наука, 1980. – С. 365–366.

287. *Пахомов А. Е.* Роющая деятельность грызунов как средообразующий фактор в степных лесах / А. Е. Пахомов // Грызуны. Мат. VI Всесоюз. совещ. – Л. : Наука, 1983. – С. 495–496.

288. *Пахомов А. Е.* Влияние роющей деятельности млекопитающих на аминокислотный состав почв байрачных дубрав степной Украины / А. Е. Пахомов // Вопр. степ. лесовед. и науч. основы лесной рекультивации земель. – Д. : ДГУ, 1985. – С. 80–86.

289. *Пахомов А. Е.* К методике определения размерных параметров почвенных выбросов почвороев-млекопитающих / А. Е. Пахомов // Вопр. степ. лесовед. и лесной рекультивации земель. – Д. : ДГУ, 1986а. – С. 152–154.

290. *Пахомов А. Е.* Связь ферментативной активности почв с роющей деятельностью крота в аренных лесах Присамарья (УССР) / А. Е. Пахомов // Мат. IV съезда Всесоюз. териол. о-ва: тез. докл. – М. , 1986б. – Т. 1. – С. 311–312.

291. *Пахомов А. Е.* Почвенно-экологическая роль роющей деятельности млекопитающих в лесных биогеоценозах степной зоны УССР: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук / А. Е. Пахомов. – Д. : ДГУ, 1987. – 16 с.

292. *Пахомов А. Е.* Взаимосвязь роющей деятельности мелких млекопитающих с особенностями долинных лесов Украины / А. Е. Пахомов // Мониторинговые исследования лесных экосистем степной зоны, их охрана и рациональное использование. – Д. : ДГУ, 1988. – С. 125–129.

293. *Пахомов А. Е.* Величина роющей деятельности мелких млекопитающих в лесах степной зоны Украины / А. Е. Пахомов // V съезд Всесоюз. териол. о-ва. – М. , 1990. – Т. 2. – С. 296–297.

294. *Пахомов А. Е.* Использование функциональной роли млекопитающих и величины их роющей деятельности в кадастровой характеристике лесорастительных условий / А. Е. Пахомов // Лесная типология в кадастровой оценке лесных ресурсов. – Д. : ДГУ, 1991а. – С. 126–128.

295. *Пахомов А. Е.* Влияние вытаптывающей деятельности копытных на почвенную мезофауну аренных лесов центрально-степного

Придніпров'я / А. Е. Пахомов // Пробл. почв. зоології. Мат. докл. X Всесоюз. совещ. – Новосибірськ, 1991б. – С. 138.

296. Пахомов А. Е. Влияние роющей деятельности крота на перераспределение микроэлементов в пойменных лесных биогеоценозах степного Придніпров'я / А. Е. Пахомов // Всесоюз. совещ. по биологии насекомыхядных млекопитающих. – М., 1992. – С. 133–134.

297. Пахомов А. Е. Роющая деятельность микромаммалий как индикатор степени загрязнения эдафотопы лесных экосистем промышленными выбросами химических и металлургических производств / А. Е. Пахомов // Устойчивое развитие загрязнения окружающей среды и экологическая безопасность. – Д.: ДГУ, 1995. – Т. 2. – С. 45–46.

298. Пахомов А. Е. Роль почвороев-млекопитающих в перераспределении радионуклидов цезия-137 и стронция-90 в эдафотопе степных лесов Украины / А. Е. Пахомов // 3-й съезд по радиационным исследованиям. Радиобиология, радиоэкология, радиационная безопасность. – Т. 2. – Пушино, 1997а. – С. 410–411.

299. Пахомов А. Е. Крот (*Talpa europaea* L., Insectivora) как зоогенный фактор, влияющий на формирование температуры почвы долинных лесов степной Украины / А. Е. Пахомов // Вопр. степ. лесовед. и лесной рекультивации земель. – Д.: ДГУ, 1997б. – Вып. 1. – С. 135–140.

300. Пахомов О. Є. Роль мікромаммалий у формуванні едафотопного блоку в лісових біогеоценозах / О. Є. Пахомов // Франція та Україна: наук.-практ. досвід у контексті діалогу національних культур. – Т. 2, Ч. 2. – Д.: Поліграфіст, 1997в. – С. 49–50.

301. Пахомов О. Є. Середовищеутворюючий вплив ссавців на біорізноманіття едафотопів лісових екосистем степового Придніпров'я / О. Є. Пахомов // Збереження біорізноманітності в Україні. – К.: Егем, 1997г. – С. 46–47.

302. Пахомов А. Е. Экскреторный опад млекопитающих как регулирующий фактор становления физических свойств почвы / А. Е. Пахомов // Регуляция в живых системах. – Д.: ДГУ, 1998а. – С. 99–101.

303. Пахомов А. Е. Слепыш (*Spalax microphthalmis* Guldenstaedt, 1770, Rodentia) как экологический фактор в становлении эдафотопы байрачных дубрав степной Украины / А. Е. Пахомов // Экология та ноосферология. – 1998б. – Т. 4. – № 1–2. – С. 157–167.

