

Міністерство освіти та науки України
Дніпропетровський Національний Університет

О.В. Жуков, О.Ф. Пилипенко, С. М. Кірієнко

ОСНОВИ ҐРУНТВОЇ ЗООЛОГІЇ ТА БІОІНДИКАЦІЇ

Частина 1

Затверджено редакційно-видавничою радою Університету
як навчальний посібник

Дніпропетровськ
ДНУ

2002

ПРЕДМЕТ І ЗАВДАННЯ ҐРУНТОВОЇ ЗООЛОГІЇ.

Ґрунтова зоологія була створена наприкінці 30—х рр. ХХ ст. М.С.Ґіляровим, як синтез загальної та прикладної зоології, еволюційного вчення та традиційного "російського" генетичного ґрунтознавства В.В.Докучаєва.

У 1956 році в Інституті еволюційної морфології та екології тварин ім. А.Н.Сєверцова АН СРСР в Москві М.С.Ґіляровим було створено спеціалізовану лабораторію ґрунтової зоології, яка до його смерті у 1985 р. виконувала роль координуючого центру усіх ґрунтово—зоологічних досліджень в республіках СРСР.

Важливим джерелом формування ґрунтової зоології можна назвати роботи ґрунтознавців та сільськогосподарських ентомологів, що були розпочаті наприкінці ХІХ — початку ХХ ст. В.В.Докучаєв розглядав ґрунти як "четверте тіло природи", та перетворив ґрунтознавство в самостійну природничу науку, що має специфічний об'єкт досліджень та володіє специфічними методами досліджень. Він ще не мав достатньо даних для оцінки ролі тварин в ґрунтоутворенні, хоч і цікавився нею. В експедиціях Докучаєва приймали участь зоологи, а в класичному труді "Російській чорнозем» він наводить дані про чисельність та вагу різних груп шкідливих ґрунтових комах. Йому був знайомий труд Ч.Дарвіна про ґрунтоутворюючу роль дощових червів, яку він обговорював в своїй праці, але вважав дані англійського натураліста перебільшеними або такими, що мають локальне значення.

Перша наукова праця В.І.Вернадського написана ще в студентські роки, була присвячена механічній діяльності живої речовини. Вона була виконана на підставі ґрунтової експедиції 1884 року в Єкатеринославську губернію і опублікована В.В.Докучаєвим без відому автора у 1889 році (Вернадский В.И. Путевые заметки о почвах бассейна р. Чаплынки Новомосковского уезда Екатеринославской губернии // Труды Вольного экономического общества. 1889, №3. С. 22—29.) коли автор перебував в закордонному науковому відрядженні. В цій роботі В.І.Вернадський вперше в світовій літературі зробив спробу кількісно оцінити вплив ріючої діяльності ховраха на ґрунти.

Петербурзький професор П.А.Костичев на підставі лабораторних спостережень зробив висновок, що завдяки діяльності тварин (личинок грибних комариків) проходить перетворення гниючого листа на аморфний гній. Інші вчені також надавали великого значення ролі тварин в ґрунтоутворенні. І.І.Мечніков у 1888 році писав, що в наших степових районах личинки кузьки та близьких видів відіграють таку ж роль, як дощові черви в більш вологих районах. Ґрунтознавець Н.А.Дімо в Середній Азії та в Грузії вивчав ґрунтоутворюючу роль стоніг, дощових черв'яків та гризунів.

Ґрунтова зоологія вивчає тваринне населення ґрунтів, як важливий компонент педобіоти, та має на меті дослідити закономірності формування комплексів ґрунтових тварин відповідно до умов існування, їх роль в процесах ґрунтоутворення, адаптації до життя в ґрунті як середовища існування та значення ґрунту в еволюції тварин. Важливими прикладними аспектами ґрунтової зоології є застосування досягнень цього наукового напрямку в медицині, ветеринарії, сільському господарстві, біотехнології та охороні навколишнього середовища. Прикладні аспекти формувались як частина фундаментальних досліджень, але і зараз вони мають тісний контакт з ними. Можна виділити такі основні напрямки ґрунтової зоології:

- закономірності формування фауністичного та екологічного різноманіття ґрунтової фауни та зміни його в просторі та часі;
- вивчення ролі ґрунтових тварин в ґрунтоутворювальних процесах;
- зоологічна індикація властивостей ґрунту та діагностика ґрунтових утворень;
- аналіз пристосувань тварин до ґрунту як специфічного середовища існування;
- вивчення шкідників сільськогосподарських та деревних культур;
- ґрунтові тварини як компоненти паразитоценозів, їх медичне та ветеринарне значення;
- біоіндикація антропогенних змін у навколишньому середовищі за допомогою ґрунтових тварин;
- екологічна фізіологія окремих груп тварин;
- роль ґрунтових тварин в міграції елементів та сполук, у тому числі і токсикантів, в екологічних системах.

ІСТОРІЯ ҐРУНТОВОЇ ЗООЛОГІЇ

Дві природничі науки — зоологія і ґрунтознавство — стали джерелами формування ґрунтової зоології.

Незважаючи на те, що певне значення тварин, у першу чергу безхребетних, як важливого елемента в біогенному круговороті речовин, констатувалося натуралістами ще на початку ХІХ століття, свідомо оцінка ролі тварин у ґрунтоутворювальних процесах відбулася значно пізніше. Лише відтоді, коли за основу при подібних дослідженнях було поставлено динамічний аспект взаємовпливу ґрунту та його біоти, сам ґрунт стали розглядати як природно-історичне тіло. При цьому педофауна визначалася як один з найважливіших факторів ґрунтоутворення — «життя» ґрунту. Подібний підхід до вивчення ґрунту сприяв створенню дуже тісних зв'язків між генетичним ґрунтознавством і зоологією, розвиток яких закономірно призвів до формування ґрунтової зоології.

Одна з перших праць, у якій була наочно відтворена важлива роль тварин у розкладанні рослинних залишків, перетворенні їх у ґрунтовий шар і тим самим участі тварин у кругообігу речовин, належала англійському ентомологу В.Кірбі (Kirby, 1800). Йому вдалося описати, як у тропічних лі-

сах загиблі дерева, «мертві гіганти», за словами Кірбі, «переробляються» мурахами і термітами протягом кількох місяців, поступово перетворюючись у перегній.

Подібні ідеї, що виражалися в спробах зв'язати в єдину динамічну систему окремі організми, що населяють єдину територію, були особливо характерні для багатьох натуралістів другої половини XIX століття. Варто особливо підкреслити, що виявлені зв'язки одержали в більшості випадків екологічне трактування.

Це були часи, коли «зооекологічні» тенденції, викликані до життя працями Ч.Дарвіна (1859), Э.Геккеля (Haeckel, 1866, 1870), виявлялися в численних конкретних дослідженнях фахівців, сприяючи нагромадженню великого фактичного матеріалу, на основі якого закладався теоретичний фундамент екології тварин. Елементи екологічного аналізу були характерні для всіх скільки-небудь значних праць зоологічної спрямованості. На порозі стояло концептуальне узагальнення професора зоології К.Мебіуса (Möbius, 1877), що не тільки показав, але й установив існування в природі динамічно-рівноважних угруповань, запропонувавши для них назву «біоценоз» (Möbius, 1877. S. 75).

Позначаючи цим терміном комплекс тваринних і рослинних форм, що постійно зустрічаються в різних пунктах того самого басейну, при наявності однакових умов існування, завжди тотожного складу, Мебіус (Möbius, 1904) зумів виділити три найбільш характерні особливості біоценозу:

- 1) відносна відповідність між потребами організмів, що входять у дане угруповання, і умовами їх життя на визначеній площі;
- 2) взаємну обумовленість окремих співчленів даного угруповання;
- 3) тривале існування угруповання.

Мебіус помітив найбільш важливу властивість цих природних комплексів — тісний взаємозв'язок його співчленів. Посилаючись на власні спостереження й експерименти, він відзначав, що зникнення чи поява в біоценозі навіть одного якого—небудь виду змінює характер взаємозв'язку його співчленів, а це в кінцевому рахунку приводить до зміни самого біоценозу.

Власне кажучи, цим узагальненням в екології було закладено принципово новий підхід до аналізу окремих елементів і явищ живої природи з екологічних позицій. Розглядання кожного з них не ізольовано, а як членів єдиного комплексу, що знаходяться в стані постійної динамічної рівноваги й одночасно є складовим структурним цілим більш складних екосистем і в кінцевому рахунку всієї біосфери, ставало усе більш розповсюдженим серед фахівців. У результаті багато з них прагнули вивчати природу як цілісну субстанцію, що існує у всіх її численних зв'язках і проявах.

Обстановка, що склалася на той час, сприяла зосередженню уваги ряду фахівців, що вивчали ґрунтоутворюючих тварин, на аналізі тих зв'язків, що виникали між цими організмами і середовищем їх життя. Торкався цих питань і О.Гримм (1874), оцінюючи, щоправда, вплив життєдіяльності ко-

мах на властивості ґрунту лише загальною. При цьому він зумів побачити і виділити головне — позитивний вплив комах на поліпшення структури ґрунту і підвищення його родючості. Вивчивши, зокрема, спосіб життя личинок окличної совки (*Agrotis exclamationis* Z.), що живуть у ґрунті, він відзначав, що ці «землерії» так її розпушують і «удобрюють собою», як це не може бути відтворено жодним сільськогосподарським знаряддям, призначеним для оранки.

Перші дослідження ґрунтоутворюючої діяльності дощових червів В.Генzenом і Ч.Дарвіном. З кінця 70—х — початку 80—х років XIX століття почався період накопичення більш детальних даних про ґрунтоутворювальну діяльність тварин. Ці дані носили ще дуже уривчастий характер, а коло досліджуваних тварин було досить вузьке. Але разом з тим подібні питання розглядалися вже в спеціальних роботах.

Серед останніх окремої уваги заслуговують дослідження ґрунтоутворювальної діяльності дощових червів, виконані майже одночасно В.Генzenом (Hansen, 1877, 1882), Ч.Дарвіном (Darwin, 1881. Цит. за: Дарвін, 1936) і лісівником А.Полімпсестовим (1882).

Особливе значення мала робота німецького зоолога Гензена, що представляє собою перше дослідження екологічної спрямованості, цілком присвячене дощовим черв'якам. Автору вдалося методом спостереження і визначеної експериментальної перевірки установити, яким чином окремі сторони способу життя досліджуваної тварини впливають на формування родючого шару ґрунту. Він дуже ретельно описав процес «затягування» черв'яками опалого листя у свої нірки і його переробку у перегній. Гензен уточнив також будівлю нірок, провів перші підрахунки їхньої кількості на певній площі. Відповідно даним Гензена, на один акр площі ($\approx 4047 \text{ м}^2$) саду приходилося 53767 червів. У полі, на такій же площі, ця кількість падала в два рази. Дослідника цікавило питання про те, яку кількість перегною можуть виділити черви за визначений відрізок часу. Поставлений експеримент показав, що через півтора місяці, після того як двох червів було поміщено в скляну посудину, засипану на 1 1/2 фути (0,53 м) піском, а зверху вкриту шаром опалого листя, піддослідні тварини проробили в ґрунті численні ходи, у які ними було «втягнуто» листя. Поверхня ж посудини покрилася перегноем товщиною в один сантиметр. Результати дослідження підтвердили припущення автора про те, що цей родючий шар утворився в результаті переробки ґрунту й органічних речовин, що містяться в ньому, у травному тракті червів.

Визначивши в експерименті, що один черв'як виділяє за добу 0,5 грама багатого азотом перегною, Гензен перерахував цю величину на середню кількість особин, що жили на досліджуваній ділянці. Отримані дані дозволили автору зробити висновок про те, що родючий, рослинний шар ґрунту є продуктом кропіткої і дуже енергійної діяльності червів, яким раніше не надавали належного значення.

У підсумку проведених спостережень і досвідів Гензен зміг більш різнобічно освітити функціональну діяльність червів, у результаті якої під-

вищувалася родючість ґрунту. Ця діяльність містила в собі різноманітну переробку існуючих як «на», так і «у» ґрунті органічних речовин. У результаті черви забезпечували, по—перше, рівномірний розподіл цих речовин під поверхнею землі; по—друге, — прискорену переробку всього матеріалу; по—третє, — розподіл перероблених речовин на різних глибинах ґрунту. Автор пропонував враховувати також той факт, що ріюча діяльність черв'яків поліпшує структуру ґрунту, побічно сприяючи більш легкому проникненню коренів у «підґрунтя». Як видно, у висновках Гензена знайшли своє відображення усі найбільш важливі аспекти ґрунтоутворювальної діяльності земляних черв'яків.

Чотири роки по тому Ч.Дарвін (1881) опублікував класичний твір про дощових черв'яків, що у значній мірі визначив процес формування ґрунтової зоології.

Прагнення Дарвіна проникнути в суть досліджуваних явищ, простежити їхні складні взаємозв'язки й еволюційні перетворення привело дослідника до вирішення питання про характер ґрунтоутворювальної діяльності черв'яків у тісному зв'язку з розглядом проблеми взаємозалежності цих тварин від мінливих умов середовища їх життя.

Показником того, як серйозно Ч.Дарвін відносився до впливу ґрунтових тварин на формування ґрунтів, свідчить той факт, що поглибленою розробкою цієї проблеми великий натураліст продовжував займатися, власне кажучи, протягом усього життя.

Як відомо, першого листопада 1837 р. Ч.Дарвін зробив доповідь, що стала прологом його майбутнього капітального твору, опублікованого по тому піввіку. У цій доповіді, названій «Про утворення рослинного шару», Дарвін уперше показав значення дощових червів у формуванні ґрунту. Характеризуючи в праці 1881 р. значення зробленої ним доповіді для розвитку самої ідеї, Дарвін відзначав, що саме в цьому виступі він перший раз описав процес заковування черв'яками предметів, що лежать на поверхні лугів і утворюють власне ґрунтовий шар. «Це удаване занурення поверхневих предметів ... є прямим наслідком того, що черв'яки постійно викидають на поверхню велику кількість дрібної землі у виді своїх екскрементів. Рано чи пізно ці екскременти поширюються на всякий лежачий по поверхні предмет і накривають його. Унаслідок цього я прийшов до висновку, — згадував Дарвін, — що увесь рослинний шар країни вже не раз пройшов через кишковий канал червів і ще пройде багато разів. На цій підставі назва «тваринний шар» у деяких відносинах був би більш придатним, ніж звичайне уживане «рослинний шар» (Дарвін, 1881. Цит. за: Дарвін, 1936). Цей висновок про ґрунт як природно—історичне тіло, в утворенні якого важливу роль грає біотичний фактор, Дарвін висував за кілька десятиліть до Докучаєва та його послідовників.

На основі багаторічного вивчення ґрунтоутворювальної діяльності дощових червів Дарвін прийшов до висновку, що ці тварини відіграють велику роль у руйнуванні гірських порід, денудації земної кори, підготовці ґрунту для зростання на ньому рослинності.

Він вважав, зокрема, що в результаті обсіпання старих «нірок» черв'їв рослинний шар ґрунту знаходиться в постійній динаміці, а складені частки цього шару перетирають один одного. «У силу цього, — писав Дарвін, — свіжі поверхневі шари піддаються постійній дії вуглекислоти, що міститься в ґрунті, і гумусових кислот, роль яких у руйнуванні гірських порід є ще більш значною. Утворення гумусових кислот обумовлюється, імовірно, перетравленням напіврозкладеного листа, що заковтується дощовими черв'яками. Таким чином, частки землі, що складають верхній рослинний шар, знаходяться за таких умов, що цілком сприяють їх руйнуванню і розпаданню» (Дарвін, 1881. Цит. за: Дарвін, 1936. Т.3. С.235).

Провівши ряд експериментів, Дарвін прийшов до висновку, що черв'яки роблять дуже помітну роботу по поліпшенню структури ґрунтового шару. «Черв'яки щонайкраще готують ґрунт для зростання рослин. Вони періодично піддають рослинну землю дії повітря, просівають її так, що в ній не залишається жодного камінчика крупніше тих, котрі вони можуть заковтнути. Вони рівномірно перемішують усе, подібно садівнику, що готує дрібнозернисту землю для своїх обраних рослин. У такому виді вона стає однаково добре пристосованою як до збереження вологості і поглинання розчинних речовин, так і для процесів нітрифікації» (Дарвін, 1881. Цит. за: Дарвін. Соч. 1936. Т. 2, С. 237).

Описуючи далі сам «механізм» ґрунтоутворення під впливом черв'яків Дарвін показав, по—перше, як органічні речовини завдяки процесам життєдіяльності цих тварин у більш простому, розкладеному стані опускаються вниз, максимально наближаючись до коренів рослин. По—друге, — як дощові черв'яки беруть участь в утворенні гумусу. Дарвін докладно вивчив процес переробки листа травними і видільними органами черв'їв. «Отримана маса, — відзначав Дарвін, — перероблялася і змішувалася з землею, у результаті чого й утворився ...той темний родючий гумус, що майже суцільно покриває поверхню землі добре відособленим шаром чи завісою».

Дарвін установив також, що в результаті того, що численні ходи, які черв'яки проробляють на значній глибині, значно збільшується «...вільний доступ повітря усередині землі». Розкривши всю глобальну значимість цих явищ, Дарвін обрисовував докладну картину того, як через розпушений черв'яками ґрунт повітря проникає в більш глибокі горизонти, прискорюючи і збільшуючи процеси окислювання гірських порід, що лежать під ґрунтом. Відзначалося також, що під впливом кліматичних факторів (води і вітру) виділення черв'яків переміщуються на великі відстані, накопичуючися в долинах. У результаті створювалося цілісне уявлення про те, яка велика і результативна діяльність дощових черв'яків, які глибокі, багатобічні і складні зв'язки цих тварин із середовищем свого існування.

Цінність спостережень і висновків, зроблених Дарвіном, становить великий інтерес ще і тому, що завдяки їм стало очевидним, яке велике значення в таких довгострокових явищах, як ґрунтоутворення, грають малопомітні процеси при їхньому тривалому і постійному впливові.

Як видно, і при розробці цього, здавалося б, дуже приватного питання Дарвін дотримувався одного зі своїх основних методологічних принципів — аргументований доказ найбільш характерної ознаки розвитку: переростання безупинно повторюваних дрібних явищ у нову якість, що відбиває нову форму. «Тут ми знову зіштовхуємося, — писав у зв'язку з цим Дарвін, — з тим невмінням підсумовувати результати безперервно повторюваних явищ, що так часто затримувало рух науки вперед, як те колись мало місце в геології, а останнім часом — в основних положеннях еволюційного вчення» (Дарвін, 1881. Цит. по: Дарвін. Соч. 1936. Т.2. С.119). Таким чином, саме Ч.Дарвіним була вперше почата спроба трактувати діяльність безхребетних, що мешкають у ґрунті, як один з найважливіших факторів формування ґрунтового покриву Землі.

Розвиток концепції про роль ґрунтових тварин у ґрунтоутворювальному процесі послідовниками Ч.Дарвіна. Нова постановка питання про роль і значення ґрунтоутворювальної діяльності дощових черв'яків у генезисі ґрунтів викликала величезний інтерес вчених до роботи великого натураліста.

У найближчі десятиліття після цього з'явилася серія праць подібної спрямованості, авторами яких були не тільки зоологи, але і ґрунтознавці.

Певний інтерес з цього приводу представляють погляди датського ґрунтознавця П.Мюллера (Muller, 1887), що, подібно Дарвінові, надавав великої ролі у ґрунтоутворювальному процесі дощовим черв'якам і комахам. Мюллер розрізняв три типи гумусу на основі досліджень ґрунтового профілю лісових буроземів під буковими лісами. В описання цих типів він включив і характеристику домінуючих груп організмів—деструкторів. Ним були виділені: грубий «кислий» гумус мор (Mohr), що формується за умов переважання грибного розкладання, зернистий гумус модер (Moder), що формується в місцях, де у тваринному населенні переважають мікроартроподи, і тонкозернистий гумус муль (Mull), у створенні якого велику роль грають дощові черв'яки.

Тенденція до комплексного вивчення життєдіяльності дощових черв'яків, що залежать від змін ґрунтової структури і характеру розвитку культурних рослин, виявлялася в експериментальних дослідженнях Е.Вольні (Wollny, 1897). Йому удалося довести, що функціональна діяльність черв'яків сприяє значному підвищенню кількості вуглекислоти, яка виділяється ґрунтом, збільшенню розчинності в ґрунтовому шарі мінеральних речовин.

Вольні установив експериментальним шляхом, що в результаті постійного розпушування черв'яками ґрунтового шару його обсяг збільшується на 27,5%, вологоємність змінюється з 48,13 % до 28,69%, а повітряємність підвищується в 2,5 рази. Ці зміни сприяють, як відзначав дослідник, проникненню води і повітря на велику глибину, полегшуючи тим самим процеси хімічних перетворень як органічних, так і неорганічних частин ґрунту. Природно, що подібні ґрунтові модифікації фізичного і хімічного

характеру сприяють кращому росту і розвитку рослин. Це кілька років по тому було підтверджено ґрунтознавцем Г.Н.Висоцьким (1899).

Описуючи діяльність дощових червів на чорноземних ґрунтах Великого Анадолу, Висоцький підкреслював, зокрема, що великі дощові черви *Dendrobaena (Allolobophora) mariupoliensis*, риють ходи на глибину до 8 м. По цих ходах легко на велику глибину можуть проникати корені трав'янистих рослин, що позитивно позначається на їхньому розвитку.

Характерно, що роботи ґрунтознавців носили більш широкий характер. У них висувалися ідеї, що сприяли подальшому узагальненню накопичених даних, формуванню уявлень про визначення зв'язку між життєдіяльністю тварин та морфологічними особливостями ґрунту, структурою його профілю.

Особливої уваги серед цих праць заслуговує опублікований майже одночасно з дослідженням Ч.Дарвіна твір про ґрунтоутворюючу діяльність дощових червів російського ґрунтознавця А.Полімпсестова (1882).

Розвиваючи широкі погляди на значення тварин у біогенному обміні речовин, Полімпсестов дуже докладно зупинявся і на процесі утворення чорнозему. «Як не дивним здається, — писав автор, — але я скажу, що напевно чи не найбільша частина перегною побувала в шлунках дрібних тварин, що і самі тут же поховали себе, і чи не цим можна пояснити досить значну присутність (навіть до 1 — 2%) фосфорних з'єднань у нашому чорноземі?»

Намагаючись довести до свідомості своїх читачів усю глибину і значимість виявлених ним закономірностей, він писав далі: «... напевно чи хто може стверджувати, що міриади міриад цих тварин протягом століть залишалися байдужими до таких предметів, що могли служити їм їжею. Тим, що сумнівається у висловленому мною припущенні, заснованому на безпосередніх фактах, я дозволю собі пригадати, що природа, невичерпна у своїх творчих і руйнівних силах, за допомогою найнікчемніших сил робить колосальні справи, що мимоволі приводять всякого в здивування». Як видно, ідея про те, що в ґрунтоутворювальних процесах особливо наочно виявляються невеликі зміни, але такі, що постійно відбуваються та приводять до величезних зрушень якісного характеру, розвивалася Дарвіном і Полімпсестовим одночасно.

Полімпсестов відзначав, однак, що в ґрунтоутворювальних процесах значну роль, крім дощових червів, грають інші безхребетні, наприклад мокриці і багато видів комах.

Формування теоретичних основ ґрунтової зоології в рамках нової парадигми про ґрунт, розробленої В.В.Докучаєвим. Процес накопичення зоологічних даних екологічної спрямованості про ґрунтових тварин поступово розширювався. Дослідники усе ясніше усвідомлювали необхідність комплексного вивчення тварин — ґрунтоутворювачів і середовища їх життя.

Вирішальну роль у зміцненні і розвитку цієї позиції зіграла нова концепція про ґрунт, яку розробив В.В.Докучаєв (1883,1891,1898,1899) і яка

була розвинена П.А.Костичевим (1886, 1889) і В.І.Вернадським (1939). Грунт відповідно до цієї концепції був виділений вченими в «четверте тіло природи», що постійно змінюється в результаті дії як біотичних, так і абіотичних факторів середовища. Подібна точка зору на грунт сприяла, власне кажучи, визначенню основних завдань майбутньої комплексної дисципліни — ґрунтової зоології. З виділенням ґрунту в особливе природне тіло стало очевидним, що ґрунтові тварини є одночасно і біотичними факторами ґрунтоутворення та повинні вивчатися як компоненти єдиної природної системи.

У роботі «Російський чорнозем», що став підсумком більш ніж п'ятирічного глибокого вивчення ґрунтів цього типу, Докучаєв прийшов до висновку, що ґрунт — це результат «... надзвичайно складної взаємодії місцевого клімату, рослинних і тваринних організмів, складу і будови материнських гірських порід, рельєфу місцевості, нарешті, віку країни...» (Докучаєв, 1883. С. 111).

Необхідно відзначити, що В.В.Докучаєв, вперше в історії ґрунтознавства, виконав докладне заздалегідь сплановане обстеження великої природної області. При цьому вивчалися не випадкові зразки ґрунтів, не окремі фактори їхнього генезису, а вся сукупність умов ґрунтоутворення. У результаті такого підходу В.В.Докучаєв зміг розкрити зв'язки між окремими типами ґрунтів і оцінити ґрунт як природне тіло, що розвивається, а також побачити «усю єдину цільну і нероздільну природу, а не уривчасті її частини» (Докучаєв, 1898. Цит. за: Докучаєв, 1994. С.406).

Поняття про ґрунт як про «природне тіло», з одного боку, цілком відособлене, що має свої специфічні особливості, а з іншого боку — тісно і різноманітно пов'язане з іншими категоріями природних тіл (мінералами, рослинами і тваринами) привело дослідника не тільки до створення генетичного ґрунтознавства як самостійної наукової дисципліни, але також сприяло створенню нового синтетичного підходу до природи як системі.

Докучаєв наводить нове визначення ґрунту «...**ґрунт є функція (результат) від материнської породи (ґрунту), клімату й організмів, помножена на час**» (Цит. за: Докучаєв, 1954. С.326). Цей дуже лаконічний висновок Докучаєв доповнював образним порівнянням ґрунту з дзеркалом, що являє собою «... яскраве і цілком правдиве відображення, так сказати, безпосередній результат сукупної, вікової взаємодії між повітрям, землею (первісні, ще не змінені процесами ґрунтоутворення материнської породи, інакше підґрунтя), з одного боку, рослинами, тваринами, мікроорганізмами і віком країни — з іншого, цими вічними і понині діючими ґрунтоутворювачами» (Цит. за: Докучаєв, 1954. С.330).

Відзначивши ту величезну кількість тварин, що населяють ґрунт, Докучаєв звертав увагу на їхню роль у поліпшенні структури ґрунтового шару, підвищенні його родючості. «... Дуже багато тварин, — писав Докучаєв, таких як ховрашки, хом'яки, ящірки, міриади комах і червів і ін. і ін., росяються як на поверхні наших степів, так і в їхньому ґрунті...» (Докучаєв, 1883. Цит. по: Докучаєв, 1949). «Іноді, — продовжував учений, — на од-

ній десятині нараховують одних личинок хлібних жуків (з роду *Anisoplia*) від 194400 до 1836000 екземплярів; на тім же просторі число личинок жуків з роду *Nagpalus* доходить часто до 216000... Усе це, риючись у землі, безсумнівно повинне сприяти здрібнюванню її і кращому проникненню в неї повітря й органічних речовин, що, природно, викликає і більш правильний розподіл у ній гумусу і найсильніше вивітрювання корінних гірських порід. Безсумнівно також, що більша частина цих організмів, живлячись мертвою і живою рослинністю, повинна сприяти її швидкому згорянню, а вмираючи самі повинні постачати ґрунт азотними речовинами».

Цілком очевидно, що створення В.В.Докучаєвим принципово нового підходу до оцінки ґрунту як особливого природного тіла, формування на цій основі нової світоглядної позиції натуралістів варто розглядати як нову парадигму. Принципи цього вчення стали як визнана модель постановки і вирішення широкого спектру суміжних проблем, формування нової галузі знання. Створення нової парадигми привело і до створення наукового співтовариства послідовників і однодумців В.В.Докучаєва, що об'єднало багато яскравих розумів.

Найбільш послідовна і глибока спадкоємність поглядів на ґрунт як на один зі структурних компонентів біосфери просліджується в дослідженнях учня Докучаєва — В.І.Вернадського.

Як відомо, у 1926 р. В.І.Вернадський виклав основи свого вчення про біосферу, що по-новому трактувало існування й еволюцію всієї живої матерії нашої планети. Характерно, що на формування світогляду Вернадського, що сприяв створенню природно-наукових концепцій і висновків, які характеризувалися «космічним розмахом», великий вплив зробив В.В.Докучаєв. Від свого університетського вчителя і сприйняв Вернадський, синтетичний підхід до дослідження природи як цілісної субстанції, що існує у всіх її численних зв'язках і взаємодіях.

Розглядаючи наприкінці 30—х років ХХ ст. корінні відмінності живих і косних (неорганізованих) тіл біосфери, він обґрунтував і уявлення про біокосні тіла, до яких був прилічений ґрунт. «Можна розрізняти в біосфері, — писав Вернадський, — три типи природних тіл: тіла живі, наприклад, рослина, тіла косні, наприклад, гірська порода, і тіла біокосні, наприклад, ґрунт...» (Вернадський, 1939). Розвиваючи це положення, учений розкривав сутність самого поняття «біокосне тіло». «Поняття біокосного природного тіла є поняття нове, яке біохімічно науково точно і виразно відрізняється від поняття косного і живого природного тіла... Біокосні природні тіла характерні для біосфери. Це закономірні структури, що складаються з косних і живих тіл одночасно (наприклад, ґрунти), причому всі їхні хімічні і фізико—хімічні властивості вимагають іноді надзвичайно великих виправлень, якщо при їхньому дослідженні не враховувати прояв живої речовини, що знаходиться в них». Вернадський прийшов до висновку, що «усякий ґрунт є характерне біокосне тіло. Це ясно бачив уже В.В.Докучаєв».