304. Пахомов А. Е. Средообразующая деятельность млекопитающих как биотический фактор в системе оптимизации радиационного загрязнения эдафотопы / А. Е. Пахомов // Экология та ноосферология. – 1999а. – Т. 6, № 1–2. – С. 137–144.

305. Пахомов А. Е. Классификация средообразующей деятельности млекопитающих в почвообразовательном процессе степных лесов / А. Е. Пахомов // Пит. степ. лісознав. та лісов. рекультивациі земель. – Вип. 3. – Д. : ДДУ, 1999б. – С. 91–100.

306. Пахомов А. Е. Норные и поверхностные типы роющей деятельности млекопитающих в степных лесах / А. Е. Пахомов // Пит. степ. лісознав. та лісов. рекультивациі земель. – Вип. 4. – Д. : ДДУ, 2000а. – С. 87–93.

307. Пахомов А. Е. Средообразующая функция млекопитающих как естественная агротехнология в природных экосистемах и их использование / А. Е. Пахомов // Вісн. Дніпропетр. ун-ту. Біологія. Екологія. – Вип. 8, Т. 2. – 2000б. – С. 3–8.

308. Пахомов А. Е. Влияние роющей деятельности мышевидных грызунов на микрофлору почв в экстразональных лесных биогеоценозах / А. Е. Пахомов, Л. В. Биленко // Животный мир Белорусского Полесья: охрана и рациональное использование. – Гомель, 1983. – С. 123–124.

309. Пахомов А. Е. Связь особенностей роющей деятельности крота с биотической структурой древостоя / А. Е. Пахомов, В. Л. Булахов // Механизмы поведения. Мат. III Всесоюз. конф. по поведению животных. – М. : Наука, 1983. – Т. 1. – С. 234–235.

310. Пахомов А. Е. Характер, величина и масштабы роющей деятельности крота в долинных лесах степной Украины / А. Е. Пахомов, В. Л. Булахов, Ю. П. Бобылев // Охрана и рациональное использование защитных лесов степной зоны. – Д. : ДГУ, 1987. – С. 106–114.

311. Пахомов А. Е. Роль слепыша в формировании растительного покрова плакорных насаждений степной зоны Украины / А. Е. Пахомов, В. Л. Булахов, Е. А. Лукацкая // Регионал. пробл. приклад. экологии. – Белгород, 1998. – С. 94–95.

312. Пахомов А. Е. Роль экскреторного опада млекопитающих в миграции азота, фосфора и калия в почвах степных лесов Украины / А. Е. Пахомов, В. Л. Булахов, А. А. Рева // Агрохімія та ґрунтознавство. – Харків, 2002. – Т. 3. – С. 112–113.

313. Пахомов А. Е. Роющая деятельность слепыша как зоогенный фактор в распределении и динамике почвенной мезофауны байрачных степных лесов УССР / А. Е. Пахомов, В. Л. Булахов, В. А. Трошина // Пробл. почв. зоологии. Мат. докл. IX Всесоюз. совещ. – Тбилиси : Мицниереба, 1987. – С. 215–216.

314. Пахомов А. Е. Использование средообразовательной деятельности в биологической рекультивации техногенных ландшафтов / А. Е. Пахомов, В. Л. Булахов, А. А. Рева, Н. Л. Губанова // Оптимиза-

ция агроландшафтов: Раціональне використання, рекультивация, охорона. Мат. Міжнарод. наук. -практ. конф. – Д. : ДГУ, 2003. – С. 134–136.

315. Пахомов О. Є. Вплив функціональної діяльності ссавців на ґрунтову мікрофлору лісових біогеоценозів в умовах забруднення ґрунту кадмієм / А. Е. Пахомов, Л. В. Грачова // Биоразнообразие и роль зооценоза в естественных и антропогенных экосистемах. Мат. II Междунар. научн. конф. – Д. : ДНУ, 2003. – С. 236–237.

316. Пахомов А. Е. К методике картографического исследования экотонического распределения роющей деятельности микромаммалей в лесных биогеоценозах степной зоны Украины / А. Е. Пахомов, О. С. Григоренко // Млекопитающие СССР. Тез. докл. III съезда Всесоюзн. териол. о-ва. – М., 1982. – Т. 1. – С. 267.

317. Пахомов А. Е. Формирование почвенной мезофауны под влиянием педотурбационной активности микромаммалей / А. Е. Пахомов, А. В. Жуков // Вісн. Дніпропетр. ун-ту. Біологія. Екологія. – Вип. 4. – 1998. – С. 72–77.

318. Пахомов А. Е. Оценка средопреобразующей деятельности млекопитающих по функциональным параметрам растений в условиях антропогенного загрязнения пойменных лесов степной зоны Украины / А. Е. Пахомов, Н. П. Коцюбинская, Л. В. Грачева // Пит. степ. лісознав. та лісов. рекультиватії земель. – Вип. 4. – Д. : ДДУ, 2000. – С. 116–123.

319. Пахомов А. Е. О возможности использования роющей деятельности млекопитающих для целенаправленного формирования почвенной мезофауны на участках лесной рекультивации земель / А. Е. Пахомов, А. Ф. Пилипенко, В. Л. Булахов // Биогеоценологич. исслед. лесов техноген. ландшафтов степ. Украины. – Д. : ДГУ, 1989. – С. 167–175.

320. Пахомов А. Е. Влияние экскреторной деятельности *Alces alces* (L.) на содержание фосфатов в условиях экспериментального загрязнения почв кадмием и никелем / А. Е. Пахомов, Е. Н. Пилипко // Биоразнообразие и роль зооценоза в естественных и антропогенных экосистемах. Мат. II Междунар. науч. конф. – Д. : ДНУ, 2003. – С. 237–239.

321. Пахомов А. Е. Обеднение териокомплексов в промышленных регионах / А. Е. Пахомов, А. А. Рева // Редкие виды млекопитающих России и сопредельных территорий. Тез. Междунар. совещ. – М., 1997. – С. 69.

322. Пахомов А. Е. Значение байрачных дубрав в сохранении видового разнообразия и функционального потенциала териофауны

плакорных местообитаний степного Приднепровья / А. Е. Пахомов, А. А. Рева // Актуал. пит. збереж. та відновл. степ. екосистем. Мат. Міжнар. наук. конф. – Асканія-Нова, 1998. – С. 296–299.

323. *Пахомов А. Е.* Млекопитающие-почвоорики как функциональный элемент почвенных процессов в степных лесах / А. Е. Пахомов, А. А. Рева // Пробл. почв. зоологии. – М. : КМК, 1999. – С. 239–240.

324. *Пахомов А. Е.* Сезонная динамика почвенной мезофауны под воздействием роющей деятельности слепыша в байрачных дубравах юго-востока Украины / А. Е. Пахомов, Ю. Б. Смирнов // Пробл. почв. зоологии. Тез. докл. VIII Всесоюз. совещ. – Ашхабад, 1984. – Кн. 2. – С. 43–44.

325. *Пахомов А. Е.* Влияние роющей деятельности крота на микрофлору почв пойменных дубрав степной зоны юго-востока УССР / А. Е. Пахомов, Г. И. Тырыгина // Млекопитающие СССР. Тез. докл. III съезда Всесоюз. териол. о-ва: Тез. докл. – М., 1982. – Т. 1. – С. 267–268.

326. *Перель Т. С.* Роль дождевых червей (Lumbricidae) в разложении растительного опада в зоне смешанных лесов / Т. С. Перель // Пробл. почв. зоологии. – Минск: Наука и техника, 1978. – С. 178–179.

327. *Петрусевич К.* Значение растительноядных животных в экосистемах / К. Петрусевич, В. Гродзинский // Экология. – 1973. – № 6. – С. 5–17.

328. *Пилипенко А. Ф.* Энергетическая оценка роли почвенных беспозвоночных в лесных биогеоценозах Присамарья / А. Ф. Пилипенко, Ю. П. Бобылев, Ю. Б. Смирнов // Вопр. степ. лесовед. и лесной рекультивации земель. – Д. : ДНУ, 1986. – С. 116–123.

329. *Пилипко О. М.* Вплив екскрецій *Alces alces* (L.) на хімічні властивості ґрунтів степового Придніпров'я. Автореф. дис. ... канд. біол. наук / О. М. Пилипко. – Д., 2006. – 21 с.

330. *Підоплічко І. Г.* До вивчення звірів-землерий та їх кротовин / І. Г. Підоплічко // Пр. природно-техн. відділу. – 1931. – № 14, Вип. 3.

331. *Покаржевский А. Д.* Участие почвенных сапрофагов в миграции зольных элементов в лесостепных биогеоценозах / А. Д. Покаржевский // Биота основных геосистем Центральной степи. – М., 1976. – С. 96–108.

332. *Полушина Н. А.* Роющая деятельность млекопитающих на полонинах Карпат / Н. А. Полушина // Роль животных в функционировании экосистем. – М. : Наука, 1975б. – С. 119–121.

333. *Пузаченко А. Ю.* Средообразующая роль гетеротрофных организмов / А. Ю. Пузаченко // Средообразующая деятельность животных. – М. : МГУ, 1970. – С. 9–13.

334. *Раменский Л. Г.* О некоторых принципиальных положениях современной геоботаники / Л. Г. Раменский // Бот. журн. – 1952. – Т. 37. – № 2.

335. Рафес П. М. Животный мир как компонент лесного биогеоценоза / П. М. Рафес, Л. Г. Динесман, Т. С. Перель. – М.–Л. : Наука, 1964. – С. 216–298.