У рамках сформованої парадигми почався активний цілеспрямований процес формування нової галузі природознавства, формалізованої в самостійну дисципліну.

Дуже показово, що Докучаєв, визнаючи певне значення тварин у ґрунтоутворенні, сам безпосередньо ці процеси не вивчав. Сучасник Докучаєва — П.А.Костичев, надаючи тваринам багато більшу роль у формуванні чорноземів, провів серію експериментів, які показали, що аморфні продукти розкладання у ґрунті утворюються в результаті життєдіяльності тваринних організмів. У своїй основній праці, присвяченій аналізу проблеми походження, складу і властивостей ґрунтів чорноземної області Росії, Костичев (1886) довів експериментальним шляхом, що не тільки черви, але й інші дрібні безхребетні тварини, наприклад, мухи роду *Sciara* — «грибні комарики» — можуть перетворювати здрібнений опад: сіно і березове листя «в одноманітний чорний порошок». Як показали досліди, подібне перетворення відбувається так швидко, що «... на перший погляд, важко повірити, щоб такі дрібні комахи могли в короткий час подрібнювати такі значні кількості рослинних залишків» (Костичев, 1886. С.80). Таке ж розкладання органічних речовин в аморфній перегній відбувалося, за спостереженнями Костичева, у результаті життєдіяльності інших безхребетних тварин, наприклад, багатоніжок.

При відсутності цих тварин, як з'ясував Костичев, розкладання рослинного опаду з листя тривало роками, причому процес цей не доходив до кінця.

Експериментальні дані, отримані Костичевим, привели його до твердого переконання, що не тільки дощові черв'яки, але і ряд інших безхребетних тварин сприяє перетворенню органічних речовин ґрунту в аморфну масу, абсолютно подібну за своїми якостями з чорноземом. Це дало підставу Костичеву приєднатися до точки зору Докучаєва, відповідно до якої оцінка Дарвіном (1881) дощових черв'яків як єдиних творців усього ґрунтового шару була явно перебільшена.

Ґрунтознавці Г.Н.Висоцький і Н.А.Дімо також проводили свої дослідження відповідно до того концептуального уявлення про ґрунт, що розвивав В.В.Докучаєв.

Висоцький, наприклад, у результаті вивчення в 1892 — 1893 р. можливості степового лісорозведення на території південної України (Великий Анадол) опублікував два підсумкових дослідження (1899,1901). У них, поряд з розглядом проблем ґрунтознавства цього краю, було докладно описано ґрунтових тварин, що сприяли утворенню зернистої структури і збільшенню шпаруватості чорноземів. Особливо докладно викладалися дані про нового, відкритого Висоцьким, виду кільчастого черв'яка *Dendrobaena (Allolobophora) mariupoliensis*.

За спостереженнями Висоцького і його колег, ходи цих черв'яків доходили до рівня ґрунтових вод, різко зменшуючись з глибиною. Так, якщо на площі горизонтального розрізу в один квадратний метр дослідники нарахо-

ували на глибині метра 525 ходів черв'їв, то на глибині восьми метрів кількість таких ходів досягалася лише 110. (Висоцький, 1899. С.87).

Надаючи великого значення ґрунтоутворювальній діяльності цього виду дощових черв'їв, Висоцький приводив у своїй роботі найбільш значимі для досліджуваної проблеми особливості способу життя тварини. Зокрема відзначалося, що *Dendrobaena mariupoliensis* ніколи не виносить своїх вивержень на поверхню, а залишає їх, як правило, усередині ходів на глибині поверхневого шару. Самі ж ходи, як установили фахівці, закінчувалися капсулами, у яких поступово накопичувався карбонат кальцію, виділюваний черв'яками.

Підтримуючи погляди Ч.Дарвіна на важливу роль дощових черв'їв у житті ґрунту, Висоцький писав: «Поглинаючи ґрунтові частки і викидаючи їх у переробленому вигляді, дощові черви грають на Велико-Анадольській ділянці видатну роль у житті ґрунту ... у поліпшенні фізичної будови ґрунту, при залишенні ораних полів під переліг дощові черви є важливими агентами» (Висоцький, 1899. С.88).

Висоцький підтримував також думку Костичева про те, що «ходи» ґрунтових тварин сприяють проникненню коренів рослин на велику глибину, поліпшуючи умови розвитку останніх.

Зосередивши свою увагу на вивченні ходів землерийв—сліпаків (*Spalax typhlus Pallas*), найбільш розповсюджених мешканців Великого Анadolу, Висоцький підкреслював істотний вплив цих тварин на зміну структури ґрунту.

Як доказ цього положення Висоцький наводив опис ходів сліпака, що, за словами дослідника, являли собою лабіринти тунелів круглого перетину діаметром сім сантиметрів. Ці ходи досягали в деяких випадках, за свідченням Висоцького, двох метрів глибини.

Оцінюючи в цілому ґрунтове «населення» обстежуваної території, Висоцький звертав увагу і на ту екологічну групу «землерийв», що проводить у ґрунті лише певну частину свого життєвого циклу. Маючи на увазі, головним чином, личинок комах, він відзначав (1899. С.89), що ці тварини є прекрасними розпушувачами поверхневого шару ґрунту, особливо на цілині, перелогах і усередині лісових насаджень.

Подібні переконання, підкріплені великим фактичним матеріалом, висловлювалися й у роботах Н.А.Дімо. Деякі з них Дімо публікував зі своїми колегами—ґрунтознавцями по спільних дослідженнях напівпустель Туркестану (Дімо, Гордеев, 1905; Дімо, Келлер, 1907). Безсумнівно, що зростаючий інтерес ґрунтознавців до тваринних мешканців ґрунту, бажання як можна детальніше вивчити вплив ґрунтової фауни на формування цього природно-історичного тіла розвивався під впливом ідей В.В.Докучаєва.

Досліджуючи протягом декількох років ґрунти аридних районів Туркестану, Дімо прийшов до висновку про те, що в ґрунтоутворювальних процесах цієї зони велику роль грають мурахи і терміти.

Концепція Докучаєва про ґрунт як природно—історичне тіло не тільки стимулювала дослідження ґрунтової фауни. Вона сприяла також твердженню у свідомості багатьох зоологів якісно нової оцінки мешканців ґрунту як одного з найважливіших факторів її формування.

Цілком усвідомлено цей підхід був сформульований М.О.Холодковським. У своєму широко відомому зведенні по ентомології (1896), що призначалося не тільки фахівцям, але і для широких кіл наукової громадськості, Холодковський увів спеціальний розділ — «Значення комах у загальному житті природи». У ньому, загалом, було викладено основні погляди автора на значення ґрунтових комах.

Звертаючи основну увагу на той факт, що діяльність цих тварин сприяє поліпшенню структури і складу ґрунту, підвищує її водопроникність, Холодковський у короткій формі описав конкретні шляхи цього впливу. У першу чергу, він вказував на «... те, що комахи роблять досить важливий вплив на механічний характер і фізико—хімічний склад ґрунту» (Холодковский, 1896. С. 142). Своїми численними ходами, «каналами» та «галереями» комахи, за словами Холодковського, буквально «пробуравлювали» ґрунт. Він підкреслював, що в результаті цієї діяльності, властивої ґрунтовим личинкам, а також дорослим формам таких членистоногих, як мурахи і капустянки, змінювався склад ґрунту, тому що ходи, які утворилися, полегшували надходження в більш глибокі ґрунтові шари атмосферної води, що містить численні солі і кислоти. «Таким шляхом комахи приймають повільну, але постійну участь у роботі води, що змінює і руйнує гірські породи і ґрунти» (Холодковский, 1896, С.143).

Розділяючи точку зору Ч.Дарвіна (Darwin, 1881) на значення дощових черв'яків як основних виробників гумусу, Холодковський разом з тим порушував резонне питання про правомірність визнання подібної ролі і за багатьма комахами, личинки яких живуть у подібних із червами умовах і живляться також органічними речовинами, що розкладаються. До них Холодковський відносив личинок комарів—довгоногів родини Tipulidae і ряду інших. «Таким чином, — писав Холодковський, — якщо надавати значення в утворенні чорнозему черв'якам, то подібну ж роль варто приписати і багатьом комахам».

Залежність властивостей ґрунту від тварин, що його населяють, вивчалася фахівцями дуже широкої природно-наукової орієнтації. Тому вони цікавилися не тільки безхребетними мешканцями ґрунту, але і хребетними — землеріями, такими як бабаки, ховрашки і кроти. На здатність цих тварин розпушувати, перемішувати ґрунт різних горизонтів звертав увагу ще В.В.Докучаєв (1883. С.174 — 175). Дуже характерно, що подальше більш детальне вивчення ґрунтоутворювальної діяльності цих тварин продовжувало знаходитися в полі зору Докучаєва, тому що проводилося його найближчими учнями і колегами — Вернадським (1889), Силантьєвим і ін. (1894).

Так, наприклад, науковий звіт про вивчення хребетних — землеріїв у чорноземних степах Росії, складений відомим зоологом А.А.Силантьєвим

із групою співробітників, був переглянутий і відредагований Докучаєвим. Про цей факт повідомлялося в передмові до опублікованого звіту. Спостереження В.И.Вернадського про ґрунтоутворювальну діяльність гризунів під час комплексного дослідження ґрунтів басейну ріки Чаплинки Єкатеринославської губернії виконувалися за програмою, розробленою Докучаєвим. Це дослідження було вилучене з рукописів Вернадського і підготовлено до друку також при активній участі Докучаєва.

Під час досліджень ґрунтів Чаплинського степу він звернув увагу на її горбкуватий рельєф, що утворювався, за його словами, гризунами, здебільшого ховрашками і хом'яками (Вернадский, 1889). Для того щоб як можна повніше визначити значення ґрунтоутворювальної діяльності цих гризунів, Вернадський докладно вивчив спосіб життя ховрашків і хом'ячків, глибину і діаметр виритих ними нір. Він провів також підрахунки кількості землі, що перероблялася землеріями на визначених ділянках.

Вернадський був одним з перших дослідників, які загострили увагу на тому факті, що в результаті діяльності риючих гризунів відбувалося зменшення вмісту гумусу у верхніх шарах ґрунту і, навпаки, — збільшення його в підґрунтових шарах.

Характер впливу ґрунтоутворювальної діяльності землеріїв на родючість ґрунту продовжував досліджуватися в 90—х роках групою фахівців на чолі з А.А.Силантьєвим. Серед багатьох фахівців у ті роки ще було відсутнє ясне розуміння цього питання. Тому ті конкретні висновки, до яких прийшли в результаті своїх спостережень Силантьєв і його співробітники, мали важливе практичне значення. Дослідники установили, наприклад, що «пробурювання» землеріями чорноземних ґрунтів циліндричними ходами поліпшувало його родючість.

Як показали Силантьєв і його колеги, по ходах, проритих тваринами, родючий чорноземний шар легше проникав у нижні горизонти, поліпшуючи кореневе живлення рослин. По цих ходах вода швидше і вільніше попадала в глибинні шари підґрунтя. Опис цього процесу здобув особливу цінність, якщо врахувати, що підґрунтя більшості степових районів було представлено глинистими, слабо просочуваними породами.

Поступово зростало число досліджень, присвячених розгляду ґрунтоутворювальної діяльності тварин. Фахівці в багатьох випадках одночасно намагалися виявити окремі сторони способу життя, морфології, фізіології. Цілком природно, що коли ґрунтово—зоологічні дослідження виконувалися зоологами, акцент робився на вивчення саме зоологічних об'єктів. Однак і в цих випадках натуралісти завжди враховували й аналізували зв'язок досліджуваних тварин із ґрунтом як середовищем існування.

Певний інтерес у цьому плані представляють спостереження за способом життя травневого та липневого хрущів, проведені З.С.Голов'янко (1909) у Хреновському бору Воронезької губернії. Проводячи ретельне вивчення способу життя й екології хрущів, Голов'янко прагнув використовувати отримані дані для розробки ефективних заходів боротьби з цими шкідниками. При такому підході на перше місце висувалася проблема багато-

аспектного аналізу взаємин хрущів із ґрунтом. А для успішного вирішення чисто практичного питання — знищення личинок хрущів, що підгризають коріння— необхідно було виявити такі ґрунтові умови, які, з одного боку, сприяли б підвищенню стійкості рослин до шкідників, а з іншого боку були б несприятливі для ґрунтових комах.

Установивши відмінності в ступені зараженості ґрунту хрущами, Голов'янку зробив спробу з'ясувати причини цього явища.

Для цього він докладно вивчив особливості способу життя цих комах, що залежать від різних умов їх життя. Вони в першу чергу стосувалися відмінностей у типах ґрунтів, лісів і кліматичних факторів. У результаті удалося виявити відповідність, наприклад, між розтягнутими термінами льоту жуків і характером ґрунту, у який вони відкладають свої яйця. На початку (кінець квітня) самки відкладали яйця на підвищених ділянках пораних площ. Але далі, у міру того, як жуки, об'їдаючи листя дерев, просувалися всередину бору, самки однаково часто заривалися для яйцекладки й в орні землі, і в лісовий ґрунт. Було встановлено також, що самки не відкладають свої яйця як на занадто вологу землю, так і на сипучі піщані ґрунти. Голов'янку описав також форму і глибину ходів, які самки хрущів пробурають «гвинтоподібними» рухами у ґрунті на глибину до 20 — 30 см.

Разом з тим порівняльний аналіз зараженості досліджених площ показав, що яйцекладки травневого хруща приурочені до більш зволжених, затінених ґрунтів, з «мертвим» опадом. Личинки ж липневих («мармурових») хрущів виводяться, як правило, на відкритих місцях, що добре прогріваються.

Польові спостереження переконали Голов'янку, що жоден з екологічних факторів не може бути виділений як головна умова, яка визначає нормальну життєдіяльність комах. Автор порушував питання тільки про комплексну оцінку цих факторів, «...які створюють у сукупності сприятливу чи несприятливу для личинок життєву обстановку» (Головянко, 1909. С.39).

Для більш детального вивчення певних сторін життєдіяльності цих ґрунтових мешканців, що ушкоджують корені дерев, щоб потім, ґрунтуючись на отриманих даних, розробити систему агротехнічних заходів, Голов'янку провів також ряд експериментів, мета яких полягала у визначенні умов, необхідних для нормального розвитку яєць хрущів і оптимального протікання процесу обертання у лялечку. У підсумку було встановлено, що на розвиток яєць хрущів найбільш негативно діє недолік ґрунтової вологи. Автор переконався також у тім, що руйнування камер, у яких самки мармурового хруща відкладають яєчка, аж ніяк не є перешкодою для їхнього подальшого розвитку.

На підставі широкого спектра даних, отриманих у результаті польових спостережень і експериментів, Голов'янку виділив ті з них (тип ґрунту, його фізико—хімічні властивості, характер покриву, освітленість), що створювали найбільш сприятливі умови життя для ґрунтових шкідників. Уміле використання цих даних, руйнування на їхній основі екологічних

зв'язків між хрущами та середовищем їх життя давало в руки фахівців реальну основу для розробки ефективних агротехнічних засобів боротьби з цими комахами.

Особливу роль у розшифровці тієї відповідальної ролі, що грає ґрунтове «населення» у житті ґрунту слабо вивчених регіонів, а також у встановленні на основі отриманих даних перших ґрунтово—зоологічних закономірностей зіграли роботи Н.А.Дімо. До його досліджень серед ґрунтознавців існувала думка про те, що в аридних зонах діяльність ґрунтових тварин через їх дуже бідний видовий склад не має істотного значення. Однак фахівці не враховували тієї обставини, що в зонах зі збідненим видовим складом ґрунтових тварин дуже збільшується їхня чисельність. Н.А.Дімо, проводячи з групою ґрунтознавців (А.И.Бессонов, Л.И.Прасолов, С.С.Неустроев) на початку ХХ сторіччя кількісні підрахунки найбільш розповсюджених мешканців напівпустельних районів Самарканда, Семиріччя, зони Сирдар'ї, установив важливе значення тварин-землеріїв у ґрунтоутворювальних процесах. Дуже перспективним для формування основ майбутньої ґрунтової зоології є висновок Дімо про необхідність розгляду мешканців ґрунту як особливого екологічного співтовариства. Це положення розвивалося Дімо, цілком ймовірно, з одного боку, під впливом напрямку, що формувався в ті роки біоценотичного, а з іншого — у результаті детальних спостережень і загального кількісного обліку ґрунтових тварин, проведеного самим дослідником і його найближчими колегами (Дімо, Гордеев, 1905; Дімо, Келлер, 1907 і ін.).

Такий синтетичний підхід до вивчення ґрунтової фауни, як відзначав Дімо, зобов'язував «... не тільки до словесного опису констатованих явищ, але і до проведення більш детальних спостережень, вимірів і загального їхнього обліку, подібно тому, як раніше нами було зроблено в інших зонах (степ—напівпустеля) для деяких землеріїв і ховрашків» (Дімо, 1916. С. 154).

Дослідженням ґрунтоутворюючої діяльності цих тварин Дімо і його колеги поклали початок широкому вивченню біології ґрунту, ролі тварин—землеріїв у формуванні його мікрорельєфу, характеру ґрунтового покриву.

Нові концептуальні уявлення про ґрунт сприяли зміні самого об'єкту вивчення. Особливу увагу фахівців було зосереджено на ґрунтоутворювальній діяльності тварин, визначення якої було пов'язане з обов'язковим кількісним обліком ґрунтової фауни на певній площі. Проведення цих кількісних обліків вимагало відповідних методів, основи яких почали розроблятися на початку ХХ століття.

При створенні й освоєнні цих нових схем і методів фахівці зустрілися з величезними труднощами одержання ґрунтових проб і виділення з них цікавих дослідника організмів, що обумовлювалося специфічним середовищем їх життя.

Методи, за допомогою яких вирішувалося це трудомістке завдання, особливо в тих випадках, коли воно стосувалося екстракції з ґрунту дрібних безхребетних тварин, одержали назву автоматичної вибірки. Принцип

створення цього методу ґрунтувався на негативному таксисі більшості ґрунтових безхребетних тварин до зниження відсотка вологості середовища їх життя. Перший прилад, що працював на цьому принципі, був сконструйований ентомологом А.Берлезе (Berlese, 1905). Він складався з металевої лійки, зануреної в судину з водою, що підігрівається гасовою лампою. Ґрунт, розташований над лійкою на ситі, що нагрівається зверху лампою, поступово висихає. Дрібні тварини, що знаходяться у ґрунті, прагнучи проникнути в більш вологі, нижні шари ґрунту, провалюються через сито і опиняються у лійці. По її гладких стінках вони скочуються в судину, підставлену під лійку.

Тринадцять років по тому (1918 р.) датський ентомолог А.Туллґрен удосконалив прилад Берлезе, запропонувавши підсушування узяті ґрунтової проби електричною лампою. Електричне висвітлення збільшувало «екстракційну» здатність приладу, викликаючи в негативно фототаксичних ґрунтових безхребетних більш швидке переміщення вниз.

У цьому ж, 1918 р. американський зоолог Н.А.Кобб (Cobb, 1918) розробив методику обліку безхребетних тварин, що живуть у ґрунті. Вона ґрунтувалася на ретельному перемішуванні і просіванні ґрунтових проб, узятих з різних ділянок обстежуваної площі, через особливі сита з отворами від 12 мм до 4 мм. Потім просіяний і добре перемішаний ґрунт розбавлявся 10—20—кратним обсягом води і каламутився. Важкі частки ґрунту після каламучення осаджувалися, а верхній шар рідини з тваринами, що спливли, зливався. Ця операція повторювалася багаторазово, після чого вся рідина пропускала через кілька сит. У результаті навіть самі дрібні тварини затримувалися на дрібнокомірчастих ситах і могли вивчатися в кількісному і якісному аспектах.

ВЗАЄМОДІЯ ҐРУНТОВИХ ТВАРИН ІЗ СЕРЕДОВИЩЕМ ІСНУВАННЯ

Мешканці ґрунту та їх розмірні групи

В ґрунті спостерігається широке різноманіття тварин, які відрізняються за розмірами, живленням, місцем, яке вони займають в ґрунтовому профілі, ступенем зв'язку з ґрунтом та іншими екологічними властивостями. За ступенем зв'язку з ґрунтом можна розрізнити три основні групи: 1) геобіонти — мешкають у ґрунті все життя; 2) геофіли — певна частина життєвого циклу обов'язково здійснюється у ґрунті; 3) геоксени — випадкові мешканці ґрунту, або користуються ґрунтом тільки як сховищем.

Для зручності вивчення в ґрунтовій зоології прийнята розмірна класифікація тварин, за якою окремі групи відрізняються способами використання середовища.

Мікроскопічні одноклітинні організми об'єднано під загальною назвою "еумікрофауна" або "нанофауна". Термін "мікрофауна" означає роз-

мірну групу, до якої належать мікроартроподи — кліщі та колемболи, а також деякі черви — нематоди та енхітреїди. Великі ґрунтові безхребетні відносяться до мезофауни, а хребетні — до макрофауни (або мегафауна). Таким чином, розрізняють наннофауну (тварини розміром до 0,2 мм), мікрофауну (0,1—2 мм), мезофауну (від кількох міліметрів до кількох сантиметрів) та макрофауну (великі форми безхребетних та всі ґрунтові хребетні тварини). Розмірна класифікація має екологічний зміст. Ґрунт — складна трифазна полідисперсна система, яка складається з твердої, рідинної та газової фаз. В залежності від розмірів тіла тварини це середовище сприймається та використовується по різному як місце існування.

Багато тварин (коловертки, найпростіші, тихохідки, гастротрихи та нематоди) мешкають в найбільш тонких плівках води на твердих частках ґрунту (так звані геогідробіонти). Це малі форми педобіонтів фізіологічно водних тварин. В більш вологих ґрунтах або при більш вологій погоді вони мають змогу активно пересуватися в краплях води, а в сухих ґрунтах прилипають до ґрунтових часток завдяки силам поверхневого тяжіння. Вони мають сплющену та подовжену форму тіла, всі вони дуже малі, часто в десятків разів менше за близьких їм мешканців прісних вод. Ці форми дихають киснем, що розчинений у воді. До дефіциту вологи пристосовуються за допомогою формування цист або коконів.

Іншу частину тваринного населення ґрунту утворюють мешканці повітряного середовища ґрунту. Вони дихають киснем з повітря. До цих, так званих геоатмобіонтів, відносять більшість комах, павукоподібних, ракоподібних, багатоніжок, молюсків, стоніг, рептилій, амфібій та ссавців, що мешкають у ґрунті.

Одна з частин цієї групи ґрунтових тварин має розміри менші ніж відстань між частками ґрунту. Це кліщі, симфіли, протури, колемболи, та деякі групи вищих комах. Вони пересуваються в порожнинах та у ходах між частками ґрунту як по якому завгодно іншому твердому субстрату. Від дотику до капілярної води вони захищені покривом, що не змочується. У випадку заповнення ходів водою ці тварини опиняються у повітряному міхурцеві.

Просторово-часові екосистеми ґрунтових організмів

Різноманіття використання ґрунтовими тваринами середовища дозволяє виділити три просторово—часові екосистеми, що пов'язані між собою тільки потоком органічної речовини та киснем, що виробляють вищі рослини та водорості.

Перша — це бактеріально-водоростево-протозойна екосистема, чи екосистема одноклітинних, хоч в її межах діють і багатоклітинні організми, такі як ротаторії, нематоди та тардигради. Ця екосистема відповідає нанофауні. Екологічний час поміж окремими стадіями сукцесій в такій просторово—часовій екосистемі налічує від декількох годин до місяця. Час повного біологічного кругообігу (час, за який через біомасу проходить кіль-

кість речовини, що дорівнює кількості речовини в біомасі) становить від години до доби.

Друга просторово-часова екосистема — фунгіально-мікроартроподна, або екосистема малих багатоклітинних, таких як кліщі, колемболи, нематоди, енхітреїди, хоч в ній можуть існувати ювенільні стадії деяких великих членистоногих та черв'яків. Вона відповідає розмірному угрупованню мікрофауни. Екологічний час цієї екосистеми коливається від кількох діб до кількох місяців, а час повного біологічного кругообігу — від доби до місяця.

Третя екосистема — люмбрицидно—рослина має границі в межах біогеоценозу. Екологічний час становить від місяців до десятків років, а час повного екологічного кругообігу займає такий же період.

Екосистеми більш низького розмірного рівня розвиваються та існують усередині екосистеми вищого розмірного рівня. Тому строкатість та плямистість розподілу видів малих тварин в біогеоценозі є відображенням розподілу екосистем меншого розмірного рівня усередині нього.

ПРИСТОСУВАННЯ ТВАРИН ДО ПЕРЕСУВАННЯ У ҐРУНТІ

Умови пересування в ґрунті настільки своєрідні, що призвели до утворення спеціальних пристосувань в багатьох мешканців цього середовища.

Ґрунт є трифазною системою: між твердими частками та їх конгломератами (структурними окремостями) є порожнини, що зайняті повітрям та плівками води. Крім того, ґрунт має більш великі порожнини — сліди коренів, тріщини, ходи, що вже зроблені більш крупними тваринами. Завдяки цим структурним особливостям ґрунту пересування в ньому тварин можливо або за допомогою використання вже існуючих свердловин, порожнин та ходів, або за допомогою активного прокладання у ґрунті ходів, як у твердому субстраті.

Для малих за розмірами організмів, які менші порівняно з розмірами існуючих в ґрунті свердловин, пересування по них у ґрунті принципово не відрізняється від пересування по поверхні твердого субстрату. Тому в таких тварин (кліщі, ногохвістки, нематоди, тихохідки та інші.) немає специфічних пристосувань до пересування в ґрунті. Зі збільшенням розмірів тіла тварин з'являється необхідність в формуванні спеціальних адаптацій до пересування в ґрунті.

Личинки комах, що використовують існуючу шаруватість ґрунту, мають переважно камподоєподібну форму тіла. Вона дуже поширена серед личинок жуків та сітчастокрилих. Головним локомоторним органом таких личинок є кінцівки, пристосовані до пересування по поверхні твердого субстрату. Камподоєподібна форма є пристосуванням до швидкого пересування по звивистих ходах більш широких, ніж ширина тіла тварини. Це дуже

важливо, тому що личинки, які мають таку форму тіла, є переважно хижаками. Їм необхідно швидко переслідувати здобич без витрат часу на прокладання ходів.

Таблиця 1. Адаптації до пересування та типи пересування ґрунтових тварин

Тип пересування	Різновид	Адаптації	Представники
За допомогою використання існуючої шаруватості ґрунту без активного прокладання ходів	Розміри тіла менші, ніж розміри свердловин	Специфічних адаптацій немає	Acari, Collembola, личинки Carabidae, Staphilinidae, Neuroptera та ін.
	Розміри тіла рівні або трохи більші за розмір свердловин	Черв'якоподібна форма тіла, зростання кількості сегментів, зміцнення покривів	Myriapoda, Cardiophorus, Therevidae
Активне прокладання свердловин та ходів	Пересування з зміною товщини тіла	Фіксуючі утворення на кінці або вздовж всього тіла	Lumbricidae, Tipulidae
	Без зміни товщини тіла	Опорні органи на каудальному кінці тіла, хітинізований покрив, циліндричне тіло	Elateridae, Tenebrionidae, Alleculidae, Carabus, Calosoma
	С—подібно зігнуті личинки	М'які складчасті покриви, твердо хітинізована головна капсула	Scarabaeidae, Curculionidae, Cerambicidae

Проміжним типом пересування між активним прокладанням ходів та пересуванням по свердловинах, що вже існують, є активне прокладання власного ходу завдяки розсуненню часток ґрунту вже існуючого ходу трохи меншого діаметру внаслідок зміни товщини тіла. За таким принципом пересуваються у ґрунті дощові черви та ґрунтові личинки довгоніжок (Tipulidae). За твариною, що пересувається, залишається хід, по якому її можуть наздогнати хижаки. Крім того, ходи таких тварин добре аеруються, тому можуть швидко змінювати вологість повітря, що знаходиться у ході. Тварини користуються вже існуючими в ґрунті ходами і в необхідних випадках їх поширюють. Тому при використанні цього типу пересування лімітуючими факторами є тривалість зберігання в ґрунті порожнин відповідного діаметру та потреба в незначній протидії при їх розширенні. Ці умови призводять до того, що дощові черви, личинки типулід та інші тварини з

таким типом пересування переважно мешкають в вологих ґрунтах важкого механічного складу.

Більш екологічно досконалим є пересування з допомогою подрібнення ґрунту переднім кінцем тіла, згрібання ґрунту назад та затулення ним ходу позаду тварини, що пересувається.

На протязі онтогенезу пристосування до руху у ґрунті змінюються. Твердість покривів є важливою адаптацією до специфіки пересування. Вона також варіює впродовж розвитку ґрунтової тварини. Максимальна твердість тергіту личинок дротянок дорівнює $0,81—0,89 \text{ кг/м}^2$, а стерніту — $0,53—0,73 \text{ кг/м}^2$. Найбільшу твердість тіла мають личинки старшого віку, що ведуть активне життя та мають більший розмір.

Трофічні групи ґрунтових тварин

Участь ґрунтових безхребетних в кругообігу речовин і потоці енергії в екосистемах визначається передусім характером харчових відношень цих тварин, а також співвідношенням в складі тваринного населення ґрунту тих або інших трофічних груп. Ці параметри тваринного населення в свою чергу залежать від структури рослинного покриву і типу ґрунту.

Найважливіша біогеоценотична роль ґрунтових безхребетних полягає в переробці рослинних залишків, що визначає інтенсивність і спрямованість ґрунтоутворювального процесу і рівень родючості ґрунтів (Стриганова, 1980).

Трофічна структура тваринних угруповань виступає як один з інформативних показників, що дозволяє судити про специфіку організації комплексів безхребетних і про характер їхньої взаємодії з середовищем. При створенні систем життєвих форм тварин трофічний режим виступає як найважливіший аспект диференціації тваринного населення (Акимов, 1954). Співвідношення трофічних груп ґрунтової мезофауни може також свідчити про участь тварин в розкладанні рослинних залишків і про їх роль в ґрунтоутворювальному процесі.