336. Рахилин В. К. О средообразующей роли птиц фауны СССР // Средообразующая деятельность животных / В. К. Рахилин. – М. : МГУ, 1970. – С. 15–18.

337. Рева А. А. Энергетическая оценка трофических связей грызунов в лесных биогеоценозах Присамарья / А. А. Рева // Тез. докл. IV съезда Всесоюз. териологич. о-ва. – М., 1986. – С. 329.

338. Рева А. А. Роль млекопитающих в продукционных процессах степных лесов центрально-степного Приднепровья / А. А. Рева // Биоразнообразие и роль зооценоза в естественных и антропогенных экосистемах. Мат. II Междунар. науч. конф. – Д. : ДНУ, 2003. – С. 244–245.

339. Реймерс Н. Ф. О некоторых особенностях средообразующей деятельности позвоночных животных / Н. Ф. Реймерс // Средообразующ. деятельн. позвоноч. животных. – М. : МГУ, 1970. – С. 14–15.

340. Реймерс Н. Ф. Азбука природы: Микроэнциклопедия биосферы / Н. Ф. Реймерс. – М. : Знание, 1980. – 280 с.

341. Рудышин М. П. Биоэнергетика некоторых видов полевок в биогеоценозах Карпат и смежных территорий / М. П. Рудышин // Роль животных в функционировании экосистем. – М. : Наука, 1975. – С. 159–160.

342. Савич В. И. Способы устранения загрязнения почв / В. И. Савич, Е. В. Трубицина // Земледелие. – 1990. – № 2. – С. 22–23.

343. Савицкий Б. П. Контактные связи и обмен паразитами птиц и млекопитающих / Б. П. Савицкий // VII Всесоюз. орнитол. конф. – К. : Наукова думка, 1977. – Ч. 2. – С. 87–88.

344. Сазонова О. Н. Вынос органических веществ кровососущими комарами из понижений рельефа на плакоре / О. Н. Сазонова // Средообразующая деятельность животных. – М. : МГУ, 1970. – С. 65–71.

345. Самедов П. А. Пищевая активность дождевых червей и кивсяков / П. А. Самедов // Проблема почвенной зоологии. – Новосибирск, 1991. – С. 195.

346. Селиванов И. А. Консорции в системе биотических взаимоотношений в биогеоценозах / И. А. Селиванов // Значение консортивных связей в организации биогеоценозов. Мат. Всесоюз. совещ. – Пермь: ПГУ, 1976. – С. 274–277.

347. Сметана Н. Г. К вопросу об устойчивости экосистем / Н. Г. Сметана // Пробл. устойчивости биологич. систем. – Харьков, 1990. – С. 41–42.

348. *Соколов В. Е.* Роль позвоночных животных в биогеоценозах пустынь / В. Е. Соколов, Б. Д. Абатуров // Роль животных в функционировании экосистем. – М. : Наука, 1975. – С. 10–15.

349. *Соколов В. Е.* Дикие животные в глобальном радиоэкологическом мониторинге / В. Е. Соколов, Д. А. Криволуцкий, В. Л. Усачев. – М. : Наука, 1989. – 150 с.

350. *Соколова Т. А.* Химические основы буферности почв / Т. А. Соколова. – М. : МГУ, 1996. – 106 с.

351. *Соломко Р. М.* Изучение роли птиц в циркуляции вируса гриппа на юге Украины / Р. М. Соломко, Л. Д. Степановский, В. С. Греков // Мат. VII Всесоюз. орнитол. конф. – К. : Наукова думка, 1979. – Ч. 2. – С. 91.

352. *Стриганова Б. Р.* Роль почвообитающих беспозвоночных в деструктивных процессах / Б. Р. Стриганова // Роль животных в функционировании экосистем. – М. : Наука, 1975. – С. 58–61.

353. *Стриганова Б. Р.* Роль почвенных животных в процессах разложения растительных остатков / Б. Р. Стриганова // Пробл. почв. зоологии. – Вильнюс, 1975. – С. 32–35.

354. *Стриганова Б. Р.* Взаимодействие почвообитающих беспозвоночных и микроорганизмов в процессе деструкции / Б. Р. Стриганова // Микробиологич. деструкция органич. остатков в биогеоценозе. – М., 1987. – С. 86–87.

355. *Сукачев В. Н.* Развитие растительности как элемент географической среды в соотношении с развитием общества / В. Н. Сукачев // О географической среде в лесном производстве. – Л. : Лесотехнич. акад., 1940. – С. 54–62.

356. *Сукачев В. Н.* Идея развития в фитоценологии / В. Н. Сукачев // Советская ботаника. – 1942. – № 1–2. – С. 5–17.

357. *Сукачев В. Н.* Основные понятия лесной биогеоценологии / В. Н. Сукачев. – М. : Наука, 1964. – С. 5–49.

358. *Тараненко Л. И.* Влияние колониального гнездования грачей на окружающую среду / Л. И. Тараненко // Роль животных в функционировании экосистем. – М. : Наука, 1975. – С. 104–106.