Можливість використання комплексів ґрунтових тварин для діагностики ґрунтів показана М. С. Гіляровим (1965). Ґрунти класифікуються і діагностуються на основі тих ознак і властивостей, що відбивають їхній генезис, або хід ґрунтоутворювального процесу (Докучаев, 1936). З приводу того, що трофічна активність ґрунтових безхребетних є важливим чинником ґрунтоутворення, трофічна структура тваринного населення може використовуватися для зоологічної діагностики ґрунтів.

Серед ґрунтових тварин виявлені всі основні трофічні групи голозойних тварин — фітофаги, сапрофаги, хижаки і некрофаги. Найважливіша особливість екології ґрунтових безхребетних полягає в тому, що їхні трофічні відносини менш стабільні і менш облігатні, ніж у мешканців верхніх надземних ярусів біогеоценозів. Багато видів і груп ґрунтових тварин характеризуються надто складними і мінливими трофічними відносинами. При

класифікації ґрунтових тварин за типом живлення частіше мають справу зі змішаними і проміжними варіантами, ніж зі строго певними трофічними зв'язками (Стриганова, Чернов, 1980). Мобільність трофічних зв'язків і потенційний взаємозв'язок компонентів можуть розглядатися як найважливіший механізм роботи багатовидового функціонального комплексу (Wallwork, 1976).

При виділенні трофічних груп безхребетних можна виходити з принципу оптимальності для рішення питання зоологічної діагностики ґрунтів. Якщо мета дослідження інша, ніж окреслена раніш, то специфічні риси системи трофічних груп можуть бути іншими. Характеристики тваринного населення, що використовуються з метою діагностики, повинні задовольняти деяким умовам. По—перше, застосування цих характеристик повинно бути теоретично обґрунтоване. По—друге, ці характеристики повинні бути достатньо прості і доступні в практиці не тільки наукового дослідження, але і господарської діяльності. Точність діагностики вимагає певного рівня деталізації ознак тваринного населення, а можливість використання в практичних цілях вимагає зворотного їх збільшення..

Трофічні зв'язки хижаків, що мешкають в ґрунті, виявити надто складно, так як це вимагає спеціалізованих досліджень (Сергеева, 1982; Сергеева, Грюнталь, 1988; 1990). Облігатні фітофаги мають тісний зв'язок з їхніми об'єктами живлення — рослинами, тому для зоологічної діагностики їхня цінність значно нижча, ніж інших груп безхребетних (Гиляров, 1965). Особливості екології спеціалізованих фітофагів в більшому ступені визначаються їхніми трофічними об'єктами, а не властивостями ґрунтів. Виходячи з цього, можна вважати вищезазначені групи достатньо однорідними і не проводити подальшу деталізацію в рамках вирішення задачі діагностики ґрунтів.

В комплексі сапрофільних безхребетних можна виділити декілька функціональних груп, що грають різноманітну роль в детритних трофічних ланцюгах — фітосапрофаги, мікрофітофаги і детритофаги (Стриганова, 1980).

Сапрофільні безхребетні розрізняються також за наслідками впливу на рослинні залишки в процесі їхньої переробки, в відповідності з чим можуть бути виділені групи карболіберантів і нітроліберантів (Козловская, 1967, 1976, 1981). Карболіберанти демонструють значний вплив на міграцію вуглецю в біогеоценозі, а нітроліберанти — на міграцію азоту (Козловская, 1980). Ці групи можна розглядати як аналоги мінералізаторів і гуміфікаторів (Стриганова, 1980).

Система трофічних груп включає хижаків, некрофагів, облігатних фітофагів і сапротрофний блок. Сапротрофний блок складається з двох груп: первинних руйнівників рослинних залишків і вторинних руйнівників мертвих рослинних залишків. Кожна група включає підгрупи — нітроліберантів та карболіберантів відповідно. В групу карболіберантів входять тварини з широким трофічним спектром. Карболіберанти—первинні руйнівники рослинних залишків відповідають групі фітосапрофагів за Б. Р. Стригановою

(1980). Карболіберанти—вторинні руйнівники рослинних залишків близькі за функціональною значимістю до сапрофітофагів. Обидві ці підгрупи досить близькі і трофічний спектр їх залежить від гідротермічних умов (Гилларов, 1970). Чим нижче вологість ґрунту, тим більше виявляється фітофагія. При висушенні ґрунту тварини більше живляться живими рослинними тканинами. Їжа для них служить як джерело вологи. Тому при низькій вологості мертві рослинні рештки стають менш придатними для живлення і тварини змушені доповнювати нестачу води живлячись живими рослинними тканинами.

Таблиця 2. Трофічні групи ґрунтової мезофауни

Трофічні групи		Систематичні групи
Хижаки		Aranea, Lithobiomorpha, Geophilomorpha, Carabidae, Staphilinidae, Tabanidae, Dolichopodidae, Asilidae
Облигатні фітофаги		Curculionidae, Cerambicidae, Birrhidae
Некрофаги		Silphidae, Elateridae, Carabidae
Сапрофаги— первинні руйнів- ники рослинних залишків	Нітроліберанти	Lumbricidae
	Карболіберанти	Mollusca, Isopoda, Diplopoda, Scarabaeidae, Elateridae
Сапрофаги— вторинні руйнів- ники рослинних залишків	Нітроліберанти	Enchytraeidae, Lumbricidae, Tipulidae, Bibionidae
	Карболіберанти	Scarabaeidae, Elateridae, Carabidae, Tenebrionidae, Alleculidae

ТВАРИНИ ТА ҐРУНТОВЕ ПОВІТРЯ

Пристосування до дихання

Дихання завжди здійснюється у водному середовищі — цей принцип призводить до цілого ряду труднощів, що потребують для свого вирішення формування комплексу адаптацій у наземних тварин, в тому числі і ґрунтових мешканців. Умови дихання потребують тонких покривів дихальної поверхні, яка легко висихає на повітрі. Загроза загибелі від висихання може бути виключена завдяки розвитку пристосувань, що зберігають вологу в тілі тварини. Тому найкраще пристосовані до умов існування на суші ті групи тварин, які мають найбільш досконалі органи захисту від висихання та у яких розвинулись внутрішні дихальні порожнини. До них належать вищі хордові та комахи.

Швидкість випарування води з поверхні залежить від кількох факторів: вологості повітря, що оточує поверхню та температури середовища. Інтенсивність цього процесу тим вища, чим вища температура та менша вологість. При наявності руху повітря над поверхнею процес випарування прискорюється. Повітря в ґрунті завжди насичене водою. Тільки в аридних умовах у верхніх горизонтах ґрунту рівень насиченості повітря водою може знижуватися. Це значно покращує можливості дихання в ґрунті порівняно з відкритим простором завдяки запобіганню витрат води.

Кількість повітря в ґрунті залежить від його шаруватості та його вологості. У важких за механічним складом та вологих ґрунтах кількість повітря менша, ніж в легких та сухих. За кількістю кисню ґрунтове повітря мало відрізняється від атмосферного. Таке становище має місце завдяки постійному обміну газами між ґрунтом та атмосферою, що характеризується повітряпроникаючими властивостями ґрунту. Останні також визначаються вологістю та гранулометричним складом.

На поновлення повітря в ґрунті впливають атмосферний тиск та коливання температури на поверхні землі. Вночі при охолодженні поверхні ґрунту відбувається поглинання повітря атмосфери, вдень процес має зворотний напрямок: ґрунт віддає повітря при нагріванні.

Найважливішим фактором поновлення повітря в ґрунті є дифузія. Швидкість дифузії обумовлена парціальним тиском газу в суміші. Тому ґрунтове повітря більше насичене водою та CO_2 порівняно з атмосферою, а кількість кисню майже однакова.

Можливість дихання киснем при найменших витратах води під час дихання робить умови газообміну в ґрунті мов би проміжними між тими, що існують в водному середовищі з одного боку та атмосферою — з іншого.

Процес обміну та дифузії газів у водному та повітряному середовищі суттєво відрізняється. Умови постачання киснем кращі в атмосферному середовищі, а виведення вуглекислого газу — у водному середовищі. Буферні властивості води, яка в природних умовах є завжди розчином багатьох солей, призводять до зв'язування оксиду вуглецю в інші хімічні сполуки, тому насичення води цією речовиною не відбувається. При цьому різниця парціальних тисків CO_2 у воді та рідинах тіла тварини знаходиться на постійному рівні.

Товщина шару рідини, що завжди вкриває дихальну поверхню, є лімітуючим фактором, що впливає на активність газообміну. У воді цей шар дуже тоненький, а в наземних умовах він досить товстий. При постійній високій насиченості ґрунтового повітря водою мешканці ґрунту можуть мати мінімальну товщину шару рідини, що вкриває поверхню органа дихання.

Шкірний епітелій, що має контакт з навколишнім середовищем, може виконувати функцію органа дихання. У багатьох тварин він є єдиним органом, завдяки якому виконується газообмін. Великий вміст кисню в ґрунтовому повітрі порівняно з водою іноді забезпечує у мешканців ґрунту повну

компенсацію потреб в газообміні шкірним диханням навіть у тих випадках, коли в водному середовищі у близьких форм крім шкіри для дихання використовуються спеціалізовані органи (зябра).

Спеціалізовані органи дихання відсутні у нематод і олігохет, в яких дихальну функцію несе вся поверхня тіла. Шкіряне дихання найбільш ефективно в ґрунті. При мешканні на відкритій поверхні ефективність шкіряного дихання зменшується, бо шкіра повинна бути покрита більш товстим шаром слизу, що охороняє організм від висихання.

У водному середовищі концентрація кисню значно менша, ніж на суші. Тому швидкість дифузії газів у воді значно менша, хоч вона і здійснюється через тонкий шар слизу дихальної поверхні водних тварин. Таким чином, шкіряне дихання найбільш ефективно в ґрунтовому середовищі порівняно як з водним середовищем, так і сушею. Тому серед мешканців ґрунту зустрічаються найбільш крупні з наземних безхребетних, що позбавлені спеціалізованих органів дихання. Наприклад, дощові черви, розміри яких досягають декількох метрів завдовжки.

У олігохет є добре розвинена циркуляційна система і кров містить дихальний пігмент (розчинений гемоглобін). Це може розглядатися як пристосування до підвищення ефективності газообміну через шкіру.

Відсутність загрози висихання при мешканні в ґрунті робить можливим існування в ньому тварин, у яких покриви порівняно легко перепускають воду та гази. Проникність покривів для води, що визначає високу чутливість ґрунтових тварин до висихання, визначає і їх проникність до газів. Існування тільки за рахунок шкірного дихання можливе для обмеженого кола тварин. Це залежить від розмірів тіла та інтенсивності метаболізму.

Зі збільшенням розмірів тіла відносна поверхня тіла зменшується, через яку власне і здійснюється газообмін у багатьох ґрунтових тварин. Для малих організмів розміром менше 1 мм достатньо простої дифузії для газообміну. Але якщо тканини на глибині тіла знаходяться від поверхні більш ніж на 0,5 мм, то необхідна якась додаткова транспортна система, крім тих випадків, коли інтенсивність метаболізму дуже низька.

Для типово наземних груп ґрунтових безхребетних — комах та багатоніжок, властиве дихання за допомогою трахей. Але найбільш примітивні та малі форми комах, що мешкають у ґрунті та екологічно подібних субстратах, позбавлені трахей і дихають усією поверхнею тіла.

Ґрунтові тварини, що мають трахейну систему, не позбавлені можливості газообміну через покриви. Обмін газами з середовищем можливий не тільки через вологу поверхню тіла черв'яків, але і через сухі покриви личинок комах або інших артродод.

У випадку, коли погіршується структурованість ґрунтів, або коли пори зайняті водою, газовий режим ґрунту може значно погіршитися. Брак кисню є лімітуючим фактором, що обмежує проникнення тварин в глибину ґрунту. Зміна співвідношення води та повітря в порах призводить до мігра-

цій педобіонтів. При зменшенні кількості кисню в ґрунті відбувається переміщення тварин в його верхні шари.

Адаптація до нестачі кисню та надлишку CO_2 є дуже важливими пристосуваннями до життя в ґрунті. Педобіонти повинні швидко переключитися з аеробного до анаеробного типів метаболізму. Тому важливою запасною речовиною ґрунтових тварин є глікоген.

Роль безхребетних тварин у формуванні складу ґрунтового повітря

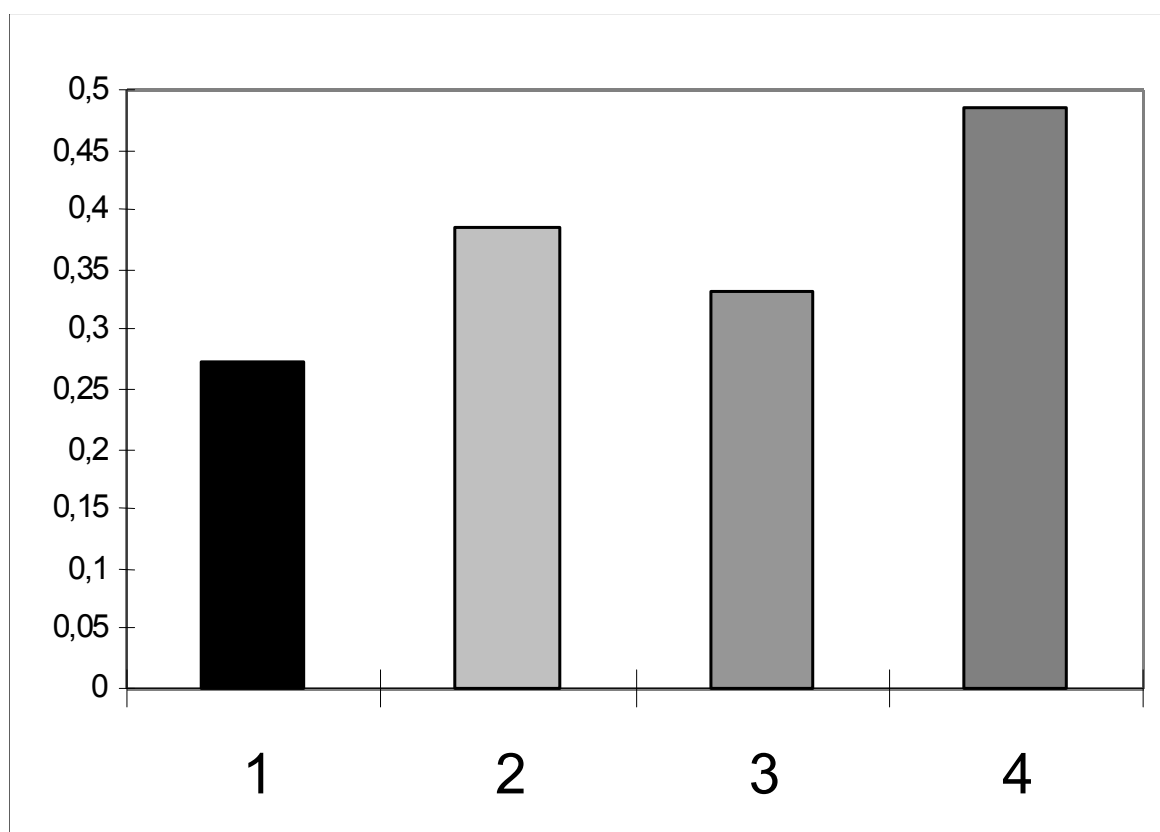
Важлива особливість ґрунту як середовища, де відбувається дихання тварин, є в його складному та різко мінливому в коротких межах часу газовому режимі. Для ґрунтових тварин в середовищі мешкання відмічені значні коливання парціального тиску кисню, нерідко з його дефіцитом. Для цього середовища властиве збільшення (мінімум у 10 разів порівняно з атмосферними умовами) вмісту діоксиду вуглецю. По профілю ґрунту завжди утворюється градієнт кисню, що зменшується, та діоксиду вуглецю, що збільшується. Розміри коливань концентрацій цих основних газів, що беруть участь в газообміні, залежать від типу ґрунту та сезону року. Газовий режим ґрунту може різко змінюватися під впливом природних чи антропогенних чинників. Так, при затопленні ґрунту чи під час замерзання вологи в його верхньому шарі в нижчих шарах можуть створюватись умови дефіциту кисню та залишку оксиду вуглецю.

В ґрунті можна відрізнити місця мешкання на поверхні пор аерації та усередині зволжених агрегатів, що містять затиснуте повітря. Мешканці пор аерації, тобто тих пор, що мають контакт з атмосферним повітрям, повинні бути віднесені до аеробних організмів, а продукти їх життєдіяльності повинні легко виноситися в атмосферу при газообміні ґрунту. Важливе значення для утворення складу ґрунтового повітря має мікробіальна флора. Сумісна діяльність зооценозу та мікробоценозу, а також система адаптацій цих живих організмів до спільного життя в ґрунтовому середовищі визначають склад повітря в ґрунті. Формування анаеробних зон в ґрунті визначається зволоженням та присутністю органічної речовини. Мікробне дихання призводить до швидкого використання розчиненого кисню, а перенесення газу проміж його бульбашками та розчином обмежує загальну швидкість процесу. Тому продукти анаеробного обміну дуже повільно виносяться до атмосфери, бо спочатку вони мігрують до пор аерації. Ґрунтові безхребетні споживають з ґрунтового повітря кисень та виділяють в нього вуглекислий газ та інші газоподібні продукти обміну: аміак, водень, леткі органічні сполуки.

Об'єм ґрунтового повітря умовно дорівнює об'єму пор аерації та відрізняється в ґрунтах певних типів. Цей параметр також сильно залежить від температури та вологості ґрунту. Наприклад, об'єм ґрунтового повітря дерново—підзолистого ґрунту приблизно дорівнює 42% від об'єму ґрунту, для чорнозему — 20%, для каштанових ґрунтів — 30%. Найбільш сприят-

ливий склад ґрунтового повітря, що може спостерігатися в верхньому шарі ґрунту при добрій аерації становить: кисень — 20%, вуглекислий газ — 0,3%. В дерново—підзолистих ґрунтах безхребетні споживають від 2,3 до 6,1% від запасу кисню в ґрунті. В чорноземі безхребетні потребують більш ніж 18% кисню, що є в ґрунті. В каштановому ґрунті безхребетні потребують значно менш кисню — тільки 0,54%. Таким чином, безхребетні, як фактор, що обумовлює формування градієнту кисню в ґрунтовому профілі, виконують дуже важливу роль. В дерново—підзолистому ґрунті при вдиханні кисню за добу вони можуть зменшити його концентрацію в ґрунтовому повітрі на 0,5—1,2%.

Рисунок 1. Продукція вуглекислого газу ґрунтовими безхребетними в різних фізико-географічних зонах



Умовні позначки: 1- тундра; 2 - ялинник чагарниково-зеленомоховий у північній тайзі; 3 - ялинник кислично-зеленомоховий в середній смузі Росії; 4 - діброва на чорноземі лісовому в лісостеповій зоні. Продукцію наведено в кг CO₂/га-год.

В чорноземі частка участі безхребетних в утворенні кисневого градієнту значно більша, ніж в дерново—підзолистому ґрунті: тварини за добу можуть зменшити вміст кисню в ґрунтовому повітрі 10—сантиметрового верхнього шару на 3,7%. Різниця спостерігається внаслідок риючої діяль-

ності ґрунтових тварин, що призводить до поліпшення аерації ґрунту. Під час дихання безхребетні вносять в ґрунт значну кількість вуглекислого газу. Цей внесок може перевершувати запас вуглекислого газу, що стійко існує в ґрунтовому повітрі при умовах хорошої аерації в ґрунті в 3—10 разів. Продукція вуглекислого газу ґрунтовими безхребетними в тундрі становить 0,088—0,372 кг/га-год, в північній тайзі — 0,386 кг/га-год, в ялиннику середньої смуги Росії — 0,125—0,332 кг/га-год, діброві на чорноземі лісовому — 0,485 кг/га-год. (Рис. 1).

Пристосування до дефіциту вологості

Ґрунт є більш сприятливим середовищем порівняно з наземними екосистемами відносно умов вологості. Насиченість ґрунтового повітря водяним паром знижує вірогідність висихання та втрати води тваринами. Це дозволяє очікувати відсутності пристосувань до захисту від висихання майже так, як вони відсутні і у власне водних організмів. На відкритому повітрі загибель ґрунтових безхребетних відбувається дуже швидко. Швидкість висихання та загибелі в багатьох випадках залежить від розмірів тіла; у більш великих організмів вона менша. Це має місце тому, що витрати води відбуваються у багатьох ґрунтових тварин не тільки через трахейну систему, якщо вона є, але через всю поверхню тіла. Тому висока проникність кутикули і чутливість личинок багатьох комах, що мешкають в ґрунті, до вже не великого дефіциту вологості демонструє, що значний розвиток кутикули цих тварин не може розглядатися як пристосування до висихання. Ця особливість виникла як адаптація до умов пересування в ґрунтовому середовищі.

В деяких випадках вологість ґрунтового повітря може знижуватися за межі оптимуму ґрунтових тварин. Тому може створюватися загроза загибелі тварин від висихання. Пристосування до захисту від висихання у ґрунтових тварин дуже різноманітні і можуть бути поділені на наступні категорії: 1) морфологічні; 2) фізіологічні; 3) екологічні.

До морфологічних пристосувань до дефіциту води можна віднести структуру покривів, наявність непроникної кутикули, що зменшує випарування вологи та будова органів дихання.

До фізіологічних пристосувань до захисту від висихання належать зв'язування води в організмі гідрофільними колоїдами, реабсорбцію води нижніми відділами мальпігієвих судин. До них же слід віднести пристосування до відновлення запасу води в організмі. Цей процес може відбуватися за рахунок вологи, що знаходиться в їжі та виділяється під час метаболізму. В цьому відношенні дуже важливою запасною речовиною є жири. Наприклад, в ґрунтових нематод родин *Serphalobidae* та *Dorylaimidae* жири присутні на протязі всього року, в той час коли глікоген було знайдено тільки в ті пори року, коли навколишня температура була низькою. При низьких температурах жирні кислоти не можуть бути джерелом енергії внаслідок порушення ферментативних реакцій. В цей час глікоген виступає як

альтернативне енергетичне джерело. Коли температура підвищується і вірогідність висихання зростає, ефективність жирового обміну відновлюється.

До екологічних пристосувань можна віднести всі елементи поведінки, що забезпечують тваринам перебування в сприятливих умовах з точки зору захисту від висихання. Вертикальна міграція в пошуках оптимального режиму вологості є досить простим та поширеним пристосуванням у ґрунтових тварин. Найбільш поширені вертикальні міграції на відкритих ділянках, що позбавлені лісової рослинності. Ступінь горизонтальної диференціації рослинного покриву степових або лугових екосистем незначна. Горизонтальні міграції мають короткочасний період. В лісових екосистемах безхребетні мають змогу знайти різні умови існування в межах одного шару підстилки або ґрунту. Наприклад, скупчення листового опаду може бути резервом води. Тому міграції в горизонтальному напрямку можуть мати важливе адаптивне значення до дефіциту води.

При зменшенні вологості ґрунтового повітря можуть відбуватися зміни трофічного режиму ґрунтових мешканців. В умовах засухи багато з сапрофагів (багатоніжки, стоноги, личинки комах) можуть житися живими тканинами рослин, багатих на воду. Зміна сапрофагії на фітофагію є однією з адаптацій до засухи.

Прокладення ходів безхребетних у багатьох випадках пов'язане зі збільшенням щільності ґрунту, з якого утворюються стінки ходу. Крім того, іноді на стінки наноситься секрет, що цементує хід. Все це призводить до ізоляції ходу і підвищенню вологості повітря в ньому майже до 100%, що захищає мешканців ґрунту від випару води з поверхні тіла.

ФУНКЦІОНАЛЬНА РОЗМАЇТІСТЬ ҐРУНТОВОЇ ФАУНИ

При характеристиці функціональної розмаїтості фауни ґрунту першорядне значення надається таким процесам, як організація трофічних ланцюгів, оцінка продуктивності за енергетичними та хімічними параметрами у кожній трофічній ланці (Покаржевский, Криволуцкий, 1985; Faber, 1991; і ін.), визначення кормових раціонів тварин у природному реальному середовищі, перенесення і баланс елементів у харчових ланцюгах (Криволуцкий, Покаржевский, 1990). Для цих цілей важливе значення має кількісне визначення трофічних взаємодій між тваринами і мікроорганізмами. Експериментально доведено, що накопичення екотоксикантів, особливо важких металів і радіонуклідів, ґрунтовою мікрофауною і рядом груп мезофауни відбувається через трофічні взаємодії з грибами і мікрофлорою, а основною ланкою — нагромаджувачем — найчастіше виявляються гриби.

Вивільнення азоту і фосфору з опаду і споживання їх коренями рослин залежить насамперед від співвідношення процесів мінералізації й іммобілізації. Ґрунтові тварини в лісах помірної зони, очевидно, не беруть

прямої участі в цих процесах, а значно впливають на рівень чистої мінералізації завдяки взаємодії з грибним і бактеріальним населенням. Ступінь цього впливу розрізняється як кількісно, так і якісно між основними групами ґрунтових тварин.

Мінералізація й іммобілізація біогенів — два нерозривно пов'язаних процеси, що незмінно беруть участь у розкладанні, у той час як катаболізм забезпечує енергію і поживні речовини, необхідні для підтримки, росту і розмноження сапротрофних організмів. Баланс між цими процесами (чиста мінералізація) визначає рівень постачання вищих рослин поживними речовинами і безпосередньо пов'язаний із доступністю того чи іншого елемента для організмів (грибів, бактерій і тварин), втягнених у розкладання органічного матеріалу. У визначенні кругообігу біогенів і екотоксикантів постійно доводиться мати на увазі взаємодію фауни і мікрофлори.

Мікробна біомаса і рівень дихання перевищують ці показники ґрунтової фауни на 1—2 порядки величин. Часто здається, що значення фауни (за винятком термітів і дощових червів, що риють) у ґрунтових процесах незначне. За останні роки, однак, усе більш визнається, що рівні мікробної активності — це сумарний ефект явищ, що відбуваються в мозаїчних, дуже варіабельних у просторі і часі біотопах підстилки, ґрунту і ризосфери. При подібному підході фауна, мабуть, впливає на ґрунтові процеси і побічно — сприяючи утворенню мікробіотопів (роздрібнення підстилки завдяки риучій діяльності, агрегація екскрементів), і прямо — живлячись грибами і бактеріями (Fenchel et al., 1976).

В експериментах з використанням лабораторних мікрокосмів, що містять проростки дерев, опад, ґрунт, багатоніжки і мікробний компонент, було показано, що тварини відіграють істотну роль у переміщенні ^{137}Cs з підстилки в рослини. Подібні результати отримані також для К і Mg. Додавання багатоніжок чи равликів до листового опаду, що розкладається і поїдання ними мікрофлори знижувало мікробіальну іммобілізацію ^{137}Cs від 36 до 10,8% первісного вмісту в опаді. Закріплення N, P и K у мікробній біомасі було найбільш високим влітку і восени і низьким — навесні, у період максимального росту коренів. Переміщення поживних речовин у меншу за обсягом біомасу фауни в цей період було найвищим. Але надлишки поживних речовин стосовно потреб сапротрофів не неслися потоками ґрунтових вод, а посилено використовувалися коренями рослин. Ґрунтова фауна була представлена переважно мікрофагами і споживала 86% грибної продукції на цій ділянці.

Мікроартроподи живляться селективно грибами, і гнітюча дія такого виїдання може бути більш помітною, ніж для тварин, що живляться опадом.

Мокриці і багатоніжки можуть підсилювати мікробне дихання, але їхня трофічна активність понад оптимальний рівень гнітить мікробну діяльність і приводить у результаті до великого зрушення в співвідношенні грибних і бактеріальних популяцій. Цей ефект, очевидно, пов'язаний з чут-

ливістю грибних таллонів до порушення їхньої цілісності і сприятливих умов у кишечнику сапротрофів для бактеріального росту.

Натрій і калій звичайно знаходяться в надлишку порівняно з потребами сапротрофів. Ці елементи присутні переважно у виді неорганічних іонів і швидко вилуговуються з опаду, що розкладається.

У лабораторних умовах рівень мікробної іммобілізації калію може досягати 80%.

Увесь азот і сірка, деяка кількість кальцію і більша частина фосфору, які присутні в органічних сполуках залишків рослин і тварин, мобілізуються завдяки ферментативній активності. Наявність доступного азоту і фосфору лімітує вторинну продуктивність у ґрунті, точно так само, як вони лімітують первинну продуктивність у більшості природних наземних екосистем. Ці елементи дуже ефективно вилучаються із середовища мікроорганізмами і зберігаються в їхніх клітинах.

У ході розкладання органіки відношення C:N знижуються і мікробна біомаса являє собою їхню комору. Теоретично азот не мобілізується доти, поки відношення C:N запасного комплексу не наблизиться до такого мікробних тканин (близько 10/20:1 у залежності від виду й умов росту); подібні принципи лежать в основі вивільнення й інших поживних речовин, зв'язаних у мікробних тілах. У кислих органічних ґрунтах, таких, як під вересовими пустощами, у тундрі, хвойних лісах і гумусі типу мор під листяними лісами, співвідношення C:N в органічній речовині ґрунту може значно перевищувати граничну величину, при якій відбувається мінералізація азоту. Наступним процесом у кругообігу поживних речовин є вивільнення азоту з мікробних тканин, що відбувається під впливом абіотичних факторів (таких, як заморожування-відтавання і зволоження-висихання), що мають місце в ґрунтах, підданих різким коливанням температури. Однак в умовах помірних зон більше значення мають біотичні процеси, хоча мікробний лізис і автоліз безсумнівно роблять свій внесок у кругообіг бактеріальних і грибних тканин.

Ґрунтова фауна може впливати на доступність неорганічного азоту трьома шляхами: посиленням мінералізації вуглецю, і, отже, зниженням співвідношення C:N в опаді; стимуляцією утворення мікробної біомаси чи її зменшенням; екскрецією азотних з'єднань (Anderson, 1975з, b 1978; Anderson et al., 1980; Ausmus et al., 1976).

Таким чином, ґрунтові тварини можуть підсилювати чи придушувати мікробну активність, по різному впливати на бактеріальні і грибні популяції і прямо чи побічно впливати на надходження поживних речовин. Ці явища були спочатку продемонстровані в експериментах з опадом, але вони можуть бути віднесені і до природних умов, тому що біологічні процеси, включаючи мікоризну активність, пов'язані головним чином з верхнім, 5-сантиметровим шаром органічних ґрунтів. Вплив ґрунтових тварин на мікробні популяції і надходження поживних речовин може бути віднесене за рахунок діяльності головних функціональних груп фауни і структурних

особливостей їхніх місцеперебувань — ґрунту і підстилки (Андерсон, Инесон, 1987).

Специфіка харчової активності мікрофауни (найпростіших і нематод), яка має малі розміри і короткий час існування генерацій, а також швидка реакція на зміни бактеріальної біомаси сприяють регуляції бактеріальних популяцій. Останні в мінеральних ґрунтах насамперед витримують енергетичні обмеження і мають середній час генерацій скоріше порядку діб, а не годин. Трофічна активність фауни може привести до тимчасового зрушення рівноваги між мінералізацією і грибною іммобілізацією, у результаті чого мінеральний азот стає доступним кореням рослин.

Мікрофауна не робить істотного внеску в початкові процеси роздрібнення підстилки в лісових ґрунтах, до того ж більшість колембол і кліщів не здатні прокладати ходи у ґрунті самостійно. Тому структура ґрунтових і підстилкових горизонтів впливає на доступність грибних гіф як джерела їжі.

Структура поверхневих шарів органічних ґрунтів (Anderson, 1978) змінює швидкість росту населення мікроартропод і впливає на мобілізацію поживних речовин за допомогою виїдання, проходження через кишечник і виділення; в експериментах вилуговування амонію підвищувалося. Трофічна активність мезофауни змінює характер цих взаємин завдяки здрібнюванню опаду, змінюючи фізичні умови росту грибів, а також баланс між грибними і бактеріальними популяціями.

У польових і лабораторних експериментах, де тим чи іншим способом видалялися ґрунтові тварини (дефаунізація ґрунтів), було показано, що в 2 рази скорочується швидкість розкладання опаду, інтенсивність ґрунтового дихання, деградує система прокладених тваринами галерей і ходів у ґрунті, змінюється механічний склад і водотривкість ґрунтів (Huhta et al., 1989; Wright et al., 1989).

Ґрунт являє собою складну трифазну систему, населену великою кількістю груп організмів. Трифазність і пов'язані з нею порозність і агрегатний склад дають можливість одночасного існування і активності в ній різних груп організмів, іноді протилежних за вимогами до умов середовища. Так, для мікроорганізмів навіть окрема структурна гранула ґрунту забезпечує одночасну активність аеробних (на поверхні гранули) і анаеробних (у середині її) груп організмів. Цей аспект комплексів ґрунтових екосистем був докладно описаний Д.С. Коулманом, що запропонував ідею "педа" — організацію мікрочастинок непорушеного ґрунту в агрегати більш великого розміру, що у мікроморфології ґрунтів є елементарною діагностуючою ґрунтовою структурою. У "педі" здійснюється взаємодія материнської породи, коренів і кореневих виділень, сорбованих на ґрунті мікроорганізмів, мікоризи, ґрунтових тварин, що живляться мікрофлорою, ґрунтового гумусу, тварин — споживачів коренів і гіфів грибів. Тут розвиваються ідеї "об'єднаного угруповання" мікронаселення ґрунтів, а також "швидких" циклів мінерального живлення рослин, регульованих ґрунтовою мікрофлорою, що збігається і з уявленнями про роль "мікробної ланки" у перетвореннях ор-

ганічних речовин і енергії в ґрунтах (Криволуцький, Покаржевський, 1986, 1988, 1990; Покаржевський і ін., 1984).

Гетеротрофи ґрунту в трофічних ланцюгах. Існуюче уявлення про три основні функціональні групи трофічного ланцюга — продуценти (рослини), консументи (тварини) і редуценти (мікроорганізми), що склалося в науці на самому початку 19-го століття, дуже умовне. Усі три групи є і продуцентами, оскільки створюють біологічну продукцію з особливим, тільки їм властивим хімічним складом, і консументами, тобто в більшому чи меншому ступені споживають з'єднання, створені іншими організмами, і, нарешті, усі вони редуценти, тому що якусь частину складних органічних сполук мінералізують у процесі обміну речовин.

Застосування балансового методу при вивченні міграції елементів через популяції тварин визначило період від якісного розуміння процесів до кількісного. Таким шляхом були виділені потоки найважливіших біогенних елементів і їхніх з'єднань через популяції, що дозволило визначити елементи і з'єднання, які лімітують популяції тварин, а, отже, і кругообіг інших елементів (Покаржевський, 1985а, б; Криволуцький, Покаржевський, 1986). Саме аналіз балансів за кругообігами окремих елементів (особливо основних біогенів — N, P, K) змусив звернути особливу увагу на роль мікроорганізмів у функціонуванні трофічних ланцюгів. При цьому, недостатньо оцінюється не їхня роль як деструкторів органіки, а роль у продукуванні використовуваних тваринами білку та амінокислот, їхнє функціональне значення як продуцентів.

В даний час у фізіології живлення склалися нові уявлення про переробку їжі тваринами і процесах її асиміляції. Якщо в класичній теорії живлення було розроблено і обґрунтовано балансовий підхід до цього питання, що дозволило оцінити значення різних кормових речовин для підтримки постійного складу і життєдіяльності організму тварин, то в новій теорії живлення А.М. Уголев підкреслює значення мікробного компоненту в травленні і необхідність так званих баластових речовин. Справедливо було помічено, що жуйні тварини, яких відносять до фітофагів, власне кажучи є мікробо- чи протозоїдними тваринами. Більш того, А.М. Уголев висунув припущення про те, що вищі організми являють собою надорганізми, тому що мікрофлора — це обов'язковий компонент угруповань макроорганізм-мікроорганізм і є еволюційно закріпленою формою існування більшості багатоклітинних організмів.

У фізіології живлення, починаючи з робіт Ю. Лібиха в першій половині 19-го століття, розрізняли пластичні речовини, що витрачаються на ріст і відновлення структурних тканин організму та енергетичні компоненти — речовини-енергоносії, що використовуються на задоволення енергетичних витрат. Таким чином, потоки речовини й енергії по трофічних ланцюгах — це завжди потоки речовин, у тому числі й енергоносіїв.

У дослідженні функціонування трофічних ланцюгів, продуктивності диких тварин, трофічної структури угруповань протягом довгого часу переважав "енергетичний" підхід, при якому потік енергії став розглядатися

окремо від аналізу енергоносіїв, а еквівалентом конструктивних з'єднань стала розглядатися в першу чергу теплота, виділювана при їхньому згорянні. Продукція живої речовини оцінювалася тільки за теплопродукцією його горіння.

На певному етапі розвитку екології це було кроком уперед, оскільки енергетичний підхід до екології трофічних ланцюгів, обґрунтований Елтоном і Ліндеманом, дозволив абстрагуватися від конкретних популяцій і угруповань і перейти до їх порівняння, використовуючи енергію як універсальний показник. Але абсолютизуючи енергію як основну характеристику трофічних ланцюгів і відірвавши її від речовинних носіїв, екологи в багатьох випадках не змогли перейти до розуміння факторів, що визначають розподіл біомас на різних трофічних рівнях.

Вивчення міграції найважливіших біогенів (азоту, фосфору і їхніх з'єднань), а фактично — елементів, що визначають створення "конструктивних" структур організмів у трофічних ланцюгах, і використання балансового методу дозволили перейти до з'ясування механізмів, що обумовлюють трофічну структуру екосистем. Дослідження ролі тварин у біогенній міграції елементів показали, що азот і його з'єднання (білки, амінокислоти), як і фосфор, є елементами, що визначають трофічну структуру угруповань тварин. Розглядаючи баланс елементів і різних з'єднань у популяціях сапрофагів (макросапрофагів) при живленні тільки рослинними залишками і поглинанням ґрунту, прийшли до висновку, що сапрофаги — дощові черви, дилоподи, мокриці, личинки комах, молюски — повинні використовувати як джерела азоту і фосфору не тільки рослинні залишки чи органічну речовину ґрунту, але й інші види їжі. Очевидно, дефіцит незамінних амінокислот ґрунтового сапрофаги можуть задовольняти за рахунок мікроорганізмів травного тракту подібно жуйним чи термітам. Окремим випадком використання мікроорганізмів травного тракту як джерело незамінних амінокислот є копрофагія, характерна для багатьох тварин. Подібне пристосування добре відоме для гризунів-фітофагів і зайцеподібних; ці тварини поїдають власні "м'які фекалії", багаті мікробіальним білком.

При вивченні міграції речовин у ґрунті важливого значення набуває аналіз трофічних ланцюгів у ряді рослинна органіка — аеробні гриби і мікроорганізми — тварини мікофаги і мікробофаги, оскільки цей блок екосистеми дуже стійкий у часі й у просторі, дуже специфічний за характером корму тварин і відосблений у відношенні мікробоценоза, що забезпечує твердофазну ферментацію рослинних матеріалів в аеробних умовах.

Концептуальна модель міграції поживних речовин у трофічних ланцюгах. Загальноприйнята концептуальна модель трофічних ланцюгів в угрупованнях тварин складається з трьох-чотирьох ланок. У "пасовищному" трофічному ланцюзі це продуценти (зелені частини рослин), консументи I порядку чи споживачі живих тканин рослин, консументи II порядку — споживачі консументів I порядку (чи хижаки I порядку), консументи III порядку і т.д. Наприкінці ланцюга знаходяться паразити чи суперпаразити тварин. Паразити рослин відносяться до консументів I порядку. У "детрит-

ному" харчовому ланцюгу початкова ланка — збірна. У ньому представлені і рослинний опад, і мікроорганізми, і навіть найпростіші, що використовують перші два види корму. У наступній ланці (на наступному трофічному рівні) знаходяться детритофаги, що споживають у тому чи іншому ступені всі ці джерела їжі. На третьому трофічному рівні знаходяться хижаки I порядку, потім — хижаки II порядку і т. д.

Ю. Одум запропонував схему детритного трофічного ланцюга і таким чином підкреслив ключову роль детритофагів — цієї змішаної групи, яку при моделюванні потоку енергії (як він вважав) можна розглядати як деяку "чорну шухляду", оскільки врахувати частку енергії від різних джерел їжі в той час було методично важко. У концептуальній моделі Хіла і Макліна (Heal, MacLean, 1975) споживачі мікроорганізмів відділені від детритофагів і знаходяться на тому ж трофічному рівні, що і хижаки I порядку. Інші концептуальні моделі і схеми відрізняються від цих лише незначними варіаціями. Істотно, що в цих схемах і відповідних дослідженнях інтерес викликало перетворення і засвоєння вуглеводів на перших трофічних рівнях, оскільки дослідники і "пасовищних" трофічних ланцюгів виходили тільки з енергетичних уявлень на трофічну структуру, потік енергії і міграцію речовин-енергоносіїв в угрупованнях тварин. Недоліки енергетичної моделі трофічних взаємин в екосистемі привели до серйозної критики концепції трофічних рівнів і запереченню її значення для моделювання процесів у екосистемах.

Фактично ці концептуальні моделі не враховували не тільки останні досягнення у фізіології живлення, але і класичну теорію живлення, тобто необхідність балансу пластичних речовин і енергії в популяціях тварин. У результаті аналізу потоків елементів і сполук в угрупованнях ґрунтових тварин, їхнього балансу в популяціях, особливостей живлення була запропонована концептуальна модель, яка включає мікробіальну ланку в трофічних ланцюгах між субстратом живлення (рослинними тканинами — мертвими чи живими) і консументами — споживачами рослинних тканин (Покаржевский, 1987). Таким чином, трофічний ланцюг на розглянутому відрізку складається з трьох гетеротрофних рівнів: субстрат — мікроорганізми — фітоконсументи — зооконсументи. Ця концептуальна модель враховує не тільки амінокислотне (білкове) живлення тварин, у відношенні якого фітофаги і фітосапрофаги (первинні і вторинні руйнівники) є споживачами мікроорганізмів чи хижакими, але і те, що шляхи одержання організмом енергії й елементів (з'єднань) виявляються роз'єднаними. Якщо амінокислоти і білки, як основний конструктивний матеріал організму, фітоконсументи одержують від мікроорганізмів травного тракту, то основні енергоносії, функцію яких несуть цукри і ліпіди, тварини можуть одержати безпосередньо з поглиненого субстрату. Однак частина енергоносіїв тварини одержують при перетравленні мікроорганізмів і в результаті діяльності мікроорганізмів. У фітосапрофагів, фітофагів і почасти в споживачів мікроорганізмів целюлозорозкладаючі мікроорганізми травного тракту руйнують клітковину до простих цукрів. Саме недолік субстрату для целюлозорозк-

ладаючих мікроорганізмів у травному тракті великих фітосапрофагів визначає низьку біомасу популяцій великих сапрофагів в агроєкосистемах. Лише так звані детритофаги, здатні використовувати ґрунтові мікроорганізми як джерело білку й амінокислот, а продукти розпаду ґрунтової органічної речовини — як джерело енергоносіїв, здатні жити у вкрай несприятливих умовах ґрунтового пару. Цікаво, що й в агроєкосистемах мікроорганізми також часто відчують недолік у трофічному субстраті.

Ряд елементів пов'язаний із ґрунтовими мінералами чи ґрунтовими органічними частками, а їхній вміст у рослинному субстраті відносно малий (натрій, мідь, кремній, фосфор, хлор). Тому літофагія, чи поглинання ґрунту, широко поширена серед крупних ґрунтових сапрофагів і фітофагів та рослиноїдних хребетних. Мікроорганізми травного тракту можуть сприяти переходу елементів у рухливі з'єднання чи захоплювати їх своєю біомасою. Отже, для ряду елементів існують два чи навіть три шляхи надходження в організм фітоконсументів: безпосередньо з корму, з неорганічних з'єднань поглиненого ґрунту і через популяції мікроорганізмів травного тракту. Необхідність целюлози як компонента харчування для дощових черв'яків підтверджена недавно, причому черви віддають перевагу целюлозі, інокульованій мікроорганізмами. Ураженій мікроорганізмами клітковині опаду надають перевагу і інші великі безхребетні, наприклад мокриці.

На відміну від рослиноїдних хребетних і, очевидно, безхребетних, що використовують у їжу живі рослинні тканини, у безхребетних, які поглинають мертві рослинні залишки, мікроорганізми, що бурхливо розмножуються в травному тракті (Козловская, 1984), не є обов'язково симбіотичними. Терміти і ряд комах, що розкладають деревину, скоріше становлять виняток серед "сапрофагів". В ряді рослиноїдних тварин симбіонти знаходяться у вакуолях спеціальних клітин — міцетокитів, наприклад у попельців, і синтезують амінокислоти, стероли, вітаміни для організму тварини.

У певні періоди росту і розвитку багато видів рослиноїдних тварин зазнають різкого недоліку у білкових кормах, імовірноше всього у певних незамінних амінокислотах чи вітамінах, якими вони не можуть постачатися мікроорганізми, симбіотичними чи несимбіотичними. Те ж саме відбувається і при переущільненні популяцій тварин. Тому канібалізм, зоофагію і некрофагію варто вважати звичайним явищем у популяціях тварин. Така "вторинна зоофагія" також дозволяє покрити потреби в незамінних амінокислотах і білках у критичні періоди життя тварин, хоча в звичайні періоди диплоподи задовольняють потреби в білку за рахунок копрофагії. Споживання як власних екскрементів, так і екскрементів інших видів здійснюється тваринами для використання мікробіального білку.

Необхідно відзначити, що не тільки відмінності в міграції по ланцюгах з'єднань, що містять азот і енергоносіїв виявляються при аналізі хімічного елементного складу різних ланок трофічного ланцюга. При великій подібності основного макроелементного складу всіх організмів виявляються розходження в концентрації мікроелементів, що іноді досягають кількох порядків. При цьому тварини і мікроорганізми значну частину мікроелеме-

нтів можуть споживати не з субстрату першої ланки трофічного ланцюга (органічних сполук рослин), а з води чи мінеральних з'єднань ґрунту і гірських порід. Тому баланс мікроелементів у кожній ланці трофічного ланцюга, зокрема в мікроорганізмів і тварин, складається з надходження не тільки з утримуючої енергоносії їжею.

Вивчення балансів біогенних елементів в окремих ланках трофічних ланцюгів у наземних екосистемах виявило ключову роль мікроорганізмів у накопиченні і визначенні шляхів біогенної міграції в екосистемах найважливіших елементів мінерального живлення (азоту, фосфору, калію) для рослин і тварин. Якщо для рослин мікроорганізми визначають доступність азоту і фосфору, очевидно, у мінеральній формі (хоча не виключене і поглинання цих елементів в органічній формі — амінокислоти, органічні фосфати), то тваринам мікроорганізми поставляють повноцінний білок, який ті не можуть одержати від рослин, та фосфор, основна маса якого в доступній для тварин формі міститься в мікробіальній біомасі.

Ці дані свідчать про те, що недостатньо класифікувати трофічні ланцюги за характером використовованого енергоносія, тобто поділяти їх на "пасовищні" і "детритні", оскільки функціонально вони не розрізняються. В обох випадках рослинна органіка (жива чи мертва) спочатку розкладається мікроорганізмами, а потім уже використовується тваринами. Не завжди можна строго розділяти "пасовищні" і "детритні" ланцюги і за ознакою місцезнаходження мікробів, що розкладають органіку усередині чи поза організмом тварини. "Внутрішні" трофічні ланцюги властиві багатьом тваринам-детритофагам. А для типових представників "пасовищних" ланцюгів, наприклад копитних і гризунів, цілком звичайне використання біомаси грибів — похідного "детритного" трофічного ланцюга.

Цілком можливо класифікувати трофічні ланцюги не за типом використання енергетичного матеріалу, а за характером руху пластичних з'єднань (азоту, амінокислот, білків). Питання це вимагає окремого, самостійного розгляду, але деякі типи найбільш очевидні: перший — трофічний ланцюг, де мікробна ланка існує у вигляді "внутрішнього" трофічного ланцюга (у жуйних чи в деяких комах-ксилофагів з "бродильними камерами" у травному тракті); другий — мікроби розкладають органіку і нарощують свою білкову біомасу у відкритому середовищі, а тварини споживають чи самих мікробів (що звичайно для мікрофауни) чи напівперероблений рослинний субстрат разом з мікроорганізмами. Наприклад, описано трофічні ланцюги з одних мікробів і тварин (тобто без живої і без мертвої органіки вищих рослин) на дні океанів, де на чисто мікробному живленні утворені цілі біоценози з молюсків, актиній, коралів, крабів і риб. Нарешті, існує кілька варіантів трофічних ланцюгів, де в процесі продукування білкової маси беруть участь вищі рослини, а в її деструкції (у різних співвідношеннях) — мікроби, гриби, тварини.

ЗООМІКРОБІОЛОГІЧНІ ҐРУНТОВІ КОМПЛЕКСИ

В передньому відділі кишкового тракту сапрофагів та фітофагів відбувається інтенсивний розвиток в першу чергу звичайної ґрунтової мікрофлори, що також супроводжується розвитком і специфічної кишкової флори. У сапрофагів має місце скорочення кількості грибів та збільшення кількості бактерій. Подальший розвиток цієї тенденції спостерігається в екскрементах тварин. При перетравленні рослинних решток відбувається формування мікробіологічної сукцесії, яка звичайна для ґрунтів та підстилок. Специфіка розвитку мікрофлори в кишковому тракті фітофагів пов'язана з інтенсивним розвитком целюлозорозкладаючих бактерій.

Зоомікробіологічний ґрунтовий комплекс (ЗМК) — це особливий функціональний блок біогеоценозу, що має симбіотичну природу як наслідок взаємодії ґрунтових мікроорганізмів та тварин. Регулярний пасаж частки популяцій вільноживучих мікроорганізмів через тіла та екскременти тварин є важливою умовою підтримання популяцій мікроорганізмів у ландшафті.

Функціонування ЗМК визначається шістьма ланками (Рис. 2). Вони перетворюють ту частину біологічного потоку речовин, що проходить через ЗМК в найбільш форсованій та керованій механізмами регуляції.

1. Ланка управління кругообігом за допомогою пошуку найбільш ефективного для мінералізації об'єкту в фітомасі або мортмасі. Рух тварин в межах рослинних асоціацій не випадковий та хаотичний. Часто вони переміщуються в напрямку певних видів рослин. Вибірковість поїдання та перетравлення засновані на фізіологічній сумісності організму консумента та редуцента, а також придатності останнього до підтримання життєдіяльності тварин.

2. Ланка управління за допомогою розвитку синергічних зоомікробіотичних процесів при переробці живої та мертвої рослинної маси. Має місце фізіологічна ефективність засвоєння тільки малої частки корму, що поглинається безхребетними. Це проявляється в асиміляції тваринами переважно речовин, що легко засвоюються. Захват залишкових кількостей їжі становить основу розвитку мікроорганізмів. Цьому сприяє порушення целюлозних оболонок рослинних тканин щелепами тварин, що відкриває доступ мікроорганізмів до сполук азоту, які екрановані целюлозою.

Достатній спектр ґрунтових мікроорганізмів разом з їжею отримують безхребетні—сапрофаги та фітофаги. Так створюються умови для початку функціонування особливої мікробіологічної гілки процесів розкладання та мінералізації фітомаси.

Сукцесійні зміни нормальної мікрофлори в процесі переробки кормової маси в кишковому тракті характеризуються збільшенням кількості флюоресцентів, пектинорозкладаючих форм та, особливо, підвищенням співвідношення між числом мікроорганізмів, що розвиваються на КАА та

МПА. Це співвідношення може розумітися як коефіцієнт мінералізації (КМ).

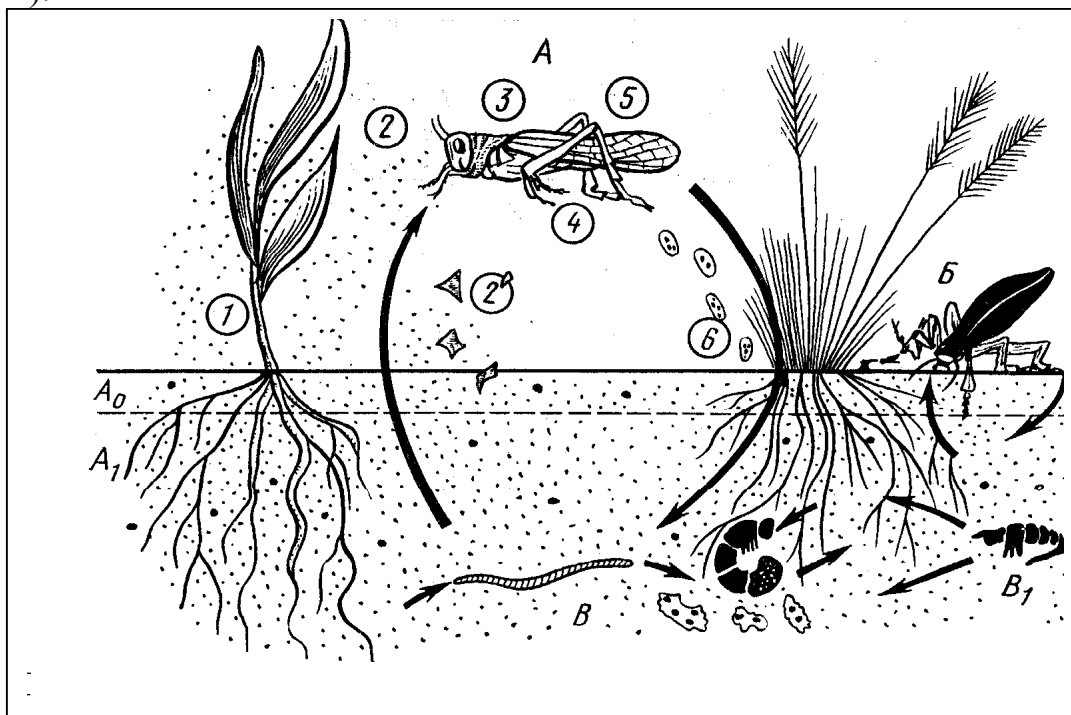


Рисунок 2. Схема функціонування основних компонентів зоомікробіотичного комплексу (ЗМК) в степу (за Стебаєвим, 1984).

А - саранові; Б - жуки-чоротілки; В - кільчасті черві та личинки комах; В₁ - ногохвістки; А₀ та А₁ - горизонти ґрунтового профілю; 1-6 - ланки функціонування ЗМК.

Фітофаги призводять до збудження та активної реалізації мікробіотичної сукцесії, що звичайно відбувається в підстилці та ґрунті, але в цих середовищах вона займає довгий час. Сапрофаги наближають сукцесію до фінальних стадій, але вже до тих, що звичайні в самому ґрунті. Тварини сприяють швидкому закінченню звичайної мікробіологічної сукцесії, що відбувається в профілі ґрунту.

3. Ланка управління кругообігом за допомогою корекції розвитку мікрофлори з боку популяційних та групових факторів. На активність ЗМК впливає статеві структура популяцій тварин. Різні статеві та вікові групи тварин відрізняються за особливостями своєї екології. Тому часто спостерігається, що їх кишковий тракт різною мірою заселений мікрофлорою. Це обов'язково впливає на особливості ЗМК. Екологічний стан популяції є важливим чинником, що керує ЗМК. Чим вища чисельність безхребетних, тим вища загальна кількість мікроорганізмів в екскрементах тварин.

4. Ланка управління кругообігом завдяки підвищенню ефективності засвоєння рослинами кінцевих продуктів діяльності ЗМК здійснюється за допомогою синтезу в екскрементах біологічно активних речовин типу біотину, що стимулюють ріст та проростання рослин.

5. Ланка управління за допомогою корекції місця потрапляння екскрементів в ґрунт. Властивості екскрементів тварин через певний час зникають. Склад мікрофлори з часом після дефекації наближається до того, який є в навколишньому ґрунті. Тому важливим є місцезнаходження екскрецій. Діяльність фітофагів пов'язана з дерниною рослин, тому їх екскреції концентруються саме там. Вертикальні міграції великих сапрофагів забезпечують інокуляцію активної мікрофлори до глибоких шарів ґрунту. В ґрунті, який позбавлений личинок комах чи інших безхребетних, мікробна активність дуже знижується.

Таким чином, гранули екскрементів багаті на мікрофлору, органігени та біостимулятори росту рослин безпосередньо спрямовуються тваринами до кореневих шийок рослин. Це в свою чергу повинно підвищувати ефективність відновлення біомаси рослин та активізувати приріст продукції.

6. Ланка управління строками попадання рослинного опаду в ґрунт. Рослинний опад потрапляє на ґрунт періодично в кінці вегетаційного періоду. Живлення мертвим опадом та підстилкою або живими тканинами рослин на протязі вегетаційного періоду можна розглядати як зміну та корекцію строків попадання в ґрунт речовин, що містяться в рослинах. Ці речовини потрапляють в ґрунт тоді, коли вони найбільш потрібні вегетуючим рослинам, а умови найбільш сприятливі до розкладу та перетворенню мертвих решток.

Зоомікробіологічний ґрунтовий комплекс — це продукт довгої коєволюції рослин, тварин та мікроорганізмів. Він забезпечує кооперацію цих організмів в використанні ресурсу, а також прискорене відновлення кругообігу органігенів та вертикальної міграції речовин в біогеоценозах.

ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА ДЕЯКИХ ГРУНТОВИХ ТВАРИН

Ґрунтові найпростіші.

Біологічні особливості ґрунтових найпростіших, що впливають на їх індикаційні властивості

Найпростіші (Protozoa) відіграють важливу роль у природних процесах. В умовах нормального зволоження ґрунту найпростіші активні: вони живляться, пересуваються, виділяють у навколишнє середовище продукти життєдіяльності, розмножуються. Видовий склад ґрунтових найпростіших різноманітний, але вивчений ще недостатньо. Протозойна фауна складаєть-

ся, головним чином, із малих фізіологічно стійких амеб, джгутиконосців та інфузорій, здатних протистояти завдяки інцистуванню, або іншим чином, таким крайнім діям тепла та холоду, як висихання та надмірне зволоження ґрунту, аерації та анаеробіозу. Компоненти ґрунтових біогеоценозів – найпростіші – є водними формами. Умови існування в ґрунті мають проміжний характер проміж водним середовищем та існуванням на суходолі. Система малих порожнин забезпечує надходження води та повітря до ґрунту. Гравітаційна, капілярна, а також плівкова вода створюють своєрідні мікроводамища, що власне є місцем існування протистів навіть під час засухи. Умови існування в цих обмежених життєвих просторах, пересування у вузьких проміжґрунтових щілинах, значна різниця ґрунтової води від наземної (знижена точка замерзання, інший хімічний та газовий склад, ґрунтові колоїди) характеризують своєрідність ґрунту як середовища існування найпростіших, визначають особливості їх морфології та структуру ценозів.

Особливості існування в ґрунті в плівках води на поверхні ґрунтових часток, сольовий, газовий, окислювально-відновний та температурний режими впливають на будову, фізіологію та екологічні властивості найпростіших. Зовнішньо демонстрацією специфічності ґрунтових найпростіших є їх малі розміри, які в 5-10 разів менші за розміри відповідних видів у водних екосистемах.

Поряд з амфібіонтами, що мешкають як у ґрунті, так і у водному середовищі, у ґрунті можуть бути знайдені специфічно ґрунтові форми. Серед останніх переважну кількість складають *Mastigophora*. Понад 15% ґрунтових форм зустрічаються тільки в ґрунті, а більш ніж 25% прісноводних форм добре пристосовуються до життя у ґрунті.