359. *Татарникова И. П.* Количественная характеристика экскреторной деятельности крупных чаек и влияние ее на растительность / И. П. Татарникова // Роль животных в функционировании экосистем. – М. : Наука, 1975. – С. 107–110.

360. *Травлев А. П.* Опыт детализации структурных компонентов лесного биогеоценоза в степи / А. П. Травлев // Вопр. степ. лесовед. – Д., 1973. – Вып. 4. – С. 6–18.

361. *Травлеев Л. П.* Спутник геоботаника по почвоведению и гидрологии / Л. П. Травлеев, А. П. Травлеев. – Д. : ДГУ, 1979. – 86 с.
362. *Турло Т. Н.* Роль трофической деятельности земноводных в лесных и целинно-балочных системах / Т. Н. Турло, В. Л. Булахов // Экология и молодежь. Мат. I Междунар. науч.-практ. конф. – Гомель : ГГУ, 1998. – Т. 1. – С. 35.
363. *Уиттекер Р.* Сообщества и экосистемы / Р. Уиттекер. – М. : Прогресс, 1980. – 328 с.
364. *Формозов А. Н.* Роль некоторых птиц и млекопитающих – потребителей семян и плодов древесных пород в формировании среды лесных биогеоценозов / А. Н. Формозов // Средообразующая деятельность животных. – М. : МГУ, 1970. – С. 22–30.
365. *Формозов А. Н.* Деятельность грызунов на пастбищах и сенокосных угодьях Западного Казахстана и ее хозяйственное значение / А. Н. Формозов, А. Г. Воронов // Учен. зап. МГУ. – М. : МГУ, 1939. – Вып. 20. – С. 3–122.
366. *Ходашова К. С.* Воздействие позвоночных животных-фитофагов на биологическую продуктивность и круговорот веществ в лесостепных ландшафтах / К. С. Ходашова // Средообразующая деятельность животных. – М. : МГУ, 1970а. – С. 48–56.
367. *Ходашова К. С.* Влияние массовых зеленоядных грызунов на минерализацию растительного опада луговых степей / К. С. Ходашова // Средообразующая деятельность животных. – М. : МГУ, 1970в. – С. 60–62.
368. *Царик Й. В.* Роль почвенных беспозвоночных в разложении мертвых растительных остатков в некоторых высокогорных экосистемах Украинских Карпат / Й. В. Царик // Роль животных в функционировании экосистем. – М. : Наука, 1975. – С. 73–75.
369. *Чернова Н. М.* Почвообразовательный процесс и сукцессии / Н. М. Чернова // Пробл. почв. зоологии. – Вильнюс, 1975. – С. 39–41.
370. *Чернова Н. М.* Экологические сукцессии при разложении растительных остатков / Н. М. Чернова. – М. : Наука, 1977. – 200 с.
371. *Чернова Н. М.* Биологическое разнообразие и структура почвенных сообществ / Н. М. Чернова // Пробл. почв. зоологии. – Новосибирск, 1991. – С. 149–152.
372. *Чернявский Ф. Б.* Лось на северо-востоке сибиря / Ф. Б. Чернявский, В. И. Домнич. – М. : Наука, 1989. – 128 с.
373. *Шварц С. С.* Общие закономерности, определяющие роль животных в биогеоценозах / С. С. Шварц // Журн. общ. биол. – 1967. – Т. 28. – № 5. – С. 510–522.

374. Шеляг-Сосонко Ю. Р. Методология геоботаники / Ю. Р. Шеляг-Сосонко, В. С. Крисаченко, Я. И. Мовчан. – К. : Наукова думка, 1991. – 272 с.

375. Щербакова С. И. Консортивные связи птиц с дубом в лесных биогеоценозах Присамарья / С. И. Щербакова // Біогеоценологічні дослідження на Україні. – Львів, 1984. – С. 114–115.

376. Эшби У. Р. Введение в кибернетику / У. Р. Эшби. – М. : Иностран. литер., 1959. – 432 с.

377. Якуба М. С. Вплив *Rossius kessleri* (Diplopoda) на розкладання підстилки в байрачних екосистемах Присамар'я Дніпровського / М. С. Якуба, А. П. Похиленко, В. В. Бригадиренко // Пит. біоіндикації та екології. – Запоріжжя : ЗНУ, 2003. – С. 41–48.

378. Accumulation of Pb, Cd and Zn from contaminated soil to various plants and evaluation of soil remediation with indicator plant (*Plantago lanceolata* L.) / M. Zupan, V. Hudnik, F. Lobnik, V. Kadunc // Contaminated soils. III International conference on the biogeochemistry of trace elements. – Paris, 1995. – P. 187.

379. Andersson A. Influence of organic fertilizers on the solubility and availability to plants of heavy metals in soils / A. Andersson // Grundforbättring. – 1975–1976. – N 4. – P. 159–164.

380. Anderson R. H. The influence of parasitic infection on the dynamics of host population growth / R. H. Anderson // Population Dynamics. – Oxford, 1979. – P. 245–281.