Кількість найпростіших змінюється в значних межах у залежності від температури, вологості, присутності органічних речовин та ступеню їх розкладення, рН, механічного складу ґрунту та інших чинників. Щільність населення найпростіших у ґрунті є прикладом найбільшої щільності серед педобіоти, поступаючись тільки щільності бактерій. Різні види ґрунтових інфузорій, джгутиконосців та амеб у лабораторних умовах мешкають у досить широких межах (рН 3,5-9,75).

При несприятливих умовах ґрунтові найпростіші інцистуються. Цисти стійкі до впливу ферментів, високих температур та антисептиків. Під захистом цист протисти здатні витримувати значне засолення ґрунтів навіть на протязі десятиріч. Вегетативні стадії також можуть існувати при високих концентраціях солей.

Протисти в багатьох випадках відіграють роль як регулятори чисельності, складу та фізіологічної активності мікронаселення ґрунту. Їх діяльність тісно пов'язана з родючістю ґрунту. Вони стимулюють фізіологічну активність популяцій ґрунтових мікроорганізмів та використовують як їжу багато видів бактерій та дріжджів.

Більшість ґрунтових *Rhizopoda*, *Ciliata*, багато з *Mastigophora* є консументами бактеріофлори. При цьому вони виконують селекційну роль,

тому що надають переваги окремі фізіологічним групам або видам останніх.

Існує певний зв'язок найпростіших із грибним населенням ґрунту. Спори та гіфи не є трофічним матеріалом для найпростіших. Метаболіти ґрунтових грибів *Penicilium*, *Aspergillus* мають протистоцидну дію. Деякі види ґрунтових протистів протидіють росту грибів, окремі з котрих є патогенними для рослин. Мікрофлора ґрунту впливає на найпростіших. Екзотоксини деяких ґрунтових грибів і актиноміцетів, наприклад, *Penicillium cyclopium*, *Actinomyces levoris* володіють протистоцидними властивостями. Найбільшу стійкість проти екзотоксинів виявили ґрунтові інфузорії *Colpoda fastigata*. У ґрунті формуються популяції найпростіших стійкі у відношенні біологічно активних метаболітів мікрофлори (Гельцер, 1964, 1967).

Protozoa приймають активну участь у біохімічних процесах у ґрунті. Протисти активно розкладають органічні продукти, змінюють дисперсність ґрунту, активізують біологічну фіксацію азоту, амоніфікацію, розкладення целюлози, а також приймають активну участь у підзолоутворювальному процесі..

Голі амеби

Було описано біля 60 видів голих амеб, що зустрічаються у ґрунті (Page, 1976). Дуже ймовірно, що це тільки маленька частка видів дійсно представлених у ґрунтах. Голі амеби не є монофілетичним комплексом та належать до кількох таксономічних груп, яким властиві різні екологічні характеристики. Багато з ґрунтових протозоологів розглядають голих амеб як найважливішу групу ґрунтових найпростіших із приводу того, що часто вони сягають дуже великої кількості у ґрунтах — 2000-2000000 особин на г сухої ваги ґрунтів. Більшість ґрунтових амеб мають дуже малі розміри (до 30 мкм) та міцно прикріплюються до ґрунтових часток, тому не можуть бути підраховані у простих ґрунтових суспензіях. Багато з відомих голих амеб живляться бактеріями. Своїми маленькими та еластичними псевдоподіями амеби мають змогу дослідити мікропори діаметром близько 1 мкм (Foster, Dorgaар, 1991). Але ж серед голих амеб існує також багато мікофагів. Деякі з них живляться шляхом перфораційного лізису та формують дискретні порожнини від 0,2 до 6 мкм діаметром у клітинній стінці грибів, подібно до грибоїдних війчастих (Old, Chakraborty, 1986; Foissner, 1987a). Існують докази, які одержані в процесі експерименту у мікрокосмі, що така активність найпростіших може значно зменшити рівень інокуляції рослин патогенними грибами в ґрунті (Old, Chakraborty, 1986).

Раковині амеби

Ця група обіймає амебоподібних тварин з раковиною, яка може бути продукована або власне клітиною та інкрустована частками з навколишнього середовища (ідіосоми), або повністю сформована з часток неживого походження (ксеносоми). Зараз відомо, що раковині амеби меншою мірою

є біфілетичними: філозні форми, що є носіями ідіосом належать до класу Rhizopoda (наприклад, Euglypha), в той час лобозні форми є носіями ксеносом та належать до класу Amoebozoa (наприклад, Diffugia) (Cavalier-Smith, 1997). Це відповідає чіткій різниці аутокології філозних та лобозних тестаций. Біля 300 видів та багато варієтетів раковинних амеб було знайдено в наземних екосистемах (Bonnet, 1964; Chardez and Lambert, 1981; Foissner, 1987a).

Раковинні корененіжки (*Testacida*), що населяють ґрунт, є іммігрантами з водяного середовища і фізіологічно залишаються водяними організмами. Утворення особливого екологічного угруповання тестацид, що мешкають у ґрунті, стало результатом поступового освоєння водяними формами прибережної рослинності (фауна перифітона) і їхнього проникнення в не пов'язаний безпосередньо з водоймами моховий покрив під кронами дерев (Догель, 1951; Гиляров, 1965; Schonborn, 1968).

Раковинні амеби є дуже корисними індикаторними організмами у широкому колі наземних екосистем не тільки завдяки тому, що вони більш легко можуть бути підраховані, ніж інші групи найпростіших, але й тому, що сягають значних рівнів кількості у ґрунтах. Крім того, серед них спостерігається значне видове та екологічне різноманіття. Уздовж ґрунтового профілю відбувається певна зміна видів та форм раковинних амеб, тому ця група найпростіших може свідчити про зміни багатьох чинників живої та неживої природи.

Джгутикові

Біля 260 видів джгутикових найпростіших описано з ґрунтів земної кулі, багато з яких було знайдено в прісноводних або копрозойних біотопах (Foissner, 1991). Але при подальшому вивченні ґрунтових джгутикових частіше знаходяться специфічні ґрунтові форми ніж амфібіонти, а це свідчить про те, що реальна кількість цих ґрунтових найпростіших значно більша (Foissner, 1993; Verhagen та ін., 1994; Ekelund, Patterson, 1997). Як і амеби, джгутикові є поліфілетичною групою, яка демонструє широку амплітуду морфологічних та екологічних властивостей. Велика кількість амеб та джгутикових (від 0 до 10^6 на г ґрунту) та їх короткий час генерації (звичайно менш ніж 5 годин в лабораторних умовах) дозволяють розглядати цих найпростіших як найважливіші групи ґрунтових протозоа.

Ґрунтові джгутикові мають деякі спільні риси з амебами. Вони живляться бактеріями, багато з них мають дуже малі розміри (до 20 мкм), їм властива еластичність амеб, що дозволяє мешкати в дуже маленьких порах, де більш крупні тварини відсутні.

Війчасті

Війчасті найпростіші включають гетероеукаріотичні організми, що мають макронуклеус та мікронуклеус, які мають різні розміри та виконують різні функції, але знаходяться в межах однієї цитоплазми. Макронуклеус, який звичайно полиплоїдний, поділяється амітотично під час безста-

тевого розмноження та контролює соматичні функції (тобто синтез РНК). Диплоїдний мікронуклеус активний тільки під час статевого розмноження (кон'югація). Розмаїття війчастих у наземних екосистемах дуже велике, деє близько 2000 видів, із яких 70% ще не було описано (Foissner, 1997 б, 1998). Грунтові інфузорії живляться бактеріями, грибами, або є хижаками. Міцетофаги серед інфузорій дуже властиві для наземних екосистем. Деякі війчасті є анаеробними тваринами, тому являються хорошими індикаторами кисневого режиму ґрунтів.

Ґрунтові війчасті мають певний вертикальний розподіл, що повинно братись до уваги при використанні цих найпростіших як біоіндикаторів. У протилежність раковинним амебам, значна кількість інфузорій зустрічається переважно у лісовій підстилці, де щільність цієї групи тварин може сягати до 10000 екземплярів на г ґрунту. В гумусових та мінеральних шарах активні інфузорії дуже рідкісні, але там можна зустріти багато цист. Тому переважно біоіндикаційні дослідження з участю ґрунтових інфузорій обмежені тими екосистемами, де є добре розвинений підстилковий шар, тобто у лісах. Війчасті можуть бути також інформативним індикатором рівня процесів відновлення підстилки у порушених екосистемах.

Споровики

Ця група найпростіших, що містить лише паразитичні форми, досить рідко використовується як об'єкт біоіндикації. Але сучасні дослідження свідчать про досить значні можливості споровиків для біоіндикації. Так, у дощових черв'яків значно підвищується рівень зараження моноцистидними грегаринами в умовах забруднення ґрунту (Pizl, 1985). Подібне спостерігалося в умовах узбіччя автомобільної дороги, рясно забрудненої важкими металами (Pizl, Sterzynska, 1991). В районах, значно забруднених опадами з високим вмістом SO₂ відбувається підвищена інфекція ґрунтових безхребетних паразитичними найпростішими — грегаринами, кокцидіями, мікроспоридіями (Purrini, 1985). Ці дані свідчать про те, що найпростіші можуть відігравати значну роль у регулюванні чисельності ґрунтових безхребетних.

Еколого-морфологічні особливості раковинних амеб та їх індикаційні властивості

Найбільш розповсюджена форма раковинки в перифітоні — клиноподібна, пристосована для проникнення в сплетіння водоростей, а також дископодібна, «ширяюча» у товщі води. Амеби з раковинками подібної будови можуть використовувати як життєвий простір і тонку водяну плівку на опалому листі лісової підстилки. При зниженні вологості найбільш пластичні види, які володіють великим резервом ознак та утворюють модифікації (поступове утворення опуклого зводу та перехід до глободної форми раковинки), мають селективну перевагу в умовах ґрунту (преадаптації). П. Фольц (Volz, 1929) розглядає фауну тестацид, що живуть у ґрунті, саме як

збіднену фауну торфовищ, у значній мірі відповідну фауні лісових мохів. Боннэ (Bonnet, 1961), відзначаючи подібність населення мохів і ґрунтів і присутність загальних компонентів у ґрунтах, де мохи відсутні, припускає можливість зворотного впливу.

Імовірно, істотну роль в еволюції ґрунтового комплексу тестацид зіграли і мешканці інтерстиціалів берегів рік (псамон) з перемінним режимом вологості (Догель, 1951).

В. Шенборн (1971) розташовує біотоп, у яких живуть раковинкові амеби, у виді послідовного ряду — водяна рослинність, сфагнові й листостеблові мохи (і підстилка ґрунту), донні відкладення водоїм і, нарешті, гумусовий горизонт ґрунту. Цей ряд характеризується збільшенням «інформативності» (більш жорсткими умовами існування), яким задовольняє вся менша кількість життєвих форм. Чим більш жорстокі вимоги пред'являє середовище, тим більш чіткими стають адаптації до нього, які чітко виражені в гумусовому горизонті, де основним керуючим фактором є кількість доступної вологи. Не дивно тому, що багато видів, родів і навіть родин раковинних амеб, характерних для інших біотопів, у ґрунті не зустрічаються.

У кореніжок, що живуть у ґрунтах (особливо в більш глибоких їх горизонтах), екстремальні умови середовища визначають наявність адаптацій, спрямованих на можливість пересування й захист від висихання. Ці адаптації стосуються морфології раковинки, причому головні тенденції — придбання двосторонньої симетрії і диференціювання початку устя, що ізолює його (псевдостом) від зовнішнього середовища. У найпростішому випадку (*Cochliopodium*) раковинка являє собою тонку оболонку — похідне плазмалеми, здатну деформуватися, забезпечуючи організму пластичність і зручність пересування між ґрунтовими частками. Раковинка *Arcella* також одношарова і цілком складається з органічної речовини білкової природи. Однак вона вже «тверда» і має всі характерні риси раковинки. Раковинки видів з покриттям з мінеральних часток у водяному середовищі і на рослинності практично складаються із одного шару і представляють собою органічну цементуючу речовину з розкиданими на ньому окремими ксеносомами (*Centropyxis aculeata*). У донних відкладеннях і в ґрунті ксеносоми, щільно зцементовані органічною речовиною, представляють суцільний міцний покрив (*Centropyxis sylvatica* і ін.). У кореніжок, раковинки яких покриті ідіосомами, вони щільно прилягають одна до другої у вигляді мініатюрного панцира, також стійкого до тиску ґрунтових часток (*Tracheleuglypha*, *Euglypha* і ін.).

Своєрідність ґрунту як системи дрібних порожнин привело до значного зменшення розмірів тестацид порівнянно з мешканцями водяного середовища, що властиво і всім іншим групам найпростіших (Бродський, 1935). Досліди по вмісту неводних видів у водяному середовищі показують збільшення розмірів раковинки в умовах надлишкового зволоження (Neal, 1963). Крупні види тестацид, наприклад великі диффлюгії розміром 200 мкм і більше, ґрунтовій фауні не властиві і можуть бути лише випадково

привнесені з інших середовищ існування; середні розміри форм, що мешкають у ґрунті — порядку 60 мкм (Stout, Heal, 1967).

Морфологія раковинок знаходиться в тісному зв'язку з властивостями біотопу (Deflandre, 1937), і зокрема, рівнем запасу вологи (Bonnet, 1964). Раковинки тестаїд, що мешкають у ґрунті, відрізняються простою формою. Зовнішні виступи (голки, шипи), що сприяють ширянню в воді чи фіксації на рослинності, тут відсутні або розвинені слабо (Bonnet, 1961). Д. Шарде і Ж. Леклерк (Chardez, Leclercq, 1963) відзначають морфологічні варіації в *Euglypha strigosa* у залежності від умов: на зануреній рослинності живуть *E. strigosa*, *E. strigosa* v. *heterospina* із голками на раковинці, у ґрунті — *E. strigosa* f. *glabra*, позбавлена голок. У проміжному середовищі (сфагнуми, мохи) розмір голок зменшується (*E. strigosa* v. *muscorum*). Види роду *Centropyxis* у воді та мохах мають раковинку з декількома «ріжками» на апікальному кінці (*C. aculeata*), а у ґрунті і донних відкладеннях іноді замінені близькими видами без придатків (*C. ecornis*), або ці вирости скорочені до 1—2 незначних виступів. М. Штепанек (Stepanek, 1952) відзначає, що морфологія раковинок *Diffflugia* і *Lesquereusia* залежить від природи субстрату. Будівельний матеріал раковинки також може варіювати: форма й розмір ідіосом, наприклад, залежать від кормових об'єктів амеб (Schonborn, 1966).

Найбільшу роль у заселенні раковинними амебами мінеральних шарів ґрунту зіграло придбання сплющеної вентральної поверхні («підощви»). Це сплющення особливо виражено у форм, що досягають 45 мкм і більше. Дрібні форми (20—45 мкм), звичайно сплющені або клиноподібні, цілком містяться в плівці води й у меншому ступені залежать від гідрорежиму.

Кореніжка з плоскою підощвою «обтікає» субстрат подібно молюску. Ектоплазматична пластинка (вентральний валик), виділювана між часткою ґрунту й підощвою, забезпечує плазуючий рух. Коли амеба нерухома, слизуватий секрет щільно фіксує її на частці, що запобігає зневоднюванню навіть при висиханні середовища, при цьому розчинені чи ті, що знаходяться у стані суспензії у воді речовини також сприяють фіксації. Подібні спостереження над типовим ґрунтовим видом *Plagiopyxis minuta* описані Бонне (Bonnet, 1960).

Істотні розходження між комплексами раковинних амеб з водяного і ґрунтового середовищ існування стосуються розташування й будови устя. Загальним для населення ґрунтів є перевага форм із тенденцією до зменшення устя й ізоляції його від зовнішнього середовища. Поява раковинок із більш вузьким псевдостомом серед клиноподібних і сплюснутих форм у водяному середовищі — ознака індиферентна. У ґрунті ж він одержує селективну перевагу, тому що зменшує можливість висихання найпростішого. У водяних біотопах ступінь виразності такої організації набагато слабше. Так, акростом — устя, розташоване термінально і широко представлене у мешканців проточної води (диффлюгії), в ґрунті зустрічається в основному у дрібних форм (*Tracheleuglypha*). Частіше воно трансформується в акрос-

том щілиноподібний (*Euglypha*, *Nebela*) при латеральному стискуванні раковинки (Bonnet, 1964; Schonborn, 1968; Couteaux, 1972).

Зменшення розмірів устя (мікростомія) спостерігається як у радіально-симетричних форм (*Arcella arenaria*), так і у форм з аксіальною симетрією (*Tracheleuglypha acolla* f. *stenostoma*, *Assulina muscorum* v. *stenostoma*). У представників роду *Cyclopyxis* можна спостерігати різні ступені зменшення й поглиблення устя усередину раковинки. У *C. eurystoma* устя досить велике, округле (евристом), розташоване в центрі черевної поверхні і поглиблене (інвагіноване) дуже слабо; глибина інвагінації в *C. puteus* досягає половини висоти раковинки. Величина устя зменшується різного роду виступами в його основі (*C. impressa*, *C. lobostoma*). Інвагінація властива також роду *Trigonopyxis* з лопатевою формою устя. Мікростомія спостерігається в багатьох облігатно-грунтових видів (*Geamphorella lucida*, *Geopyxella sylvicola*).

Ізоляція устя від зовнішнього середовища й створення буферного простору між організмом і атмосферою йде по шляху розвитку плагіостомії («косий рот») і криптостомії («схований рот»).

У плагіостомних форм устя зміщене по вентральній поверхні до її краю, що приводить до утворення переднього й заднього кінців раковинки (білатеральна симетрія). Передній кінець, що несе устя, сплющується; у задньому, більш крупному за об'ємом («черевце»), міститься основна маса цитоплазми. Подібна тенденція майже непомітна у *Centropyxis plagiostoma*. В інших центропиксид устя поглиблюється за рахунок утворення біля нього лійки; спинна сторона раковинки оточує устя чи валиком нависає у вигляді більш-менш вираженого козирка (плагіостомія з козирком), прикриваючи його від засмічення і, запобігаючи випаровуванню. Подібна будова раковинки характерна для таксономічно віддалених груп (конвергенція): для представників підряду *Testacealobosa* і підряду *Testaceafilosa*. У *Trinema*, *Corythion* букальний отвір, крім того, звужено рядами виступаючих зубців. Величина козирка варіює в окремих видів, досягаючи найбільших розмірів у тестацид, що живуть у примітивних ґрунтах із різко мінливим режимом вологості (Bonnet, 1964; Chardez, 1969).

Розвиток криптостомії можна простежити в представників родини *Plagiopyxidae*. Вона спостерігається також у деяких *Centropyxidae* (*Centropyxis cryptostoma*), що, однак, не вказує на споріднення цих родин, а також є результатом конвергенції. Устя криптостомних раковинок звужується до щілеподібного, неправильно-зубцюватого; при звисанні дорзальної поверхні утворюється криптостомія з козирком. Збільшення ступеню криптостомії просліджується в ряді видів роду *Plagiopyxis*: у *P. penardi* вона ще практично відсутня, у *P. declivis* v. *oblonga* виражена значно чіткіше і, нарешті, у *P. callida* являє собою приклад типової криптостомії — вентральна стінка проникає глибоко усередину раковинки, утворює довге переддвер'я, наприкінці якого знаходиться устя (Bonnet, Thomas, 1955).

Криптостомія може виникати й іншими шляхами — у *Bullinularia* (*Centropyxidae*), наприклад, протилежні краї еліптичного устя можуть по-

ступово перекривати один одного, додаючи отвору характерну для *Bullinularia* форму вісімки (Bonnet, 1975). Плівка води під дією капілярних сил утягується в подібно влаштовану раковинку, і корененіжка одержує можливість використовувати плівкову вологу, яка практично постійно присутня у ґрунті навіть в період посухи. Види, що мають таку будову, досягають великих розмірів і широко поширені в гумусовому горизонті ґрунтів (Schonborn, 1967).

В. Шенборн (Schonborn, 1966) відносить усі плагіостомні й криптостомні види до справжніх геобіонтів, причому криптостомія, як найбільший ступінь пристосованості, є результатом впливу середовища й досягає свого повного розвитку саме в ґрунті. У воді криптостомія якщо і зустрічається (*Plagiopyxis callida*), то виражена слабше (Thomas, 1958). Можливо, вузькість псевдостома і наявні виступи служать, крім того, засобом захисту від хижаків.

Плагіостомію й криптостомію можна розглядати також як адаптацію до фіксованого способу життя чи принаймні до обмеженого переміщення (Bonnet, Thomas, 1955).

У представників родин Distomatopyxidae і Lamtopyxidae раковинка, що нагадує зовні *Cyclopyxis puteus*, має букальний отвір, який глибоко вдається усередину та закінчується у раковині власне псевдостомом. Найбільш складна морфологія цього відділу (диплостом) у *Distomatopyxis couillardi*: переддвер'я має постійну внутрішню діафрагму зі складною кістяковою системою, що зміцнює вестибулярну область. У *Lamtopyxis callistoma* отвір переддвер'я перекривають 4 (іноді більш) хрестоподібно розташованих зубчика (пропилостом), які звужують вхід. Л. Бонне (Bonnet, 1975) дає своє тлумачення еволюції раковинок, які живуть у ґрунті й у воді. Незважаючи на їх удавану розмаїтість, виділяються дві основні тенденції в еволюції. У водяному середовищі раковинки мають подовжену чи грушоподібну форму з витягнутою «шийкою» (трахелостом *Cucurbitella*, *Lesquereusia*). Простір тут не вимагає більш «економічної» форми, і «шийка» (чи переддвер'я) займає зовнішнє положення щодо черевця (відцентрове диференціювання). У ґрунті у таких тварин основний тип раковинки сферичний чи напівсферичний і усі нерівності зникають. Переддвер'я не є продовженням раковинки, а стає внутрішньою структурою (доцентрове диференціювання), як наприклад, у *Cyclopyxis*, або щільно притискається до черевця (*Plagiopyxis*).

На підставі описаних особливостей будови раковинок Бонне (Bonnet, 1959, 1961, 1975 і ін.) запропонував класифікацію їх морфотипів і установив залежність між морфологією раковинки й властивостями біотопу. Критерій цієї класифікації — характер симетрії і наявність чи відсутність вентральної подошви. Вона не враховує при цьому ні систематичної близькості, ні природи покривів раковинок, а лише тільки конвергентну подібність будови (рис. 2).

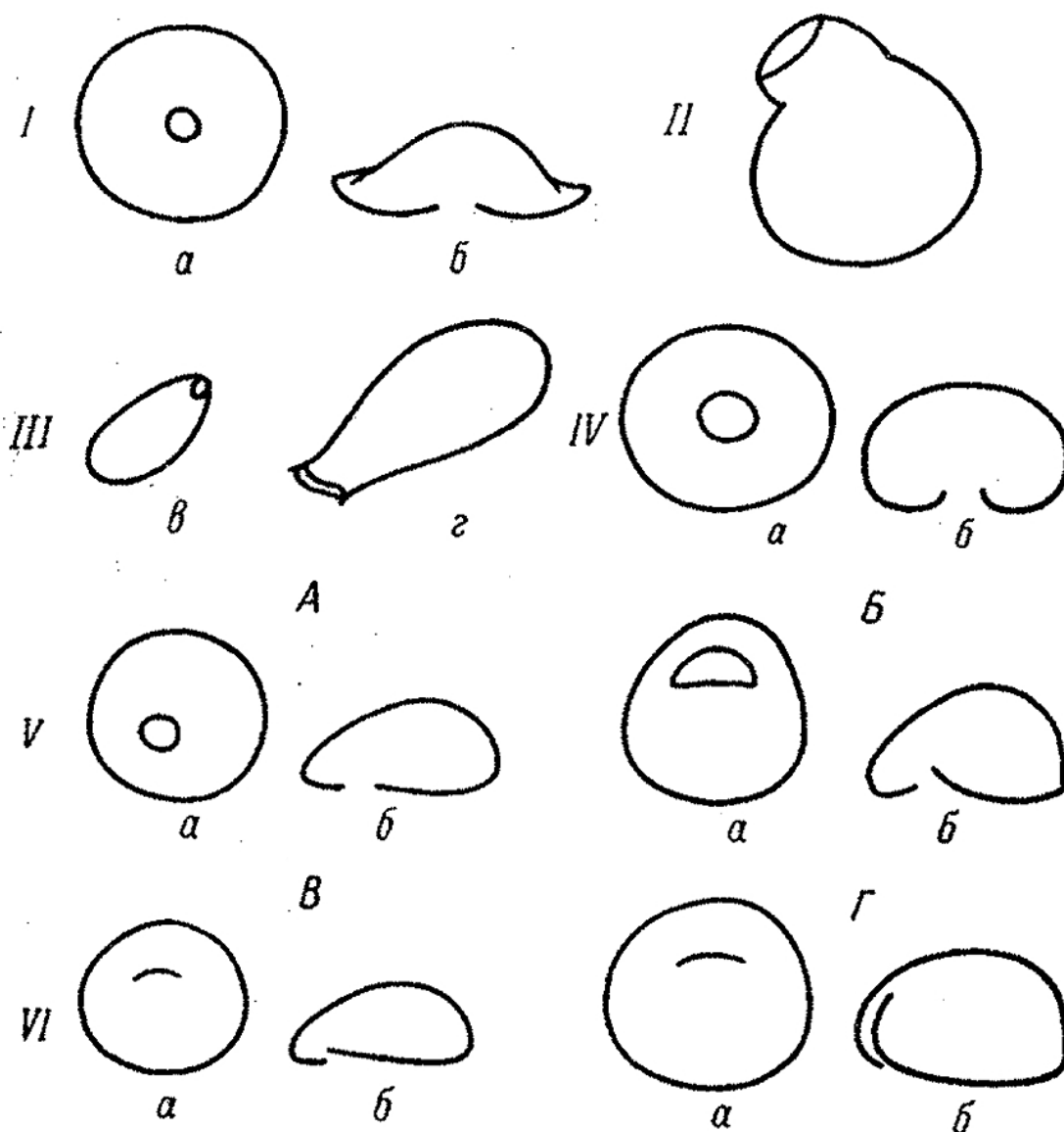


Рис. 3. Схема морфотипів раковинок *Testacida* (по: Bonnet, 1975).

a — у плані, *б* — у профіль. *I* — сплющено-дископодібний тип (*Arcella*), *II* — дугоподібний трахелостом (*Lesquereusia*); *III* — акростомія; *в* — без латерального стиску (*Tracheleuglypha*), *г* — з латеральним стиском (*Nebela*); *IV* — сплющена вентральна «підощва» (*Cyclopyxis*); *V*: *A* — плагіостомія проста (*Centropyxis plagiostema*), *Б* — плагіостомія з козирком (*Centropyxis sylvatica*); *VI*: *В* — криптостомія проста (*Plagiopyxis minuta*), *Г* — криптостомія з козирком (*Plagiopyxis callida*).

Бонне виділяє наступні типи форм раковинок ґрунтових тестацій:

- сплющено-дископодібну форму раковинок (типу *Arcella*) з радіальною симетрією і устям, розташованим у центрі;
- раковинки з трахелостомом, що складаються з двох частин — шийки і черевця, причому вісь шийки не є продовженням осі че-

- ревця, що (поряд із латеральним сплюсненням раковинки) визначає наявність двосторонньої симетрії (*Lesquereusia*, *Pontigulasia*);
- форми з акростомом, у яких устя розташоване термінально при осьовій чи білатеральній симетрії (*Tracheleuglypha*, *Nebela*);
 - сферичну чи напівсферичну форму раковинок зі сплющеною вентральною подошвою і центральним розташованим устям (*Phryganella*);
 - раковинки, яким властива плагіостомія — проста і з козирком (*Centropyxis plagiostoma*, *C. aerophila* відповідно);
 - раковинки, що мають криптостомію — просту і з козирком (*Plagiopyxis minuta*, *P. callida* відповідно).

Криптостомія є однією з головних характеристик едафічного середовища існування. Існує приуроченість морфотипів до того чи іншого біотопу: водяному середовищу властивий сплющено-дископодібний тип, трахеостом, акростом; ґрунтовим мохам — стиснутий акростом; ґрунтам у цілому — осьова симетрія раковинки (зі сплющеною вентральною поверхнею), плагіостом і криптостом із козирком.

Безсумнівно, подібна приуроченість до місцеперебувань дуже умовна, тому можна говорити лише про перевагу того чи іншого морфотипу в загальному їхньому комплексі.

Фізіологічні адаптації найпростіших до існування у ґрунті

Крім морфологічних адаптацій, властивих формам тестацид, що мешкають у ґрунті, слід зазначити адаптації фізіологічні. Найбільше простою і швидкою реакцією на зміну вмісту вологи в ґрунті є утворення тимчасової оболонки (передцисти) — своєрідної «стадії очікування», що утворюється усього за кілька хвилин. У такому стані раковинні корененіжки можуть переносити скороминучі умови висихання (до 3 місяців) без значних витрат енергії, необхідних для утворення справжньої цисти спокою. Водяні види, що володіють цією здатністю, легше переходять до існування в мохах і в ґрунті. Було відзначено, що в *Trigonopyxis arcula* — виду, який часто зустрічається в лісових ґрунтах, присутня складчаста чи мембранна пелікула, яка оточує цитоплазму. Це утворення непостійне і може при сприятливих умовах зникати. Оболонка перешкоджає формуванню епіподію, але псевдоподії вільно утворюються, тому що вони не захоплюють область псевдостому.

Спостерігалось утворення цист спокою у звичайного ґрунтового виду *Plagiopyxis minuta*. Циста розміром 35—40 мкм займає задню частину раковинки і має гіалинову, іноді жовтувату оболонку товщиною 2—3 мкм. У середині знаходиться друга, більш тонка оболонка. Псевдостом може закупорюватися «пробочкою».

Більшість тестацид інцистується усередині раковинки, іноді (*Sphenoderia*, *Diffugia bicuspidata*) — поза нею. Поверх оболонки на цисту іноді накладаються ксеносоми. Види, у яких у плазмі маються резервні пластинки, можуть відкладати їх у виді додаткової мембрани, що покриває

цисту як кожух (*Euglypha acanthophora*), при цьому сама раковинка перекривається діафрагмою. Часто евгліфіди утворюють тільки діафрагму без оболонки цисти.

Повільний темп пульсації простих за будовою скорочувальних вакуолей і рідке утворення псевдоподій свідчать про сповільненість процесів обміну, що, очевидно, також має адаптивне значення в мінливих осмотичних умовах ґрунту. Так, вакуолі *Corythion pulchellum* із ґрунту скорочуються з інтервалом у 120 секунд, із торф'яних боліт — лише 60 секунд (Schonborn, 1968). Бонне і Тома (Bonnet et Thomas, 1955) відзначають надзвичайно рідке утворення псевдоподій, наприклад у *Plagiopyxis callida*, залежно від криптостомної будови раковинки (псевдостом зміщений у кінець дуже довгого переддвер'я).

Стаут (Stout, 1963) називає кілька фізіологічних властивостей, якими повинні володіти водяні тварини для успішного заселення ґрунту: толерантність до зміни рН, простота розмноження й невимогливість до їжі.

Володіючи цими властивостями й охарактеризованим комплексом адаптацій (як загальних для всіх груп найпростіших, так і властивих лише раковинним корененіжкам) до екстремальних умов існування, які являє собою ґрунт для водяних організмів, тествациди освоїли це середовище практично повсюдно і при сприятливих умовах багато представлені як у видовому, так і в кількісному відношенні.

Взаємозв'язок ґрунтових найпростіших з іншими компонентами тваринного населення ґрунтів

Вплив порового простору ґрунтів на найпростіших та процеси мінералізації

Доступний об'єм порового простору ґрунтів визначає біомасу бактерій та тварин, що ними живляться, до складу яких входять і найпростіші. Таким чином, активність бактерій та швидкість мінералізації вуглецю та азоту залежать від цієї властивості ґрунту. У ґрунтах ґраслендів біомаса бактерій складає значну частину від біомаси угруповання бактерій, найпростіших, грибів та нематод (Hassink, 1993). Гриби, найпростіші та нематоди складають разом не більше 10% загальної біомаси такого угруповання. В вапняних та глинистих ґрунтах більша частина пор має діаметр менший за 0,2 мкм та завдовжки від 0,2 до 1,2 мкм. В піщаних ґрунтах діаметр пор знаходиться в межах від 6 до 30, а довжина пор становить від 30 до 90 мкм. Найбільша біомаса бактерій пов'язана з порами 0,2-1,2 мкм, а біомаса нематод з порами 30-90 мкм у діаметрі. Гриби та найпростіші не мають чіткої прив'язки до визначеного розмірного класу пор. Кількість мінералізованого азоту залежить від трофічного тиску нематод та джгутикових. Питома кількість мінералізованого азоту на одну бактеріальну клітину зростає в умовах високого тиску найпростіших та нематод. Достовірного зв'язку з трофічним тиском амеб та швидкістю мінералізації не спостерігалось (Hassink, 1993).

Взаємодія між дощовими черв'яками та ґрунтовими найпростішими

Відомо, що у багатьох ґрунтах найпростіші та дощові черв'яки становлять найважливіші компоненти біомаси тваринного населення. Кількість дощових черв'яків у ґрунті може бути пов'язана з кількістю голих амеб. Цей зв'язок обумовлений трофічним фактором, так як черв'яки живляться найпростішими (Bonkowski, 1997). Було показано, що приріст ваги молодих черв'яків *Aporrectodea caliginosa* (Savigny) удвічі більший за умов присутності у ґрунті амеб порівняно з ґрунтами, де ці найпростіші відсутні. Прямі спостереження за свіжими копролітами підтвердили перетравлення активних форм найпростіших дощовими черв'яками. Меншу кількість найпростіших знайдено в екскреціях дощового черв'яка *Octolasion lacteum* (Oerley) ніж у навколишньому ґрунті. Експериментальні дані свідчать про те, що люмбрициди активно вишуковують місця з більш високою щільністю найпростіших і що ця група тварин відіграє важливу роль у живленні дощових черв'яків (Bonkowski, 1997).

Використання найпростіших у цілях біоіндикації

Ґрунтово-зоологічні дослідження припускають використання особливостей розподілу ґрунтових тварин у залежності від екологічних чи зоогеографічних факторів для вирішення спірних питань класифікації ґрунтів, характеристики ґрунтових умов, їхньої зміни під впливом господарської діяльності людини (Гиляров, 1965). Серед інших груп найпростіших раковинні корененіжки для досліджень у зазначеному напрямку становлять особливий інтерес. Раковинки є свого роду посередником між організмом і середовищем і акумулюють екологічні впливи на популяцію. Вони тривалий час зберігаються в ґрунтах, особливо в заторфованих і болотних із кислою реакцією. Слабка рухова активність групи й обмежені можливості поширення також сприяють утворенню характерних комплексів. Наявність раковинки дає можливість застосування порівняно нескладних методів дослідження, при яких «голі» форми важко ідентифікувати.

Початок систематичному дослідженню видового складу, розподілу ґрунтової фауни і її застосуванню для характеристики умов існування поклали роботи Бонне (Bonnet, 1959, 1961, 1964 .і ін.), Бонне і Тома (Bonnet, Thomas, 1955, 1960). Уже в ранній роботі 1955 р. вони відзначають порядок із населенням водойм, мохів, сфагнумів існування специфічної ґрунтової фауни і приводять список видів, що ставлять особливі вимоги до умов існування. Застосування багатофакторного аналізу сприяло виявленню функціональної залежності поширення тестацид від фізико-хімічних характеристик ґрунтів і встановленню на цій основі екологічних угруповань. На підставі вивчення ґрунтів Франції було виявлено ряд закономірностей, що відбивають зв'язок особливостей ґрунту і його сформованості з певними фауністичними комплексами раковинних амеб. Переважаючими є евритопні види; стенотопні, з помітним екологічним оптимумом, порівняно рідкісні.

Безсумнівно характерними є *Geopuxella sylvicola*, *Pseudawerintzewia calcicola*, *Centropuxis halophila*, яка регулярно зустрічаються відповідно в білих рендзинах на м'якому вапняку, декальцинованих глинах на твердому вапняку і засолених ґрунтах Середземноморського узбережжя. Наявність зазначених видів дозволяє розрізнити ці ґрунти з першого погляду на препарат. Проміжні типи ґрунтів населені одночасно і *Geopuxella* і *Pseudawerintzewia*. Вузьку приуроченість до лужних ґрунтів виявляють *Arcella arenaria*, *Bullinularia indica*, *Heleopera petricola* v. *humicola*. *Trigonopuxis arcula*. Представники виду *Hyalosphenia subflava* надають перевагу кислим лісовим ґрунтам, *Centropuxis loevigata* пов'язані з ґрунтами, багатими на гумус, а *C. minuta* — із скелетними. Можуть бути виділені верхівкові болота з характерними фауністичними комплексами торфовищ і мінеральні ґрунти, де ця фауна відсутня. У мінеральних ґрунтах розрізняють види-убіквісти (*Corythion dubium*, *Trinema lineare*), види, характерні для скелетних і азональних ґрунтів (*Assulina muscorum*, *Centropuxis vandeli*, *C. aerophild*), і види, характерні для «зрілих» зональних ґрунтів (*Plagiopuxis declivis*, *P. penardi*, *Phryganella acropodia*, *Trinema lineare*).

Відмінності у фауні найбільш значні в слабозвинених (скелетних, скельних) ґрунтах, що знаходяться під хімічним впливом породи, на якій ґрунт формується. Так, ґрунти на кислих породах зазначені автори, використовуючи ботанічну термінологію, характеризують асоціацією *Centropuxidetum vandeli*, а на м'яких вапняках формуються асоціації *Geopuxelletum sylvicolae*. Навпаки, ґрунти розвинені, що досягли «клімаксу», мають фауну подібну між собою незалежно від розходжень у властивостях материнської породи. Фауна молодих чи незрілих ґрунтів складається, таким чином, переважно, з представників родини Centropuxidae. Для зональних чи «зрілих» ґрунтів найбільш характерна родина Plagiopuxidae.

На підставі цих і інших праць Бонне (Bonnet, 1961) робить спробу класифікації угруповань раковинних амеб і відповідних їм типів ґрунтів. Значне поширення *Phryganella acropodia* послужило підставою тому, що Бонне всі ґрунти в цілому охарактеризував як «Фріганеллятеа» («Phryganellatea»).

Порівняльні дослідження фауни тестацид у ряді біотопів проведені також Д. Шарде (Chardez, 1959, 1960a, 1960b, 1965). Він відокремив фауну цілого ряду ґрунтів і порівняв прісноводних мешканців, населення сфагnumів, мохів і ґрунту. Автор установив, що серед водяних форм широко представлені Diffugiidae. Nebelidae у розвинутих ґрунтах практично відсутні, а переважають у сфагnumі, тоді як Plagiopuxidae зустрічаються у ґрунтах, а *Trinema* і *Phryganella* поширені повсюдно.

Індикація повітряного режиму

Певні групи в'їчастих є чутливими та порівняно простими біоіндикаторами кисневого режиму у ґрунті, особливо для індикації періодичного або спорадичного поглинання кисню у ґрунті, які часто важко визначити за допомогою звичайних фізико-хімічних методів. Індикація базується на викорис-

танні метопідних гетеротрих, які можуть жити та розмножуватися тільки в мікроаеробних або анаеробних умовах. Це відбувається внаслідок відсутності у цієї групи війчастих типових мітохондрій. Метопіди живуть у симбіозі з метаногенними бактеріями (*Methanobacterium formicium*), які використовують водень, що продукується в гідросомах війчастих. Ці органели дуже близькі за будовою до мітохондрій. Найбільш характерним видом метопід є *Metopus hasei*. Метопіди зустрічаються тільки в ґрунтах з анаеробними умовами.

Диференціація типів гумусу

Роль типу гумусу в розподілі ґрунтових тварин та у створенні родючості ґрунтів добре відома. Найбільш чутливими індикаторами типу гумусу серед найпростіших є раковинні амеби. Для війчастих необхідної кількості даних ще не накопичено. Хоча індикаторні види не зустрічаються тільки у відповідному типі гумусу, їх поява та чисельність поза межами переважаючих біотопів дуже незначна. Навіть тонкі розходження в типах гумусу, які часто складають проблему для ідентифікації при застосуванні класичних ґрунтознавчих методів, можуть бути виявлені за допомогою вивчення структури угруповань раковинних амеб.

Таблиця 2. Видовий склад угруповань раковинних амеб та війчастих в різних типах гумусу (за Foissner, 1987a та Aesch, Foissner, 1993)

Тип гумусу	Індикаторні види	
	Testacea	Ciliophora
Муль	Centropyxis	Urosomoida agilis
	plagiostoma	Urosoma spp.
	Centropyxis constricta	Hemisincirra
	Centropyxis elongata	filiformis
	Plagiopyxis minuta	Engelmanniella
	Geopyxella sylvicola	mobilis
	Paraquadrula spp.	Grossglockneria hyalina Colpoda elliotti
Модер і Мор	Trigonopyxis arcula	Frontonia depressa
	Plagiopyxis labiata	Bryometopus sphagni
	Assulina spp.	Dimacrocyon
	Corythion spp.	amphileptoides
	Nebela spp.	Avestina ludwigi

Муль та мор легко відрізняються за допомогою вивчення співвідношення живих та мертвих тестацій. Їх раковинки розкладаються значно повільніше в гумусі типу мор ніж у гумусі типу муль. Тому співвідношення живих черепашок до мертвих у гумусі типу муль становить менше 1:2,

у гумусі типу модер цей показник знаходиться на рівні від 1:2 до 1:10, а у гумусі типу мор — більш ніж 1:10.

Залежність між властивостями різних типів ґрунтів Франції й перевагою в них тих чи інших характерних комплексів раковинних амеб відзначає також М. Куто (Couteaux, 1975). Лісовому гумусу типу мор властива більш багата фауна тестаций, але вона не відрізняється специфічними видами, які характерні вапняним ґрунтам (*Bullinularia gracilis*, *Pseudawerintzewia calcicola*).

У ґрунтах Канади Бонне (Bonnet, 1974a) за допомогою факторного аналізу виявив асоціації видів, властивих 16 різним біотопам (зокрема, для дуже кислого гумусу — *Hyalosphenietum subflavae*, для менш кислого — *Quadrullelletum symmetricae*).

Вивчаючи фауну тестацид ряду ґрунтів Африки, Бонне (Bonnet, 1976) розрізняє види, що значно частіше зустрічаються в лісових ґрунтах, у саванах, у тропічних червоноземах і інших біотопах.

Фауна тестацид вапняних ґрунтів півдня Франції, на яких культивують трюфелі (*Tuber melanosporum*), істотно відрізняється від фауни інших вапняних ґрунтів. Імовірність зустрічі *Tracheleuglypha acolla*, *Schwabia terricola*, *Plagiopyxis declivis*, *P. callida* var. *pusilla*, *P. minuta*, *P. oblonga*, *Geopyxella sylvicola* у ґрунтах під трюфелями дуже велика і тому ці види можна вважати характерними для даних умов. Ці ґрунти відрізняються також співвідношенням морфотипів раковинок (мале значення індексу аерофілії й індексу розмаїтості). Вивчення фауни тестацид, таким чином, може сприяти оцінці ґрунту з погляду її придатності для визначених практичних цілей.

Шенборн (Schonborn, 1973) приводить *Pseudawerintzewia calcicola*, *Centropyxis plagiostoma* var. *phanerostoma*, *Plagiopyxis declivis* як індикаторні види для модеру з м'яким гумусом на вапняному ґрунті під буковим лісом (відношення C:N=21.0; рН 5.1), а для модеру на вапняному ґрунті з високим умістом глини під ялиново-сосновим змішаним лісом (C:N=31.6; рН 5.8) — *Cyclopyxis kahli*.

На підставі порівняння своїх даних із роботами Бонне і Тома (Bonnet, Thomas, 1960) і Бонне (Bonnet, 1964) Шенборн робить висновок, що види *Plagiopyxis declivis*, *Trigonopyxis arcuata*; *Assalina* і *Corythion* типові для кислих, що повільно розкладаються форм гумусу. Ці угруповання мають дуже широке поширення і відзначені навіть для Крайньої Півночі (Лапландія).

Подібна приуроченість відзначається також і іншими авторами, однак для відмінності характерних, супутніх і випадкових груп видів, пов'язаних переходами, необхідне проведення статистичного аналізу, який для раковинних амеб розроблено недостатньо. Крім того, виділення характерних видів ґрунтується на кількісному обліку раковинок, який відбиває не стільки умови існування, скільки ступінь їхнього збереження в ґрунті. При статистичному дослідженні угруповань не слід забувати, що існування популяцій залежить не тільки від едафічних факторів, але і від шляхів та

швидкості проникнення у ґрунт спор, цист і т.ін., що є одним з основних факторів їх поширення (Thomas, 1959).

Цікавим з погляду біодіагностики є вертикальний розподіл раковинних амеб по профілю ґрунту. Так, в засолених умовах вони виявляються в горизонті *B* (Szabo et al., 1959), де концентрація солей відносно низька порівняно з горизонтами, що знаходяться вище. Аналогічна картина спостерігається у глинистих ґрунтах та тих, які підтопляються. Закономірності вертикального розподілу на думку Шарде (Chardez, 1962) тісно пов'язані з типом ґрунту і можуть служити навіть більш чутливим індикатором типу ґрунтів, ніж видова розмаїтість.

Ґрунтові найпростіші як індикатори екосистем, що знаходяться під впливом діяльності людини

Пестициди. Вплив пестицидів на ґрунтових найпростіших було досліджено у роботі Petz та Foissner (1989). Забруднення ґрунту фунгіцидом манкозебом та інсектицидом лінданом вивчалось на 1, 7, 15, 40, 65 та 90 добу після застосування стандартної або підвищеної (у 10 разів) доз цих речовин. З'ясовано, що манкозоб, навіть при високих дозах, не має певного гострого або довгострокового ефекту на абсолютну кількість досліджуваних таксонів мікрофауни ґрунтів. Чисельність війчастих найпростіших одноразово зменшилась при обробці ґрунту стандартною дозою, але швидко відновилась. Але структура угруповань війчастих слабко змінилась після 90 діб експерименту. Війчасті, що живляться грибами, наприклад, *Pseudoplatyophrya nana*, значно зменшили свою щільність у перші тижні після забруднення ґрунту. Тестації не змінювали свою чисельність до 15 діб при високій дозі використання пестицидів та 40 діб при стандартній дозі. Стандартна доза ліндану призводила до гострого токсичного ефекту у війчастих, хоч через деякий час пізніше чисельність цих тварин відновлювалась. Чисельність та структура угруповань війчастих значно змінилися після 90 діб експозиції, що свідчить про значний вплив ліндану на найпростіших. Чисельність тестацій знизилась тільки після 15 діб, а нематод — після 40 діб. Деякі види збільшили чисельність після обробки ґрунту лінданом — *Colpoda inflata*, *C. steinii* та *Pseudoplatyophrya nana*. Можливо, що зростання чисельності цих видів відбулося завдяки зниженню конкуренції та реалізації r-стратегії цих видів до виживання. В той же час чисельність домінантного у контрольних умовах виду *Avestina ludwigi* стає дуже низькою в умовах забруднення. Загалом, знайдені значні відмінності між впливом стандартної та збільшеної доз ліндану і майже не визначенні відмінності у випадку манкозебу. Війчасті демонструють дуже значні зміни чисельності після використання пестицидів, в той час коли тестації виявилися більш стійкими до забруднення ґрунту.

Глобальне потепління. Treonis та Lussenhop (1997) вирощували *Brassica nigra* при рівні CO₂, що відповідає рівню навколишнього середовища та у підвищеному у 2 рази на протязі 4 тижнів. Біомаса рослин над

поверхнею ґрунту та під поверхнею не зазнавали впливу збільшення концентрації CO₂. Кількість бактерій у ґрунті також була однаковою при різних рівнях оксиду вуглецю. Але щільність джгутикових у ґрунті мала тенденцію до збільшення в умовах насиченості атмосфери CO₂, в той час коли голі амеби значно знижували свою чисельність. Таким чином, ґрунтові найпростіші можуть розглядатись як чутлива система для визначення наслідків збільшення CO₂ і глобального потепління.

Щільність ґрунту. Щільність ґрунту зменшує родючість та збільшує ерозію ґрунтів. Збільшення щільності ґрунтів часто спричиняється використанням важкої сільськогосподарської техніки та незначним використанням в якості органічних добрив перегній-продукуючих речовин. Вивчення впливу щільності ґрунту на ґрунтових найпростіших проведено Berger et al. (1985) та Coûteaux (1985). Результати цих досліджень свідчать про те, що навіть незначне збільшення щільності ґрунтів призводить до гальмування росту популяцій найпростіших, а у значно ущільнених ґрунтах наслідки для життя можуть бути драматичними. Вплив на найпростіших здійснюється за рахунок зменшення простору ґрунтових пор та вмісту вологи у ґрунті. Війчасті виявились більш чутливими до зростання щільності ґрунту, але менш селективними порівняно з тестацеями.

Пересування патогенних найпростіших у ґрунті. Стічні води можуть містити патогенних найпростіших, особливо споровиків. Зараз визнано, що внаслідок використання стічних вод для поливу ґрунтів, з'явилася можливість зараження людини після забруднення рослин, ґрунту та джерел питної води. Особливий інтерес викликає *Cryptosporidium parvum*, ооцисти якого є малочутливими до сучасних методів обробки питної води.

Ґрунтові найпростіші як тест-системи. Хоч ґрунтові найпростіші часто використовуються як тест-організми, дві тест-системи з участю цієї групи розроблено відносно недавно (Forge et al., 1993; Pratt et al., 1997). Обидві тест-системи є дуже подібними, вони відображають реакцію швидкості зростання популяцій добре вивчених та широко розповсюджених видів *Colpoda steinii* та *C. inflata* на протязі 24 годин. Тест системи були випробуванні для визначення впливу важких металів у лабораторних та польових умовах. Тому дуже можливо, що найпростіші можуть замінити інших безхребетних та хребетних у біотест-системах. Однак, як і у випадку з іншими тваринами, результати біотестування за участю найпростіших сильно залежать від процедурних відмінностей та інших, ще досить не зрозумілих перемінних, таких як рН та вплив органічних сполук. Гострий токсичний рівень для даного металу може варіювати в межах двох порядків величин. Ця особливість привертає увагу до чіткої стандартизації процедури біотестування. Чутливість *Colpoda* spp. до забруднення ґрунту важкими металами знижується при більш низьких концентраціях майже всіх досліджуваних металів. Результати тесту можуть бути одержані на протязі 24 годин, що значно швидше ніж за допомогою іншої багатоклітинної системи, тобто стандартні 5 або 7-14 добові системи за участю дощовика *Eisenia fetida*.

Одні з найперших даних про склад комплексів ґрунтових найпростіших степового Придніпров'я були одержані Л.В.Рейнгардом (1968) та І.К.Булік (1972). Надалі, дані про угруповання цих тварин було використано для індикації степових та лісових ґрунтів регіону (Травлєєв та ін., 1981). Найпростіші можуть бути корисними для діагностики ґрунтів, що рекультивуються в Західному Донбасі (Утинова, Гельцер, 1987).

Найпростіші як індикатори якості ґрунтів: перевага та недоліки.

Біоіндикаторами є у широкому екологічному розумінні організми, які можуть бути використані для детекції і якісної та кількісної характеристики певних факторів навколишнього середовища, або їх комплексів. Безумовно, індикативна цінність групи тварин залежить від біологічних особливостей організмів, а особливо деяких фізіологічних особливостей. Порівняно з мікро- та мезофауною, найпростіші та дрібні багатоклітинні відрізняються тим, що (i) споживають більше їжі на одиницю ваги тіла, (ii) мають вищий рівень дихання на одиницю ваги, (iii) мають менший час генерації та (iv) час життя, (v) значно швидше розмножуються (Sommer, 1994). Таким чином, різні групи організмів мають різні індикативні можливості. Як правило, різні групи тварин для цілей індикації не можуть розглядатися як цілком еквівалентні та не можуть замінюватися одна група іншою. Відповідно, добре сплановане біоіндикаційне дослідження повинне містити вивчення меншою мірою однієї таксономічної групи з кожної з екологічно-розмірових груп.

Переважні якості найпростіших як біоіндикаторів можуть бути наступними:

1. Протозоа є найважливішим компонентом ґрунтових екосистем, тому що вони мають значну вагу у загальній продукції екосистем. Зміни динаміки та структури угруповань значно впливають на якісні та кількісні ознаки ґрунтоутворювального процесу та на родючість ґрунтів.
2. Протозоа з їх швидким ростом та ніжною зовнішньою мембраною можуть більш швидко реагувати на зміни навколишнього середовища, ніж будь-який інший еукаріотний організм і таким чином можуть служити як система раннього попередження та чудовий засіб для біотестування. Завдяки найпростішим, можуть бути отримані дані на протязі 24 годин, що значно швидше інших еукаріотних тест-систем.
3. Еукаріотний геном найпростіших подібний до геному багатоклітинних. Їх реакції на зміни навколишнього середовища можуть бути співвіднесені з реакціями багатоклітинних тварин.
4. Морфологічні, екологічні, та генетичні відмінності найпростіших, що розповсюджені по всій земній кулі мінімальні. Тому багато ін-

дикаторних видів з найпростіших можуть мати всесвітнє поширення.

5. Найпростіші мешкають та можуть сягати значної кількості в тих ґрунтових екосистемах, де відсутні багато інших груп тварин завдяки екстремальним умовам існування.
6. Велика кількість найпростіших є убіквістами, тому можуть служити для порівняння результатів з різних регіонів.

Існують певні чинники, які обмежують використання найпростіших як біоіндикаторів. До них належать:

1. Та обставина, що велика кількість видів найпростіших ще науково не описана, дуже гальмує біоіндикаційні дослідження з участю представників цієї таксономічної групи. Видове визначення ґрунтових протозоа потребує висококваліфікованих фахівців. Крім того, еколого-фізіологічні властивості багатьох видів найпростіших ще не відомі.
2. Кількісна оцінка угруповань найпростіших методично важка та потребує багато часу.
3. Ці тварини потребують інших тварин для живлення. Тому дуже важко відрізнити прямий та опосередкований вплив факторів на найпростіших.
4. Малі розміри та непримітність цієї групи робить її непривабливим об'єктом для вивчення потенціальними дослідниками.
5. Відсутня доступна та достатня література для визначення цих тварин.

Круглі черві — Nematoda

Нематоди — це група мешканців ґрунту, представники якої за розмірними характеристиками можуть бути віднесені до мікро— та мезофауни. До мікрофауни відносяться вільноживучі форми та фітогельмінти, а до мезофауни належать деякі зоогельмінти. Нематоди, як систематична група в цілому, зробила перехід від морських вод до прісних, а звідти — до ґрунту. Еволюційний розвиток у ґрунті як середовищі існування призвів до екологічної диференціації круглих червів. Важливою особливістю був перехід цих тварин від вільного життя до паразитизму на рослинах та тваринах. Відповідно, можна виділити наступні екологічні групи нематод, що мешкають у ґрунті. По—перше, це власне ґрунтові форми — едафобіонти, що не пов'язані паразитарними відношеннями з іншими багатоклітинними тваринами. Треба відзначити, що багато з паразитичних форм у своєму життєвому циклі мають вільноживучі стадії. Далі можна виділити фітогельмінтів та зоогельмінтів. Фітогельмінти поділяються на парарізобіонтів, еусапробіонтів, девісапробіонтів та власне фітонематод. Парарізобіонти — прикореневі ґрунтові форми, які вільно мешкають у ґрунті та облігатно чи необлігатно пов'язані з підземними органами рослин. Еусапробіонти — типові гнильні нематоди, що існують в осередках сапробіотичного розкладу органічної речовини. Треба відрізнити мешканців деревних стовбурів, що розкладаються — сапроксилобіонтів, мешканців підстилки — сапростратобіо-

нтів, мешканців гною на різних ступенях його розкладу — сапросифетобіонтів та мешканців осередків розкладу органів вегетуючих рослин — сапрофітобіонтів. Девісапробіонти — наступна стадія переходу нематод до паразитування на рослинах. Це аберантні, або нетипові сапробіонти, які здатні використовувати сапробіотичне середовище як джерело свого існування, але разом з тим вони мають здатність селитися на здорових рослинних тканинах та живитися за їх рахунок.

Нематоди відіграють велику роль у процесах регуляції групового складу та активності мікрофлори. Серед нематод мікрофітофаги складають більше третини загальної кількості. Ці тварини приймають участь у механічному руйнуванні рослинних тканин. Вони проникають в відмерлі тканини і за допомогою своїх ферментів розкладають стінки клітин. Це відкриває шлях проникнення в рослини більш великим безхребетним—сапрофагам. Діяльність нематод має певне значення при руйнуванні коренів. Відмирання коренів часто починається при зараженні їх фітопаразитичними нематодами.

Різноманіття нематод дуже велике. Налічується близько 2000 видів нематод, що мешкають у ґрунті. Нематоди є геоїдробіонтами, тобто живуть та пересуваються у плівках ґрунтової води. Механічний склад ґрунтів, вологість ґрунту та доступність їжі є найважливішими чинниками, що визначають різноманіття фауни нематод ґрунту.

У ґрунтах Європи щільність нематод знаходиться на рівні $0,5 \times 10^6$ — 12×10^6 екз/м² (Gerber, 1985; Wasilewska, 1994; Hodda, Wanless, 1994; Hanel, 1995; De Goede, Bongers, 1998; Пиева, 1998).

Деякі характеристики ґрунтових нематод дають можливість розглядати цю групу як хороші об'єкти для біоіндикації стану довкілля та процесів в екосистемах. Нематодам властиві атрибути, що відповідають вимогам до біоіндикаторів (Cairns et al., 1993). До них відносяться:

- мешкання у дуже широкому колі біотопів (морські та прісні води, майже всі типи ґрунтів);
- різноманіття життєвих стратегій та типів живлення;
- короткий життєвий цикл;
- прості методи кількісного визначення багатства угруповань.

В цілому, угруповання нематод та екологічні індекси, що їх характеризують, добре відображують стан екологічних систем та ступінь антропогенного впливу на них.

Нематоди, що мешкають у ґрунті, можна поділити на такі трофічні групи (Yeates et al., 1993):

1. Фітофаги — живляться рослинами;
2. Фунгіфаги — живляться гіфами грибів;
3. Бактеріофаги — живляться бактеріями;
4. Хижаки — живляться найпростішими, коловертками, енхітреїдами, нематодами та іншими ґрунтовими тваринами;
5. Альгофаги — живляться одноклітинними еукаріотичними організмами (діатомові та інші водорості);

6. Стадії паразитів тварин, хребетних та безхребетних. В деяких випадках можуть живитися бактеріями або грибами;
7. Омніфаги (або еврифаги) — комбінують деякі з вище названих типів живлення, ця назва частіше використовується для дорілаймоїдних нематод.

Екологічні індекси угруповань нематод. Індекс зрілості угруповання нематод MI (maturity index) (Bongers, 1999) було запропоновано як критерій стану ґрунтової екосистеми. Він представляє собою зважену середню показників колонізаторської або персистентної (*colonizer* — *persister*, (с–р)) стратегії конкретних видів нематод, що складають угруповання. Для відображення долі нематод, що живляться рослинами, було запропоновано рослино-паразитарний індекс PPI (*plant parasite index*). В певних умовах спостерігається зворотній зв'язок між індексами PPI та MI. В таблиці 3 показано значення показників (с–р) для родин нематод.

Індекс зрілості (MI) розраховується наступним чином:

$$MI = \sum_{i=1}^n (c - p)_i * p_i$$

де $(c-p)_i$ — значення показника для i -ї родини (табл. 3), p_i — доля i -го виду в угрупованні.