381. Bollag Jean-Marc. Biological and chemical interaction of pesticides with soil organic matter / Bollag Jean-Marc, Myers Caria I., Minard Robert D. // 4-th Intern. Workshop Chem. Biol. Ecotoxicolog. Behav. Pesticides in Soil Environ., Rome. Sci. Total Environ. – 1992. – P. 205–217.

382. Bouche M. B. Action de la fauna sur etats de la matiere organique dans pes ecosystems / M. B. Bouche // Humification et biodegradation. – 1975. – P. 157–168.

383. Bulakhov V. L. Vertebrates role in metals transformation intensification in steppe forests soil of Ukraine / V. L. Bulakhov // Extended abstracts Fourth International Conference on the Biochemistry of Trace Elements. – Berkeley: University of California, 1997. – P. 371–372.

384. Bulakhov V. L. Vertebrates role in the productive processes of artificial steppe forests / V. L. Bulakhov // ISEB 2001 Meeting Phytoremediation. – Leipzig–Halle, 2001a. – P. 68.

385. Bulakhov V. L. Mammals role in the optimization phytocoonosis ecological balance / V. L. Bulakhov // ISEB 2001. Meeting Phytoremediation. – Leipzig–Halle, 2001b. – P. 69.

386. *Bulakhov V.* The effect of moose on the production processus in steppe forest of the Ukraine / V. L. Bulakhov, O. Boikachova, A. Gubkin // Abstr. of Papers and Poster Third Intern. Mouse Symp. – Syktyvkar, USSR, 1990. P. 58.

387. *Bulakhov V.* Trophic effect of birds in steppe forest of the Ukraine / V. L. Bulakhov, A. Gubkin, N. Romaneev // Acta XVIII Congressus Internationale Ornithology. – M. : Nauka, 1985. – P. 1089.

388. *Bulakhov V.* Influence of vertebrates trophometabolites on soil proteolytic activity in floodland woods of steppe zone / V. L. Bulakhov, N. Gubanova, A. Kompaniets // Enzymes in the Environment: Activity Ecology and Applications. II Intern. Conf. – Praha, Czech Republic, 2003. – P. 70.

389. *Bulakhov V. L.* The effect of moose on the biological activity of soils and destruction processes in steppe forests of the Ukraine / V. L. Bulakhov, A. Y. Pakhomov // Abstract of Papers and Posters. Third Intern. Moose Symp. – Syktyvkar, USSR. – 1990. – P. 59.

390. *Bulakhov V. L.* Usage of vertebrate animals on technogenic ecosystems recultivation and purification / V. L. Bulakhov, A. Y. Pakhomov, A. A. Reva // SECOTOX 97. Abstracts. Ecotoxicology and Environmental Safety Central Eastern European Confer. – Jurmala, Latvia, 1997. – P. 198.

391. *Bulakhov V. L.* Burrowing amphibians and mammals role in the soil ecological balance restoration on the areas, of slag-heaps forest recultivation / V. L. Bulakhov, A. Y. Pakhomov, A. A. Reva // Structure and Functional Role of Animals in Natural and Transformed Ecosystems. Abstr. 1 Intern. Confer. – D. : DNY, 2000. – P. 119–120.

392. *Bulakhov V. L.* Teriogenic formation of soil microflora in steppe woods of Ukraine / V. L. Bulakhov, A. Y. Pakhomov, A. A. Reva // IFEMS Congress of European Microbiologists. Abstract book. – Ljubljana, Slovenia: Cunkazjev Dom, 2003. – P. 368.

393. *Bulakhov V. L.* Some information about decomposition of zoogenic waste as functional element contitions of Ukraine's steppe forest // Biodiversity: Ecology, Adaption and Evolution / V. L. Bulakhov, M. V. Shulman // 3 Intern. Young Scientists Conf. – Odessa: Pechatnyi Dom., 2007. – P. 106–107.

394. *Christensen T. H.* The effect of dissolved organic carbon on the mobility of cadmium, nickel and zinc in crouwater / T. H. Christensen, I. B. Christensen // Soils contamime irosieme conference inter. Sur la biogeo-chimie des elements traces. – Paris–France, 1995. – P. 275.

395. *Clements F. A.* Shelford. Bioecology / F. A. Clements. – New York: John Wiley and Sons, 1939.

396. *Cottingham K. L.* Predictive indices of ecosystem resilience in models of north temperate lakes / K. L. Cottingham // Ecology. – 1994. Vol. 75. – P. 2127–2138.

397. *Curry I. P.* The earthworm population of a winter cereal field and its effects on soil and nitrogen turnover / I. P. Curry // *Biol. Fert. Soils.* – 1995. Vol. 19, N 2/3. – P. 166–172.

398. *Duncan I. R.* Heavy metal removal from industrial effluents by immobilised yeast and algal biomass / I. R. Duncan, D. Prady, A. Stell, B. Wilhemi // *Biohydrometallurgical processing.* – Unibesidad do Chile, 1995. V. 11. – P. 351–358.

399. *Dunger W.* Tiere in boden / W. Dunger. – Letherstadt: Ziemsen Verlag, 1964.

400. *Edwards B. A.* The role of soil animals in breakdown of leaf material / B. A. Edwards, G. W. Heath // *Soil organism.* – Amsterdam, 1963.

401. *Edwards C. A.* The role of soil invertebrates in turnover of organic matter and nutrient / C. A. Edwards, D. E. Reachle, D. A. Crossley // *Ecological studies.* – Berlin, 1970. – 1. – P. 147–172.

402. *Fic M.* Batch studies for the investigation of mobility of the heavy metals Cd, Cr, Cu and Zn / M. Fic, M. Schroter // *Journal of contaminated hydrology.* – 1989. – Vol. 4. – P. 69–78.

403. *Franco Uwe* Eflus verschidener organi scher Diinger aut die Mineralisierungs dynamic in Boden // *Taguuber. Akad. Landwirt-schaftwiss. DDR.* – 1986, N 245. – P. 57–62.

404. *Golley F. B.* Energy flux in ecosystems / F. B. Golley // *Eco-syst. Struct. And funet.* 31, 3t amus biol collos. – Corvallis, 1970.

405. *Grulich I.* Vyznam ryci cinnosti krтка obecneho (Talpa europeae) v CSSR / I. Grulich // *Praci Brneusku zaclad GSAY.* – Praha, 1959, r. 31, v. 3.

406. *Haeckel E.* Generale Morphologi / E. Haeckel. – 1866.

407. *Hargital L.* The role of humus status of soil in binding toxic elements and compounds / L. Hargital // *Sci. Total Environ,* 1989. 81–82. – P. 651–653.

408. *Hemmingsen A. U.* Energy metabolism as related to body size respiratory surfaces and its evolution / A. U. Hemmingsen // *Rep. Of steno mem. Hospit. And nord insul.* – 1960. – Vol. 9. – N 2.

409. *Hornsly A. G.* Late contaminants in soil / A. G. Hornsly, P. S. Rao // *Unio calif water resaut. Aut. Rept.* – 1986. – N 63. – P. 63–67.

410. Importance of DOC in sediments for contaminant transport modeling / B. G. Huang, K. S. Jun, Y. D. Lee, W. S. Lung // *Water science technology.* – 1998. – Vol. 38. – N 11. – P. 193–199.

411. *Lavelle Ch.* Burrowing activity of *Aporrectodea rosea* / Ch. Lavelle // *Pedobiologia.* – 1998. – V. 92. – N 2. – P. 97–101.

412. *Marcus Granato* Evaluation of potential use of water hyacinths in treatment of cyanide-containing effluents // *Biohydromellurgical processing.* V. 11. Universidad de Chile, 1995. – 211–217.

413. *Mobius K.* Die Auster und Austernwirtschalf / K. Mobius. – Berlin, 1877.
414. Mouse-like rodent digging activity effect on cadmium accumulation and migration in the flooded oakeries soils in the steppe zones of Ukraine / V. L. Bulakhov, A. V. Mikheyev, A. Y. Pakhomov, A. A. Reva // EERO-US-AID. Symposium on Ecological Chemistry. – Chisinau, Moldova, 1995. – P. 38.
415. *Nakamura Y.* Effects of soils animals on soil habitat modification in nature farming without chemical fertilizer and pesticides / Y. Nakamura // Soil Fauna and Soil Fertility. Proceedings of the IX Intern. Colloquium on Soil Zoology. – M. : Nauka, 1987. – P. 24–28.
416. *Pakhomov A. Y.* Mammalia – soil burrowers influence on copper transformation in “soil – plant” system in the steppe forests / A. Y. Pakhomov // 2nd Intern. Symp. ISMOM 96, Effect of Mineral-Organic-Microorganism Interactions on Soil and Freshwater Environments. – Nancy, France, 1996. – P. 101.
417. *Pakhomov A. Y.* The rodents burrowing influence activities on the soil ash content increase and vegetation cover in the forest ecosystems / A. Y. Pakhomov // 7th Ann. Meet. SETAC-Europe. Prospects for the European Environment beyond 2000. Abstract book. – Amsterdam, the Netherlands, 1997. – P. 230.
418. *Pakhomov A. Y.* Microlandscape forming role of mammals burrowers in Ukrainian steppe forests / A. Y. Pakhomov // Present and Historical Nature-Culture Interactions in Landscapes (Experiences for the 3rd millennium). Intern. Conf. Abstract book. – Prague, Czech Republic, 1998a. – P. 88.
419. *Pakhomov A. Y.* Mouse (Muridae) burrowing activity as airhydrothermic regime formation factor in steppe forests soils of Ukraine / A. Y. Pakhomov // Abstracts Euro-American Mammal Congress. – Universidad de Santiago De Compostela, Spain, 1998b. – P. 37.
420. *Pakhomov A. Y.* Reducing of soil radioactivity by fossorial activity of *Spalax microphthalmus* in forests of steppe zone of Ukraine / A. Y. Pakhomov // European Radiation Research 98. – Capri, Italia, 1998c. – P. 165.
421. *Pakhomov A. Y.* Migration of some micro- and macroelements in environment under influence of digging activity of mammals / A. Y. Pakhomov, V. L. Bulakhov // Central and Eastern European Regional Meet. Environmental Toxicology: Pathways of anthropogenic pollutants in the environment and their toxic effect. – Porabka-Kozubnik, Poland, 1993. – P. 82.
422. *Pakhomov A. Y.* Trace elements migration in soil-herbaceous plant system under animals fossorial activity / A. Y. Pakhomov, V. L. Bulakhov // Contaminated soils. Third International conference on the biogeochemistry of trace elements. – T. B. Impacts and Pathways of Exposure. B. 1. – Paris, France, 1995. – P. 110.