Співвідношення грибоїдні/бактеріоїдні та грибоїдні+бактеріоїдні до рослинних паразитів можуть служити для визначення напрямків розкладу та мінералізації первинної продукції.

Нематоди трав'янистих екосистем (граслендів). Різні типи трав'янистих екосистем можна зустріти як у природних умовах так і за умов сільськогосподарського використання землі. Особливостями цього типу рослинного покриву є відносна однорідність екоморфічного складу угруповань рослин, активне використання ґрунтового простору коренями рослин, покриття ґрунту рослинністю на протязі року.

Хоча шкоду нематод рослинним організмам важко спостерігати безпосередньо, але в деяких випадках ці тварини впливають на значне зниження продуктивності grasлендів. Видова насиченість нематодофауни трав'янистих угруповань дуже велика. Так, у grasлендах Англії, що формуються на крейдових ґрунтоутворюючих породах, було зафіксовано понад 154 види нематод різних трофічних груп (Hodda, Wanless, 1994).

Численні дослідження закономірностей формування різноманіття угруповань нематод свідчать, що в багатьох випадках найважливіше значення у формуванні складу угруповань має тип ґрунту, навіть порівняно з такими факторами, як час відбору проб (місяць, рік) та характер сільськогосподарської діяльності.

Механічний склад ґрунтів та текстура ґрунту визначають обличчя комплексу нематод. Так, у непорушених ґрунтах завжди вищі такі екологічні показники, як видове багатство та індекс зрілості угруповань нематод.

Це свідчить про те, що стабільність ґрунту як середовища існування благотворно впливає на види нематод із подовженим життєвим циклом.

Таблиця 3. Значення $c-p$ для родин нематод, що використовуються для підрахунку індексу зрілості угруповань нематод (за Bongers, 1999)

Родина	$c-p$
Alaimidae	4
Aphelenchidae	2
Aphelenchoididae	2
Anguinidae	2
Aporcelaimidae	5
Bastianiidae	3
Belondiridae	5
Bunonematidae	1
Cephalobidae	2
Chromadoridae	3
Criconematidae	3
Diphtherophoridae	3
Diplogasteridae	1
Dolichodoridae	3
Hemicycliophoridae	3
Hoplolaimidae	3
Leptonchidae	4
Longidoridae	5
Monhysteridae	2
Mononchidae	4
Nordiidae	4
Panagrolaimidae	1
Paratylenchidae	2
Plectidae	2
Pratylenchidae	3
Prismatolaimidae	3
Qudsianematidae	4
Rhabditidae	1
Teratocephalidae	3
Thornenematidae	5
Tobrilidae	3
Trichodoridae	4
Tripylidae	3
Tylenchidae	2

Так як у багатьох випадках нематоди-фітофаги домінують у трав'янистих екосистемах, то зміни видового складу рослинних угруповань безпосередньо впливають на нематодний комплекс. Більша кількість родів нематод зустрічається на луках, де росте кілька видів домінуючих рослин порівняно з монокультурними угрупованнями. За умов монокультури нематоди, що ушкоджують корені рослин, наприклад, *Pratylenchus*, мають більш щільні популяції.

Угруповання нематод як індикатор стану та процесів у ґрунтових екосистемах, що знаходяться під впливом сільськогосподарської діяльно-

сті. Дуже важливе значення нематод для біоіндикації тих екосистем, де кількість інших груп тварин не значна. До них відносяться пустельні та антропогенно трансформовані екосистеми.

Традиційні сільськогосподарські системи обробки землі пов'язані зі значним негативним впливом на ґрунт. Звичайною проблемою є зниження родючості ґрунтів, ерозія, зниження ґрунтового біорізноманіття, забруднення ґрунтових вод. Ключовим успіхом сталого сільськогосподарського виробництва буде захист та використання природних екосистемних процесів (Elliot, Cole, 1989). Можливість моніторингу та оцінка якості агроекосистем стане дуже важливою, особливо для сільськогосподарського менеджменту, завдяки чому стане можливою адекватна зміна господарських стратегій залежно від умов розвитку обставин. Ідея, що зміни в ґрунтовому середовищі, які відбуваються внаслідок сільськогосподарського менеджменту, можуть бути встановлені за допомогою аналізу угруповань нематод, дуже активно розробляється за останні роки (Ferris et al., 1996; Freckman and Ettema, 1993; McSorley, Frederick, 1966; Porazinska et al., 1998a; Yeates et al., 1997). Не менш цікавою метою є інтерпретація закономірностей змін структури угруповань нематод як у градієнті природних умов, так і при антропогенному впливові.

Використання компостів як органічних добрив значно впливає на структуру комплексів нематод. У відповідь на такий вплив на ґрунтове середовище різні роди нематод демонструють три типи реакції (Porazinska et al., 1999).

Тип 1. Бактеріоїдні нематоди Rhabditidae та *Cephalobus* демонструють типову r-селективну поведінку. Вони є активними колонізаторами. Це проявляється в швидкому зростанні чисельності червів та повільному її зниженні на протязі 3-4 діб після використання компосту. Така динаміка чисельності нематод, що живляться бактеріями, свідчить про значне зростання щільності популяцій бактеріофлори після додання органіки до ґрунту. Згодом, зниження кількості субстратів, що легко розкладаються, призводить до того, що бактеріальні, а відповідно і нематодні популяції значно зменшуються. Для тварин, яким властивий такий тип динаміки, інші чинники, крім трофічного фактора, мають значно менше значення. Наприклад, рабдитіди мало чутливі до забруднення навколишнього середовища поллютантами. Нематоди, які характеризуються менш вираженою колонізаторською стратегією, більш чутливі до таких факторів середовища, як температура та вологість ґрунту, природні властивості ґрунту та ін.

Грибоїдні групи нематод (*Aphelenchus*, *Aphelenchoides*) також можуть демонструвати перший тип реакції. В деяких випадках пік чисельності цих тварин може наступати трохи пізніше ніж у нематод, які живляться бактеріями. Це відповідає відмінностям динаміки грибів та бактерій при зміні особливостей середовища, яка відбувається внаслідок збагачення ґрунту органічними речовинами.

Звичайно, бактеріоїдні та грибоїдні нематоди дуже тісно пов'язані з розкладанням органічних речовин та мінералізаційними процесами. Тому

висока чисельність нематод може бути біоіндикатором зростання рівня розкладання органічних решток.

Тип 2. Популяції нематод, які живляться бактеріями (*Acrobeles*, *Acrobelloides*, *Eucephalobus*, *Teratocephalus*) подавляються після застосування органічних добрив. Для цього типу реакції важливим є не трофічний фактор, а змінність умов існування. Ґрунтові властивості (концентрація Ca та Na, рН, вміст органіки, катіонна обмінна можливість) впливають на кількість нематод, які реагують за типом 2. Всеїдним (*Aporcelaimellus* та *Eudorylaimus*) та рослиноїдним (*Criconemoides*) нематодам також властивий цей тип динаміки. Ця група нематод може бути біоіндикатором загального стану та якості ґрунтового середовища. Індикаторні властивості групи спираються на комбінацію трофічних, хімічних та фізичних умов існування, а не тільки на трофічний фактор, що властиво представникам попередньої групи.

Тип 3. Такий тип динаміки демонструють бактероїдні представники родів *Plectus*, *Wilsonema*, та фітонематоли *Belonolaimus*. Присутність органічних добрив створює у ґрунті сприятливі мікроумови для цих нематод, які проявляються в підвищенні щільності черв'яків. Як у випадку з типом 2 динаміки, безпосередня присутність та збільшення трофічних ресурсів не є вирішальним фактором зростання чисельності тварин. Дуже вірогідно те, що більше зволоження ґрунту при використанні органічних добрив сприяє розвитку популяцій указаних груп нематод. Тому вони можуть розглядатися як індикатори зволоження ґрунту.

Екологічні індекси. Ідея використання екологічних індексів для індикації якості екосистем (різноманіття, стійкість, еластичність) викликала значний інтерес за останні роки. Індекси можуть бути корисним інструментом тому, що вони забезпечують не тільки кількісне усереднення екологічних показників екосистеми, але й дозволяють порівнювати різні екосистеми.

Видове багатство може сприяти зростанню екологічної еластичності. Функції видів, що знижують свою чисельність у системі, або зовсім зникають, теоретично можуть виконуватися іншими видами. У випадку більшої насиченості видами такий процес більш вірогідний. Але при внесенні органічних добрив, відбувається зменшення одних видів та зростання інших. Тому у цілому, для індикації процесів змін структури угруповань нематод такий індекс, як показник видового багатства, є не достатньо інформаційно насиченим.

Індекси різноманіття Шеннона-Уївера та Сімпсона демонструють подібну динаміку змін у часі після використання добрив. Вони досить інформативні, але інформація, яку ми одержуємо при аналізі змін цих індексів, має характер кількісної характеристики угруповань і в них зовсім відсутня інформація про якісні зміни. Надходження органічної речовини до ґрунтової екосистеми звичайно стимулює зростання популяцій мікрофлори та, відповідно, її споживачів. Після використання органічних речовин, що легко розкладаються, відбувається зворотне зниження щільності мікрофлори

та нематод. Швидкість розкладу органічних речовин залежить від багатства мікробо-нематодного комплексу. Різні роди нематод відповідають на зміни мікробіальної біомаси не однаково. Тільки деякі з г-стратегів можуть швидко збільшувати свою щільність та тимчасово домінувати у угрупованні нематод, зменшуючи показники різноманіття. Але ж для одержання ясного уявлення про причини змін різноманіття угруповання потрібна більш повна інформація про те, саме які екологічні групи відповідають за спостережені зміни.

Співвідношення фунгіфагів до бактеріофагів розкриває внесок цих трофічних груп у процес розкладення органічних решток. Низьке значення цього індексу свідчить про перевагу споживачів бактерій та прискорений обіг органічних речовин. Підвищення цього індексу вказує на домінування фунгіального напрямку розкладення органіки та можливе гальмування обороту органічної речовини. Цій індекс несе досить корисну інформацію про якісний аспект розкладання органічної речовини, але нічого не може дати для визначення кількісної характеристики напруженості процесів декомпозиції.

Нематоди за умов забруднення навколишнього середовища

В ґрунтах заплави р. По в Італії було знайдено значне зниження кількості видів нематод у залежності від зростання повітряного забруднення ґрунтів Pb (Zullini, Peretti, 1986). Хоча абсолютного зменшення щільності угруповань нематод не відбувалось, але доля відносно великих представників *Dorylaimida* зменшувалась, що, у свою чергу, призвело до зниження загальної біомаси комплексу нематод.

Опади амонію, які розповсюджуються з птахоферми, впливають на структуру ґрунтових комплексів нематод соснового лісу (Tamis, 1986). (Табл. 4).

Таблиця 4. Вплив опадів амонію на структуру угруповань нематод (за Tamis, 1986)

	Відстань від джерела забруднення, м		
	75	150	400
Загальна кількість опадів азоту (кг N га ⁻¹ на рік)	68,0	52,5	47,9
Кількість азоту у ґрунті (мкг/г)	27	15	3
pH	4,9	5,2	5,3
Загальна щільність нематод (1000 екз./м ²)	1302	1023	916
% бактеріофагів	26,9	23,4	47,0
% фунгіфагів	11,5	18,8	21,9
% фітофагів	54,2	53,9	22,2
% еврифагів	0,3	0,4	7,1
% пов'язаних з комахами	7,1	3,5	1,8
MI	2,03	2,37	2,46
RFI	2,96	2,80	2,27
Коефіцієнт Сімпсона	0,87	0,88	0,93

Опади амонію впливають на зростання пропорції фітофагів (переважно *Rotylenchus*) та личинок нематод, що пов'язані з комахами. Забруднення ґрунту цим поллютантом призводить до зменшення доли бактеріофагів, фунгіфагів та еврифагів. При збільшенні відстані від джерела забруднення зростають як індекс зрілості угруповань нематод (MI), так і показник різноманіття Сімпсона.

Металургійні підприємства призводять до забруднення навколишніх територій різними типами токсикантів, насамперед важкими металами. Зростання цинку та міді в ґрунтах поблизу металургійних підприємств призводить до зниження загальної щільності комплексів нематод, їх різноманіття та зменшенню значення індексу зрілості (MI) (Porovici, 1994). Відносна кількість *r*-стратегів (бактеріофагів) зростає за умов забруднення з 50 до 72%. При цьому доля фітофагів зменшується, хижаки та еврифаги зовсім зникають (Табл. 5).

Забруднення малими дозами важких металів (As, Cd, Cu, Cr, Ni, Pb, Zn) навколишнього середовища може мати мінімальний ефект для нематод, біологічної активності ґрунтів та росту рослин. Але із зростанням забруднення ріст рослин може припинитися, а присутня в екосистемі органічна речовина може розкладатися швидше ніж синтезуватися. Така тенденція змін може бути продемонстрована за допомогою аналізу співвідношення функціональних груп нематод.

Таблиця 5. Вплив металургійного виробництва на структуру угруповань нематод (за Porovici, Korthals, 1995)

Тип рослинності	Контроль	Забруднена зона
	<i>Calluna, Betula</i>	<i>Calluna, Agrostis</i>
Загальна щільність нематод у горизонті 0-10 см, екз./м ²	2520000	1970000
% фітофагів	30	17
% бактеріофагів	42	58
% фунгіфагів	26	24
Індекс зрілості	2,14-2,45	1,86-2,07

В Данії було проведено експеримент, в процесі виконання якого на протязі 10 років у ґрунт вносилися мідь (750 кг/га). Мідь значно знизила загальну щільність угруповань нематод, особливо при низьких показниках рН, де мідь знаходиться у більш рухомій формі. За умов забруднення було відзначено зниження числа фітофагів та відповідне підвищення чисельності бактеріо- та фунгіфагів. Мідь негативно впливає на різноманіття комплексів нематод та підвищує долю *r*-стратегів, внаслідок чого значення індексу зрілості угруповання знижується. При більших значеннях рН вплив на індекс зрілості угруповання більш чутливий, ніж на загальну чисельність нематод.

Хижі мононхіди як можливі біоіндикатори. Ці відносно великі нематоди з характерною барилоподібною ротовою порожниною викликають значний інтерес завдяки можливості використання їх як засобу біологічно-

го захисту рослин. Мононхіди завдяки своїм розмірам є звичайними у ґрунтах з відкритою текстурою, наприклад, лісова підстилка. Крім того, вони дуже чутливі до механічного впливу на ґрунт. Оранка ґрунтів призводить до значної загибелі мононхид. В лісовій підстилці розміри дорослих черв'яків *Clarkus papillatus* не тільки варіюють на протязі року, визначаючи сезону динаміку, але й відрізняються в залежності від типу ґрунтового гумусу, у якому тварина мешкає (Arpin et al., 1988).

Для того щоб оцінити чутливість мононхид до оранки було досліджено чотири пробні площі в Новій Зеландії (Yeates, Bongers, 1999). Таким чином було встановлено, що у двох ґрунтах щільність мононхид була досить високою (11600-34200 екз./м²), а в двох інших відбувалося значне зниження щільності черв'яків (300-2500 екз./м²). Різний характер реакції на оранку було відзначено і для дощових черв'яків, що мешкають на поверхні ґрунту. Дощові черв'яки залишаються на досить високому рівні чисельності (117-228 екз./м²) в тих ґрунтах, де відбувається зниження щільності мононхид, і навпаки, при збільшенні щільності нематод щільність олігохет зменшується. Визначено, що ґрунти, в яких чисельність дощових черв'яків залишається високою при культивації, мають значну стабільність ґрунтових агрегатів. Той факт, що мононхидні нематоди збільшують свою чисельність у тих ґрунтах, де чисельність любрицид знижується, служить прикладом близьких взаємовідносин між ґрунтовими організмами та труднощів у використанні окремих популяцій або функціональних груп як індикаторів якості ґрунту.

Орибати́дні кліщі

Орибати́дні кліщі належать до підряду Oribatida, або Cryptostigmata. Їх можна зустріти у різних ґрунтах, на поверхні лісової підстилки, на траві, кущах та стовбурах дерев, у водному середовищі. Орибати́ди є однією з домінуючих у кількісному відношенні груп тварин в органічному горизонті багатьох ґрунтів, де їх чисельність може сягати кількох сот тисяч на квадратний метр поверхні ґрунту. Існує понад 7000 описаних видів орибати́д, що належать майже до 1000 родів та 150 родин. При цьому необхідно відзначити, що фауна орибати́д більшості тропічних біоценозів та південної півкулі майже не відома.

У життєвому циклі орибати́д є шість постембріональних стадій: неактивна передлярва, активна лярва, протонімфа, дейтонімфа, тритонімфа та доросла стадія. Всі активні стадії живляться. Трофічні режими, які переважають на різних стадіях розвитку можуть відрізнятися один від іншого. Дорослі особини кліщів живуть відносно тривалий час, на протязі всього дорослого періоду життя відкладають яйця, і лише в окремих випадках яйцекладки можуть бути одноразовими. Час від відкладення яєць до статевого дозрівання кліщів варіює від кількох місяців до двох років. Загалом, порівняно з іншими ґрунтовими тваринами відповідного розмірного класу орибати́дні кліщі мають низький метаболічний рівень, низьку плодовитість,

повільно розвиваються та являють собою приклад *K*-стратегів. Відсутні підстави, які б дозволяли розглядати ці особливості як адаптивні, скоріше вони віддзеркалюють еволюційні обмеження, вірогідно пов'язані з фізіологією травлення цих кліщів (Norton, 1994).

ЖИВЛЕННЯ

Орибатиди активно залучені до процесів розкладу органічних речовин, їх міграції та ґрунтоутверення. Ці кліщі впливають на розкладання органічних решток та утворення структури ґрунтів завдяки подрібненню органічної речовини. Їх фекалії забезпечують велику площу поверхні для активізації мікробіальних процесів. Вони є найбільш важливою групою арахнід з точки зору прямого та непрямого впливу на формування та підтримання структури ґрунтів. Орибатиди разносять бактерії та гриби на поверхні свого тіла, а також внаслідок живлення спорами та їх пасажу крізь травну систему. Багато видів накопичують кальцій та інші мінерали в своїй товстій кутикулі. Таким чином, тіло орибатиди може розглядатися як своєрідний важливий накопичувач корисних поживних речовин, особливо в умовах їх дефіциту.

Більшість панцирних кліщів у самому широкому розумінні є сапрофагами. Для правильного уявлення ролі орибатид у процесах передачі енергії, що відбуваються в біогеоценозах, необхідно детальне вивчення їхнього живлення. Методичні підходи до вирішення цього завдання можуть бути різними: вивчення передбачуваних об'єктів живлення в природних умовах на підставі характерних ушкоджень рослинного матеріалу; вивчення будови ротового апарату панцирних кліщів; лабораторне вивчення трофічної вибірковості і т.п. Найбільш точними, хоч і досить складними, є аналіз вмісту травного тракту, ідентифікація часток їжі та вивчення наявних у кліщів наборів ферментів. Останній метод дозволяє установити потенційні можливості розщеплення різних органічних сполук, а отже, зробити припущення про можливий вид корму.

Дж. Воллворк, який вивчив їжу 21 виду орибатид у змішаних лісах Мічигану (США), виділив три групи за характером живлення: 1). Неспецифічні у відношенні трофіки "всеїдні" форми (*Achipteria coleoptrata*, *Fuscozetes fuscipes*, *Scheloribates pallidulus*, *Oppia neeriandica*), які поїдали гіфи грибів, епідерміс листя, лишайники, молоді живі рослинні тканини мохів, рослинний опад, фекалії дрібних ґрунтових тварин, іноді трупи дрібних тварин, водорості, м'які тканини плодів, спори грибів і т.д. За характером живлення до них близькі *Phthiracarus borealis*, які споживали деревину, епідерміс та паренхіму опалого листя, при цьому, на відміну від усіх інших видів, вони споживали навіть свіжий, немацерований березовий опад. *Mesoplophora pulchra*, *Steganacarus diaphanum* — ксилофаги, але вони споживають дрібні поверхневі напіврозкладені шматочки деревини розміром не більш 0,01 мм, а також спори грибів і ін. 2). Види з вибірковою харчуванням. Сюди відносяться *Heterodamaeus* sp., який живився тільки дрібними гумусовими частками (рослинний опад на останніх стадіях розкла-

дання), та численні види-ксилофаги. Деревиною живилися *Notophora magna*, *Pseudotritia* sp., *Cerpheus latus*, *Hermannia* sp., які робили ходи в мертвому рослинному матеріалі (гілочки, шматочки дерева, хвоїнки і т.ін.). 3). Копрофаги, що живуть разом із ксилофагами і живляться фекаліями останніх (*Schelorbates laevigatus*).

Ці дані говорять лише про живлення орибатид під час експериментів і в умовах Мічигану; у багатьох з них в інших умовах живлення помітно відрізнялося. Шустер (Schuster, 1956) на підставі особливостей живлення розділив всіх орибатид на 4 групи: ті, що живляться вищими рослинами (макрофітофаги), що харчуються грибами і водоростями (мікрофітофаги), некрофаги і неспеціалізовані форми. Мається на увазі основна їжа, тому що облігатної приуроченості орибатид до визначених трофічних об'єктів не спостерігається.

У серії робіт Хартенштейна (Hartenstein, 1962) описано результати експериментальних досліджень живлення та розвитку орибатид. Він установив, що деякі види живляться напіврозкладеними деревними залишками, інші — гіфами грибів, треті мають змішане живлення. Видів, що живляться тканинами живих рослин чи трупами дрібних членистоногих, він не знайшов. Великий інтерес представляє уперше виявлене їм облігатне живлення деяких видів орибатид певними видами грибів. Облігатне харчування орибатид одним видом грибів навряд чи має місце в природі. Ймовірно, що вибір корму в досліджених експериментально видів був обмежений.

Пізніше огляд досліджень за живленням орибатид за період 1938-1964 р. зробив Райський (Rajski, 1966 a,b). Він визначив склад кормів приблизно для 130 видів, з яких 37 — макрофітофаги, 65 — мікрофітофаги і 28 — неспеціалізовані форми. Некро- і копрофагія не характерні для групи. Панцирні кліщі сприймають їжу, що почала розкладатися під впливом мікроорганізмів.

Було виконано серію досліджень у різних країнах по визначенню травних ферментів у шлунках орибатид. В одній з праць (Urbasek, Stary, 1994) визначено травні ферменти в кліщів *Steganacarus striculus* (макрофітофаги), *Euzetes globulus*, *Achipteria coleoptrata*, *Galumna eliminata* (панфітофаги), *Damaeus onustus* (мікрофітофаги). В результаті було виявлено наступні ензими: амілаза, ксиланаза, ламінариназа, лихеназа, целлюлазний комплекс, пектиназа, мальтаза, целлобіаза. Розходження в наборі ензимів в окремих видів орибатид були незначними. Оскільки активність ензимів визначали в гомогенатах усього тіла кліщів, неможливо визначити, чи властиві ензими кишкового тракту самого кліща, чи мікроорганізмам, що містяться в ньому .

Орибатидних кліщів було поділено на трофічні групи на підставі їх карбогідразної активності (Siepel, de Ruiten-Dijkman, 1993). Травоїдні демонструють тільки целюлазну активність і можуть житися тільки клітинною стінкою та вмістом клітин зелених рослин (як живих, так і мертвих) та водоростей. Грибоїдні з гризучим ротовим апаратом відрізняються активністю хітінази та трегалози і можуть перетравлювати клітинну стінку

та вміст грибів. Грибоїдні з сисним ротовим апаратом мають тільки трегалозну активність і можуть перетравлювати тільки вміст живих грибів. Гербо-фунгіфаги спроможні перетравлювати як зелені рослини так і гриби. Вони можуть використовувати як целюлозу зелених рослин так і трегалозу грибів. Всеїдні демонструють активність целюлази та хітинази, тому вони в змозі житися компонентами рослин, грибів та артропод. Види орибатид з дефіцитом карбогідразної активності ймовірно належать або до хижаків, або до некрофагів та (або) бактеріофагів.

Культивування орибатид в лабораторних умовах може надати досить повну картину про їхні трофічні потреби та преферендум. Фунгіфаг *Tyrophagus similis* розвивається з однаковою швидкістю як на грибній дієті, так і при живленні нематодами (Siepel, de Ruiten-Dijkman, 1993). У кліща *Pilogalumna tenuiclaves* підґрунтям гербо-фунгіальної дієти є висока карбогідразна активність, але у представника того ж самого роду (*P. cozadensis*) додавання нематод до раціону у двічі збільшує кількість відкладених орибатидами яєць (Walter, 1987).

Багато травних ферментів, в тому числі і карбогідраза та целюлаза, продукуються різноманітною та дуже активною мікрофлорою травного тракту. Ця мікрофлора є похідною від навколишнього середовища, а не спеціалізованою облігатною флорою (Norton, 1994).

Докладне дослідження з трофіки орибатид грибами виконав Фарахат (Farahat, 1966), який знайшов, що, хоч багато видів орибатид охоче поїдають грибні гіфи чи спори (*Oppia nitens*, *O. neeriandica*, *O. subpectinata*, *Hypochthonius rufulus*), деякі види з тих же родів (*Oppia splendens*, *O. omata*) не використовували грибку їжу, так само як і *Rhysotritia ardua*, *Tropacarus pulcherrimus*. Останні відомі як ксилофаги, хоч мабуть, не завжди живляться тільки деревиною. Так, виявлено (Fuhrer, 1961), що *Pseudotritia ardua*, який зустрічається на дерев'янистих коренях полиню, приваблюється до коренів виділеннями одного певного виду бактерій. Таким чином, поїдаючи гниючі під впливом бактеріального розкладання рослинні тканини, панцирні кліщі можуть бути в дійсності не ксилофагами, а бактеріофагами.

У кишечниках орибатид виявляються самі різні мікроорганізми, у відношенні яких дотепер невідомо, чи є вони їжею кліщів чи їх симбіонтами (Hartenstein, 1962a,b), хоч відзначено, що *Protoribates lophotrichus* не перетравлює багатьох бактерій. Кунст (Kunst, 1971) звернув увагу на те, що багато видів роду *Oribatella* і усі без винятку види роду *Ophidiotrichus* живляться винятково конідіями грибів.

За спостереженнями Шерифа (Schreef, 1971), багато видів орибатид з різних родин успішно ростуть і розмножуються на чисто грибній дієті, хоч інтенсивність харчування і розмноження неоднакова при використанні культур різних видів грибів: спори більшості грибів при цьому не перетравлювалися кліщами. За даними Шерифа, орибатиди надродина *Belboidea* споживають за добу в середньому 1 мг грибів на 1 особину. Якщо врахувати, що в лісових ґрунтах міститься 50-320 г/м² грибного міцелію (а в сере-

дньому близько 180 г/м^2), то при чисельності орибатид порядку 50 тис. екз. на 1 м^2 ці тварини можуть спожити за добу близько 28% грибної біомаси.

Той безсумнівний факт, що багато видів орибатид у лабораторії успішно живуть на грибній дієті, не може бути доказом чисто чи по перевазі грибного характеру живлення цих видів. Тільки спостереження в конкретній природній обстановці можуть дати вирішальні факти для подібних висновків. Так, у відношенні виду *Hypochthonius rufulus* спочатку були висловлені категоричні судження про його харчування тільки гіфами грибів, але потім було встановлено, що цей кліщ споживає й іншу їжу. За новими даними (Pande, Berthet, 1973) він споживає майже винятково напіврозкладені рослинні рештки, а не грибні гіфи. Відзначено, що в природі він поїдає і трупи ногохвісток.

Найбільший інтерес у ґрунтових зоологів завжди викликали орибатиди, що можуть переробляти деревину чи лісову підстилку, тому що в деяких районах саме ця група тварин є ведучим чинником розкладання органічних речовин (особливо в хвойних лісах). Першою на це звернула увагу А.П. Джекот, яка виявила, що кліщі групи *Pthustima* переробляють соснову хвою, живлячись нею зсередини. Було також відзначено (Nef, 1957), що ці кліщі не тільки утилізують частину хвойного опаду, але і роздрібнюють, збільшуючи його поверхню в 10 000 разів. Живлення орибатид різними рослинними тканинами встановлено вже близько 100 років тому. Майкл (Michael, 1884), що вперше розробив методику лабораторної культивування панцирних кліщів, відзначав, що німфи роду *Minunthozetes* прогризають ходи в стеблах трави і що в багатьох рисах екологія дорослої і передімагінальних стадій різна.

Цікаво, що в Уругваї кліщі роду *Orthogalumna* живуть і проходять усі стадії розвитку в листах водяного гіацинта, у товщі яких вони вигризають ходи і галереї, очевидно живлячись паренхімою листа. При вивченні орибатид *Phthiracarus* sp., *Microtritia minima*, *Rhysotritia duplicata* у підстилці соснового лісу було виявлено, що всі ці види — ксилофаги, які відіграють важливу роль у руйнуванні рослинного опаду, особливо хвої, що узгоджується з раніше отриманими даними. Було відзначено, що частково розкладеними хвоїнками можуть живитися *Nanhermannia nana*, *Nothrus silvestris*, *Platynothms peltifer*. Докладно було вивчено і живлення *Phthiracarus Piger*, що виявився ксилофагом, причому в природі протягом декількох місяців він живився на одному й тому ж місці. Відомо також, що деякі види родини *Sarabodidae* є ксилофагами на німфальних стадіях розвитку. На розходження в характері живлення дорослих і передімагінальних стадій орибатид звертали увагу багато акарологів. Було відзначено, що кількість їжі, яка переробляється, на частку статевонезрілих орибатид у біогеоценозах припадає важлива роль, тому що вони споживають більше їжі на одиницю маси (що особливо характерно для тритонімф). Статевонезрілі стадії витрачають енергію не тільки на підтримку життєдіяльності тіла, але також на ріст і заощадження резервних матеріалів на період линянь (коли вони не живляться). Якщо врахувати, що біомаса статевонезрілих стадій може досягати 70%

загальної біомаси угруповань орибатид, а тварини на цих стадіях розвитку не мають важкого панцира, тобто їхня "активна біомаса" відносно більша, ніж у дорослих, важлива роль цих стадій у переробці трофічних матеріалів стане особливо очевидною.