423. *Pakhomov A. Y.* Influence of fossorial activity of *Pelobates fuscus* (Pelobatidae, Anura) on soil respiration in steppe Forests / A. Y. Pakhomov, V. L. Bulakhov // *Societas Europaea Herpetologica. Abstr. 9th Ordinary Gen. Meet.* – Chambéry: Université de Savoie, France, 1998. – P. 163.

424. *Pakhomov A. Y.* Biogeocoenotic role of mammals in soil forming processes / A. Y. Pakhomov, V. L. Bulakhov, A. A. Reva // *Contaminated Soil 2000. VII Intern. FZK/TNO conf. on contaminated soil in co-op with UFZ. CCL.* – Leipzig, 2000. – Vol. 2. – P. 1268–1269.

425. *Pakhomov A. Y.* Role of mammals' fossorial activity in formation of soil enzymatic activity in steppe forests / A. Y. Pakhomov, V. L. Bulakhov, A. A. Reva // *Enzymes in the environment: activity ecology and applications. The II Inter. conf. Abstract.* – Praha, Czech Republic, 2003. – P. 74.

426. *Piccolo A.* Reactivity of added humic substances towards plant available heavy metals in soils / A. Piccolo // *Sci. Total Environ.* – 1989. 81–82. – P. 607–614.

427. Relationships between soil factors and cadmium concentrations in kernels of sunflower grown commercial fields / Y. -M. Li, R. L. Chaney, C. E. Green, A. A. Schneiter // *Proceeding of extending abstracts IV Intern. Conf. Biogeochemistry of Trace Elements.* – Berkley: Clark Kerr Campus University of California, 1997. – P. 101–102.

428. *Schwerdfeger F.* *Okologie der Tiere.* 1953. – 461 p.

429. *Shelford V. E.* The reactions of certain animals to gradients of evaporating of air / V. E. Shelford // *Biol Bull.* – 1913. N 25.

430. *Stanczykowska A.* Bivalves as a factor effecting circulation of water in lace Mikolayskie (Poland) / A. Stanczykowska // *Limnologica.* – 1976. Bd. 10, H. 2. – P. 347–352.

431. *Tansley A. G.* The use abuse of vegetational concepts terms / A. G. Tansley. – *Ecology.* – 1935. V. 16.

432. *Tsadilas C. D.* Soil pH effect on the distribution of heavy metals among soil fractions / C. D. Tsadilas // *Proceedings of extended abstracts from the IV Intern. Conf. Biogeochemistry of Trace Elements.* – Berkley: Clark Kerr Campus University of California, 1997. – P. 505–506.

433. *Veale I.* Biosorption of some metallic ions from industrial effluents using fungal strains and bacterial exopolysaccharides / I. Veale, A. Voicu, I. Lazar // *Biohydrometallurgical processing.* – Vol. 11. – Universidad de Chile, 1995. – P. 229–235.

434. *Whittaker R. H.* Evolution of natural communities / R. H. Whittaker, G. M. Woodwell // *Ecosyst. Struct and func.* 31st Annu Biol Col. – Corvallis, 1972.

Навчальне видання

Булахов Валентин Леонтійович
Пахомов Олександр Євгенійович

ФУНКЦІОНАЛЬНА ЗООЛОГІЯ

Підручник

Редактор В. Д. Маловик
Технічний редактор В. А. Усенко
Коректор В. Д. Маловик

Підписано до друку 26.11.2010. Формат 60×84¹/₁₆. Папір друкарський. Друк плоский.
Ум. друк. арк. 22,78. Ум. фарбовідб. 23,28. Обл.-вид. арк. 24,6. Тираж 300 пр.
Вид. № 1493. Зам. № .

Свідоцтво держреєстрації ДК № 289 від 21.12.2000 р.
ДП «Видавництво ДНУ»,
пр. Гагаріна, 72, м. Дніпропетровськ, 49010
Друкарня ДНУ, вул. Наукова, 5, м. Дніпропетровськ, 49050