У хвойних лісах далеко не всі види ґрунтових тварин здатні переробляти рослинний опад (хвою і гілки), що надходить на поверхню ґрунту. Саме в таких лісах роль орибатид винятково велика, оскільки якісні зміни опаду, викликані діяльністю панцирних кліщів, не можуть бути виконані іншими групами тварин. Хоч кількісно орибатиди тут споживають не більш 5% енергії, що надходить з рослинним опадом, виключення орибатид з біоценозу (шляхом радіоактивного забруднення середовища, обробки місцевості пестицидами і т.д.) може різко сповільнити процес переробки рослинного опаду, а отже, і інтенсивність кругообігу речовин. Багато видів панцирних кліщів живляться ґрунтовими водоростями, але кількісних даних про роль орибатид у переробці водоростей поки що немає.

Значно менше відомо про живлення орибатид тваринами. Є спостереження, що *Hypochthonius rufulus* поїдав ногохвісток, а кліщі з роду *Pergalumna* на всіх стадіях розвитку, крім личинки, жилися не тільки рослинними матеріалами, але і фітопатогенними нематодами. В експериментах ці ж види орибатид поїдали і вільноживучих нематод. Однак самим вагомим доказом постійного живлення орибатид тваринною їжею є їхня участь у поширенні гельмінтозів, що пов'язане з живленням кліщів яйцями гельмінтів. Зареєстровано десятки видів орибатид, що поїдають яйця гельмінтів. До них належать великі чи середні за розмірами кліщі, які заковтують яйця гельмінтів, не ушкоджуючи їх, чи, у всякому разі, не ушкоджуючи ембріон гельмінта, розміщений в онкосфері діаметром 20-30 мкм. Висловлено обґрунтовані припущення про те, що й інші, у тому числі дрібні за розмірами, орибатиди здатні поїдати яйця гельмінтів, але при цьому вони не здатні ковтати яйця і попередньо розгризають їх, знищуючи зародок гельмінта. Є всі підстави думати, що орибатиди поїдають також яйця ґрунтових нематод та інших груп дрібних ґрунтових тварин, можливо і яйця самих орибатид. Живлення тваринною їжею якоюсь мірою необхідне якщо не усім, то більшості орибатид. Так, наприклад, *Achipteria holomonensis* гине при відкладенні яєць, якщо в її їжі відсутній метіонін. Для ряду видів (*Hypochthonius rufulus*, *Fuscozetes fuscipes*, *Hemileius initialis*) відомі випадки некрофагії. Деякі види родів *Orpia* і *Galumna* живляться екскрементами дрібних безхребетних.

Більшість орибатид не мають вузької трофічної спеціалізації, а деяка прихильність до певного типу живлення відноситься, як правило, тільки до окремих стадій розвитку. М. Лакстэн (Luxton, 1972), спираючись на праці ряду авторів, поділив панцирних кліщів за типами харчування на 3 групи: макрофітофаги, мікрофітофаги і панфітофаги.

Темпи споживання їжі можуть мінятися в процесі індивідуального розвитку, приймаючи максимальні значення в тритонімф. Необхідно враховувати, що перед линянням передімагинальні стадії якийсь час взагалі не

живляться. Існують спостереження, що стосуються деякого зниження темпів трофічної активності зі збільшенням віку дорослих кліщів. Споживання їжі може значно змінюватися залежно від сезону, знижуючись узимку до 25% від літнього рівня. У буковому лісі Данії максимум споживання відзначений у більшості видів у літньо-осінні місяці. Деякі види мають два піки споживання: влітку і восени. Можливо, це обумовлено ендогенними ритмами, а не тільки впливом температури. В експериментах показано, що рівень споживання з підвищенням температури середовища збільшується. Коефіцієнт Q_{10} , що показує зміну темпів споживання при зміні температури, складає, за даними різних авторів, від 2,3 до 7,8 для різних видів. Слід зазначити, що всі ці дані засновані на лабораторних вимірах в умовах постійних температур і питання про їхнє застосування до інтерпретації польових спостережень (з постійно мінливими температурними умовами) залишається відкритим. Крім того, у природних умовах широкий спектр потенційних кормових ресурсів може впливати на зміну темпів їх споживання. Дійсно, навіть в експериментах, де кліщам пропонувалася їжа трьох видів, темпи її споживання в *Steganacanis magnus* були різні (Berthet, 1964).

Спожита їжа зберігається в травному тракті орибатид від 8 годин до кількох днів. За цей час деяка її частина засвоюється, а залишок виділяється у виді екскрементів. За даними Томаса, угруповання панцирних кліщів змішаного лісу у Великобританії повертає щорічно 2741-3466 мг/м² сухої речовини екскрементів (12,22-64,39 КДж/м²). Темпи дефекації сильно залежать від виду їжі і від температури.

Як і споживання, асиміляцію зручно оцінювати через її швидкість, чи ефективність, тобто відношення асимільованої їжі до спожитої. Незважаючи на те, що різні за спеціалізацією живлення види орибатид споживають субстрати різної поживності, ефективність асиміляції в макро- і мікрофітофагів значимо не розрізняється.

Частина асимільованої енергії живлення витрачається на ріст тіла, запасується в його тканинах і розглядається як оцінка продуктивності, а інша частина витрачається на процеси обміну і може бути оцінена через енергетичні витрати на дихання. Величини витрат на продукцію (P) і респірацію (R) у більшості тварин приблизно рівні. У різних стадій розвитку і різних видів панцирних кліщів відношення P/R знаходиться в діапазоні від 0,4 до 1,8. М. Лакстен (Luxton, 1981) висунув гіпотезу, відповідно до якої види з відношенням $P/R < 1$ є корінними мешканцями даного біогеоценозу; види, у яких P приблизно дорівнює R , являють собою першу хвилю вселенців у дане місцеперебування; а популяції видів, у яких $P/R > 1$, змушені запасати енергію в тканинах тіла. Зв'язок між продукцією і витратами дихання може бути виражений, по Лакстену, рівнянням:

$$\log P = 1,1392 \log R - 0,3488,$$

де P та R виміряються в джоулях на квадратний метр.

Показник ефективності продукції біомаси (P/B , де B — біомаса) у дорослих орибатид різних видів складає 1,6-7,5, а з урахуванням усіх стадій

розвитку — 0,4—22,0. У той час як в інших групах ґрунтових тварин — 0,3-7,8. Види орибатид, у яких величина цього індексу перевищує 2,5, використовують *K*—стратегію популяційної динаміки. Види з відношенням $P/B < 2,5$ користаються *r*—стратегією. Види першої групи мають велику масу і розміри тіла, відкладають більше яєць, ніж види другої групи, і тривалість їхнього життєвого циклу довшя (Luxton, 1981). Види, у яких величини продукції і біомаси приблизно рівні, завершують цикл протягом року. Однак у природних умовах таких видів поки знайти не вдалося.

Ефективність зросту визначена як відношення енергії, що витрачається на зріст тканин, до асимільованої (P/A), у панцирних кліщів (як і в більшості ґрунтових детритофагів) досить велика і складає в різних видів і стадій розвитку 25-65%. Низька ефективність росту характерна для дрібних короткоживучих видів. Більшість макрофітофагів характеризується високою ефективністю метаболізму.

Ефективність метаболізму як відношення енергії, що розсіюється, до асимільованої — (R/A) складає в панцирних кліщів 35-75%, а за даними різних авторів, для угруповань орибатид у цілому - 47-95%.

Як фізіологічний процес дихання залежить від маси тіла, температури і частки живих тканин, яку можна визначити знаючи масу тіла, його зольність і вміст води в тілі. Експериментально знайдено залежності, що дозволяють оцінити інтенсивність дихання через калорійність і зольність кліща, вміст води в його тілі, але для практичних цілей найбільш зручні залежності, обумовлені через температуру і суху масу. Коефіцієнт Q_{10} , що визначає ступінь зміни інтенсивності дихання при зміні температури, складає для орибатид від 2 до 5-6.

У цілому величина енергії метаболізму, що розсіюється панцирними кліщами, складає в різних природних угрупованнях, за даними різних авторів, від 2,87 до 90,3 КДж/м².

Узагальнюючи роботи багатьох авторів, А. Райський (Rajski, 1966a) зробив ряд висновків.

1. Орибатиди, як правило, не споживають свіжого корму, він стає доступним для їхнього живлення тільки на певному етапі мікробіального розкладання.
2. При пошуках корму орибатиди керуються смаковими відчуттями, у чому їм допомагають педипальпи і перша пара ніг. Смак корму, імовірно, визначається мікрофлорою, яка його населяє.
3. Деякі види орибатид, наприклад *Orpiella nova*, живляться безупинно протягом усього життя, а дорослі особини *Scheloribates laevigatus*, *Ceratozetes cisalpinus* і ін. живляться з 2—3-тижневими перервами.
4. Панцирні кліщі звичайно не захоплюють мінеральні частки ґрунту, як деякі ґрунтові безхребетні.
5. Макро-, мікро- і панфітофаги мають розходження в будові хеліцер, що зокрема виявляється в різній довжині рухливого і нерухомого пальців.

Таким чином, орибатиди, живлячись не тільки рослинними, але й тваринами тканинами, можуть помітним чином впливати на життя біогеоценозу. Орибатиди — одна з найважливіших груп в економіці природи. У сприятливих умовах температури і вологості в лісах (особливо хвойних) відносна роль орибатид може настільки зростати, що вони виходять на 2-3 місце за біомасою чи енергією метаболізму серед усіх наземних мешканців.

ВПЛИВ АБІОТИЧНИХ ФАКТОРІВ СЕРЕДОВИЩА

Панцирні кліщі в цілому є дуже вологолюбною групою, чисельність якої досягає високих значень в умовах достатнього зволоження. Багаторазово підтверджуються дані про те, що після дощів, коли повітря насичене водяними парами, панцирні кліщі піднімаються на трав'янисту рослинність, а в деяких випадках — навіть на дерева, досягаючи верхівок. У сонячну погоду кліщі залишають верхні горизонти підстилки і переміщуються в її нижні шари й у ґрунт.

При вивченні *Numerobates rostromellatus*, *Platynothrus peltifer* і *Tectocepheus velatus* не виявлено значних розходжень у посухостійкості, незважаючи на значні варіації в морфології цих видів (Jalil, 1972). Відзначено тенденцію до зростання посухостійкості в міру зміцнення покривів у процесі розвитку кліщів, а також розходження в стійкості до висихання в популяціях одного виду з різних помешкань. Аналогічні спостереження з використанням мікрокамер були проведені Меджем (Madge, 1964 a,b), який експериментально установив умови оптимальні зволоження деяких видів орибатид, і розділив вивчені види на ксерофілів, мезофілів і гігрофілів. Також в експерименті встановлено, що *Phthiracarus pulcherrimus* і *Ph. globozus* є дуже стійкими до низької відносної вологості повітря, витримуючи до 90 годин при 10°C в абсолютно сухому повітрі, тоді як види родів *Hoploderma* і *Oribotritia* у цих умовах виживали тільки протягом 12 годин (Riha, 1951). Висока стійкість до сухої атмосфери відзначена також для *Steganacarus magnus* (до 55% відносної вологості), а *Phthiracarus piger* і *Physotritia ardua* залишаються активними тільки при 90-100%-ній вологості і швидко впадають у заціпеніння при її зниженні (Hayes, 1963).

У результаті праць багатьох авторів встановлено, що орибатиди віддають перевагу вологій атмосфері, а перебування в сухому повітрі переносять тільки деякі види, що мають міцні покриви з епікутикулою на поверхні (Семенова, 1963; Тарба, 1974).

Існує ряд спостережень по вивченню впливу затоплення заплавної біоценозів на панцирних кліщів, що їх населяють. Установлено, що орибатиди можуть переносити тривале перебування у воді, причому його тривалість зростає при зниженій температурі (Крамной, 1974; Москачева, 1960а, б; Шалдыбина, 1956). При проведенні досліджень у заплаві р. Волги в Астрахані відзначене зниження чисельності орибатид після паводкового затоп-

лення, викликаного, головним чином, змивом кліщів разом з підстилкою і загибеллю в результаті поверхневого замулення ґрунту.

Панцирні кліщі віддають перевагу невисокій температурі навколишнього середовища. У досліджах установлено, що *Velba geniculosa* з Європи концентрувалася на ділянках з температурою 12—16°C (Madge, 1964 a, b), види зі США надавали перевагу температурі 16—20°, тоді як види з Західної Африки — 24—30°C (Wallwork, 1960). На думку Воллворка, температура середовища може впливати на формування та динаміку комплексів орибатид.

Проведені в польових умовах Московської області Д.О. Криволуцьким (1980) дослідження показали, що після сильних морозів (від -24 до -35°C), що наступили в майже безсніжний період після порівняно теплої погоди, щільність домінуючих за чисельністю видів різко зменшилася. Відзначено, що витримування проб на морозі навіть протягом декількох годин приводило до майже повної загибелі орибатид, при цьому виживали тільки поодинокі особини підстилкових видів.

Аналогічні результати отримані в Сибіру на півночі Євенкії при вивченні населення орибатид у зоні вічної мерзлоти. Фауна орибатид багатша за кількістю видів і чисельніша там, де сильніше відтають ґрунти влітку (Пузаченко, Криволуцький, 1969).

У різних типах ялинників поширення більш теплолюбних неморальних видів пов'язане з характером зимового промерзання ґрунту. Вони більш поширені в біотопах, промерзання ґрунту в яких короткочасне і мінімальне за часом (Криволуцький, 1970).

Експериментальне вивчення стійкості до температури трьох видів орибатид провели Вудринг і Кук (Woodring, Cook, 1962 a,b). Вони установили, що орибатиди активно рухаються при зниженні температури до +5°C, при цьому *Orpia neerlandica* відкладає нормальну кількість яєць, *S. cisalpinus* — явно зменшену, а *Sch. laevigatus* взагалі не відкладає яєць. Виділення сперматофорів відбувається і при +3°C, а рух і живлення у вивчених видів — аж до +2 — -3°C. Що ж стосується стійкості до високих температур, то самці і самки *Ceratozetes cisalpinus* зберігають життєздатність при +35°C. При цій температурі самці здатні до відкладення сперматофорів, однак самки не відкладають яєць. Нормальна яйцекладка спостерігалася при +25°C. Експерименти показали, що при температурі +35°C через 1-2 години відбувається теплова стерилізація сперми, що знаходиться в сперматофорах. Однак у природі така температура впливає на кліщів не часто, а самі кліщі можуть знайти придатні сховища. Приклад може представити Середня Азія, де кліщі (*S. cisalpinus*) живуть у ялівцевих і горіхових лісах передгір'їв Копет-Дагу, коли в літній період температура на поверхні ґрунту може досягати +35°C. Дуже багато видів орибатид населяють поверхневі шари ґрунту в Каракумах, де влітку температура може підніматися до +64°C. В умовах африканських пустель ґрунт може прогріватися і до більш високих значень.

Таким чином, високі температури в природі цілком можуть бути чинником, що впливає якщо не на скорочення чисельності, то на придушення розмноження орибатид. За даними Вудринга і Кука (Woodring, Cook, 1962 a,b), відкладені яйця при низькій температурі (+4°C) у *S. cisalpinus* зберігали життєздатність протягом кількох тижнів, а в *Sch. laevigatus* — протягом одного тижня. Негативні температури приводили до загибелі яєць усіх трьох видів. Проби для дослідження відбирали на лузі під льодом ковзанки, що існувала усю зиму. Для дорослих особин *Sch. laevigatus* низькі температури і шар льоду на поверхні не були згубними, але передімагінальних стадій виявлено не було. Є відомості що в Середній Європі більшість видів панцирних кліщів проводять зиму на стадії імаго (Riha, 1951). Інші результати отримані в Гренландії, де встановлено, що усі види орибатид зимують на стадії тритонімф (Нааріов, 1942).

Проведені в природі спостереження дають можливість зробити висновки про те, що найбільш морозотривкими є види, що живуть у підстилці і на поверхні ґрунту. Імовірно все, що у форм, не здатних уникати впливу низьких температур шляхом міграції в нижні шари ґрунту, виробилися особливі фізіологічні особливості, що дозволяють переносити сильне тривале охолодження.

На відміну від інших кліщів у орибатид ніколи не буває справжніх очей. У передній частині протеросоми (*Hypochthoniella minutissima*) чи гістеросоми (*Scutovertex*, *Passalotes*, *Diapterobates* і ін.) іноді є світлі ділянки кутикули, що нерідко сприймалися за світлочутливі органи. У той же час встановлено, що орибатиди реагують на світло (Riha, 1951), а *Zetorchestes micronychus* стрибають убік при спробі наблизитися до них ближче ніж на 30—40 см. Найбільш глибоке дослідження фототаксичних реакцій орибатид проведене Вудрингом (Woodring, 1966), який установив в експериментальних дослідженнях негативний фототаксис до білого та зеленого світла при зростанні його інтенсивності в імаго *Scheloribates parabilis*. При висвітленні синім світлом негативний фототаксис знижується в міру зростання інтенсивності висвітлення, до червоної частини спектра цей вид проявляє позитивний фототаксис. Личинки і німфи *Sch. parabilis* не реагували на зміну освітлення за кольором та інтенсивністю.

Експериментальне дослідження стійкості орибатид до дефіциту вологості повітря. Досліди проводили в гігростаті, що містить насичений розчин хлористого цинку ($ZnCl_2$), над поверхнею якого створювалася 10%-на відносна вологість повітря (табл. 6). Спочатку орибатид поміщали в скляні бюкси, затягнуті мірошницьким газом, а потім у гігростат. Через визначені проміжки часу бюкси з кліщами витягали з гігростата і визначали відсоток загиблих кліщів (Тарба, 1977).

За ступенем стійкості до висушення усі досліджені види можна поділити на три групи: 1) види зі слабкою стійкістю до дефіциту вологості. Значний відсоток загиблих відзначений при 24-годинній експозиції; 2) види із середньою сухостійкістю. Значний відсоток загиблих особин наставав при експозиції від 48 до 72 годин; 3) види з високою стійкістю до дефіциту

вологості. Значний відсоток загиблих спостерігається лише при експозиції в 96 годин і більше.

При значному дефіциті вологості повітря загибель орибатид відбувається через надмірну утрату води організмом, а остання знаходиться в залежності від структури покривів тіла. Більшість видів з низькою сухостійкістю мають тонкі, слабо склеротизовані покриви; із середньою сухостійкістю — середньосклеротизовані покриви з темним забарвленням. Види з високою сухостійкістю відрізняються потужними, сильно склеротизованими і сильно пігментованими покривами.

АДАПТИВНІ ТИПИ

Для екологічних досліджень дуже зручно використовувати аналіз спектрів життєвих форм і їхніх більш дрібних підрозділів — адаптивних (морфо-екологічних) типів.

Усього можна виділити шість життєвих форм орибатид: мешканці поверхні ґрунту, мешканці дрібних ґрунтових шпар, глибокоґрунтові, мешканці товщі підстилки, неспеціалізовані форми, гідробіонти. На відміну від систем, запропонованих іншими дослідниками, у цій системі виділяється група дрібних орибатид — мешканців природних шпар ґрунту, що є досить зручним для аналізу населення орибатид у більшості природних зон, а також для вивчення темпів формоутворення орибатид (Криволицкий, 1968у, 1971).

Мешканці поверхні ґрунту. Група мешканців поверхні субстрату (що живуть на поверхні ґрунту, у підстилці, мохах, що піднімаються на рослини) включає представників галюмноподібного, дамеоподібного, карабодоподібного і зеторхестоподібного морфо-екологічних типів, що розрізняються, в першу чергу, способами захисту від ворогів та присутністю більш-менш подібних утворень для захисту від несприятливого впливу клімату (Рис. 4). Загальними морфологічними рисами є довгі, широко розставлені ноги з роздутими члениками, округла форма тіла, відсутність пристосувань для самостійного прокладання ходів і т.ін.

До *галюмноподібного* типу віднесено крупних округлих орибатид з гладкими, сильно склеротизованими і пігментованими покривами, добре розвинутими птероморфами чи іншими захисними утвореннями, представники птероморфних орибатид з родів *Ceratozetes*, *Eupelops*, *Trichoribates*, *Euretes*, *Galumna*, *Gustavia* і ін., а також крупних, сильно пігментованих представників родин *Liacaridae*, *Phthiracaridae* і ін. У більшості кліщів цього типу ноги тонкі з відносно довгими хетами, що перевищують по довжині окремі членики ніг у кілька разів. Ноги можуть ховатися в особливі порожнини тіла: у *Ptyctima* - між протеросоюю і гістеросоюю, що прикривається під час небезпеки асписом; у птероморфних форм — у поглиблення під птероморфами; у бесптероморфних, що входять у цю групу, наприклад у *Liacarus* (деякі види), маються плечові виступи гістеросоми, у *Microzetidae* ноги можуть убиратися під ламелли.

Округла форма тіла, гладкі покриви, наявність утворень, що захищають ноги, служать у представників цього типу не тільки для захисту від висихання та інсоляції (хоч зменшення поверхні тіла у тих форм, що живуть відкрито, дуже важливе для скорочення випару), але і для захисту від хижаків.

Карабодоподібний морфо-екологічний тип включає орибатид бесптероморфних, з помітним звуженням між протеросою і гістеросою, відносно довгими ногами із сильно склеротизованими члениками. Покриви товсті, з додатковими потовщеннями у вигляді валиків, мереж, осередків, вузликів і т.п. До цього типу відносяться представники родів *Carabodes*, *Serpheus*, *Hermannella*, *Hermannia*, *Nanhermannia*, *Steganacarus* і ін. Захист від ворогів тут досягається шляхом потовщення покривів тіла і ніг, а не за рахунок утворення більш зручної для захисту форми тіла і специфічних захисних елементів, як у представників попереднього типу (рис 5).

Довгі, широко розставлені ноги, довгі хети, піраміди шкурки передмагінальних стадій, що маються в багатьох форм цієї групи, — ознаки винятково поверхневого існування. Вони перешкоджають проникненню їх в глиб ґрунту навіть порівняно по великих шпарах. До кліщів цього типу відносяться деякі представники родів *Damaeus*, *Neoliodes*, *Epidamaeus*, *Metabelba* і ін., а також види з роду *Ceratoppia*.

Мешканці дрібних ґрунтових шпар. Серед мешканців дрібних шпар ґрунту і підстилки (більших, ніж діаметр тіла кліщів) можна виділити два основних типи: опіоподібний і пункторибатоподібний. Перший деякою мірою подібний (за загальним виглядом, довжиною і розташуванням ніг) з представниками дамеоподібного типу, другий — з представниками галюмноподібного. Мешканці поверхні ґрунту і підстилки і мешканці дрібних ґрунтових шпар характеризуються багатьма подібними рисами морфології, оскільки, як уже було встановлено М.С. Гіляровим (Гіляров, 1949), пересування тварин по шпарах більших за розміри їх тіла не вимагає формування спеціальних пристосувань.

Опіоподібний тип — це орибатиди дрібних розмірів, слабо пігментовані, з різким звуженням між протеросою і гістеросою, відносно довгими ногами і довгими хетами ніг і нотогастра. Найбільш типовими представниками цього морфо-екологічного типу є види родів *Oppia*, *Suctobelba*, *Oribella*, *Eremella*, *Eremulus* і ін. У лісах Європи орибатиди цього типу складають близько половини всього населення панцирних кліщів, вони дуже різноманітні й у видовому відношенні. Тонкі покриви і дрібні розміри тіла і, як наслідок цього, слабка стійкість цих організмів до висихання пояснюють їх інтенсивні вертикальні міграції, причому малі розміри дозволяють кліщам безперешкодно переміщатися в підстилці і досить глибоко в ґрунті.

Пункторибатоподібний морфо-екологічний тип включає дрібних, сильно пігментованих і відносно сильно склеротизованих панцирних кліщів, що мають тіло округлої форми, птероморфи, ламелли і тому подібні захисні утворення. За розмірами ці кліщі приблизно відповідають предста-

вникам попереднього типу; вони також здійснюють інтенсивні вертикальні міграції, живуть у шпарах ґрунту і підстилці, можуть проникати досить глибоко в ґрунт, але морфологічно досить близькі до представників галюмоподібного типу, від яких відрізняються (крім екологічних відмінностей) меншими в кілька разів розмірами, більш слабким розвитком захисних утворень і більш тонкими покривами. До цього типу можна віднести дрібні округлі форми родів *Punctoribates*, *Microzetes*, *Arenozetes*, *Minunthozetes*, *Nellacarus* і ін.

Глибокоґрунтові орибатиди зустрічаються в аридних зонах, у тому числі в ґрунтах сухих степів, напівпустель, пустель і сухих субтропіків. Найчастіше вони живуть у кореневій зоні рослин - ризосфері. У Палеарктиці до цієї життєвої форми можна віднести тільки єдиний ломаніоподібний морфо-екологічний тип. *Ломаніоподібний* тип — це орибатиди середнього чи дрібного розміру, подовжені, з короткими хетами, товстими ногами, розташованими в передній частині тіла, із клиноподібною протеросою. Цих кліщів звичайно відносять до "еуедафону", хоча в різних природних зонах вони живуть на різній глибині, але всюди можуть проникати в ґрунт глибше, ніж представники інших морфо-екологічних типів. Сюди віднесені орибатиди з родів *Perlohmannia*, *Epilohmannia*, *Lohmannia*, *Rapillacarus* і ін., а також представники "вищих" орибатид, що характеризуються такими ж рисами морфології й екології, наприклад *Orpia minus*, види роду *Simkinia*.

Мешканці товщі підстилки. Ці кліщі, імовірно, здатні розширювати шпари ґрунту меншого діаметра, ніж їхнє тіло, особливо в пухких субстратах. Розглянута життєва форма складається з двох адаптивних типів: нотроподібного й ориботритоподібного.

До *нотроподібного* морфо-екологічного типу відносяться деякі кліщі з родів *Tothrus*, *Heminothrus*, *Camisia*, *Trhypochthonius* і подібні з ними за виглядом інші групи, що характеризуються клиноподібним тілом, відносно потужними ногами, товстими, притиснутими до поверхні тіла хетами, середніми чи великими розмірами. Для багатьох з них характерні довгі, спрямовані назад хети, на задньому верхньому краї розміщені гістеросоми, які сягають у *Nothrus palustris* половини довжини тіла. Ці кліщі живуть у порівняно пухкому субстраті, що складається з часток, які співпадають за розміром з їхнім тілом, а також у потужних підстилках. Вони розсовують досить великі частки і проникають глибше інших великих орибатид.

Ориботритоподібний морфо-екологічний тип поєднує панцирних кліщів з родів *Oribotritia*, *Microtritia* і близьких до них, що відрізняються сильно опуклою дорсальною поверхнею гістеросоми, суцільною з боків поверхнею тіла, розташуванням ніг біля переднього кінця тіла, наявністю в багатьох форм гострого виступу чи товстих (перпендикулярні поверхні) хет на задньо-нижнім краї гістеросоми.

Неспеціалізовані форми орибатид можна підрозділити на дві підгрупи: первинно неспеціалізовані примітивні панцирні кліщі і еврибіонтні форми вищих орибатид.

До першої підгрупи віднесено орибатид, які живуть переважно в нижніх горизонтах підстилки і верхніх шарах ґрунту, середнього розміру, з округлою гістеросоною, тонкими, слабо пігментованими покривами і тонкими ногами. Більшість кліщів цієї підгрупи — примітивні організми, що живуть у невеликих кількостях у вологих місцевостях (звичайно в нижніх шарах лісової підстилки). Існування у верхніх шарах ґрунту сприятливе через забезпеченість їжею, захищеність від інсоляції, наявність великої кількості великих шпар у ґрунті (найбільш структурними в непорушених обробкою ґрунтах є верхні шари), але несприятливе через наявність великої кількості хижаків як рослинного походження (хижі гриби, що нападають на кліщів з тонким покривом), так і тваринного (різноманітні хижі комахи і павукоподібні). Тут можна розрізняти палеакароподібний і гіпохтоноподібний морфо-екологічні типи.

До *палеакароподібного* типу віднесено представників Paleacaroidae, що не мають панцира, з великим набором хет (наскільки відомо, це вкрай стенобіонтні кліщі).

Імовірно, найважливішими морфо-екологічним пристосуваннями цієї групи є короткий період їхнього постембріонального розвитку (до того ж морфологічно різні послідовні стадії не сильно відрізняються одна від іншої) і здатність до партеногенезу.

До *гіпохтоноподібного* морфо-екологічного типу віднесено орибатид з тонкими, але сильніше склеротизованими і пігментованими, ніж у представників попереднього типу, покривами, часто з довгими хетами, округлою опуклою гістеросоною, відносно слабкими ногами. Ці кліщі живуть у більш різноманітних умовах і в незрівнянно більшій кількості, ніж представники попереднього типу, але все ж надають перевагу верхнім шарам ґрунту й вологій підстилці. До цього типу можна віднести представників родин Eulohmanniidae, Hypochthoniidae, Eniochthoniidae, Heterochthoniidae, Cosmochthoniidae, Brachychthoniidae, Pterochthoniidae і ін. Панцир у кліщів цього типу складається з окремих, нерідко з'єднаних між собою склеритів. У багатьох кліщів цього типу (наприклад, Heterochthonius) так само, як і в більшості представників попереднього типу, на дорсальній стороні тіла є товсті довгі хети, що виступають позаду тіла і з боків. У представників родин Pterochthoniidae і Atopochthoniidae, що відносяться до цього типу, ці хети широкі, листоподібні і прикривають усю спинну поверхню тіла. Такі хети мають у форм зі слабо склеротизованими покривами. Вони служать, імовірно, для захисту покривів від ушкоджень при просуванні в субстраті і для захисту від хижаків.

До підгрупи неспеціалізованих еврибіонтних орибатид можна віднести панцирних кліщів орибатулоподібного і тектоцефоподібного типів.

Кліщі *орибатулоподібного* типу — представники вищих орибатид — відрізняються середніми розмірами, середньосклеротизованими і середньопігментованими покривами, слабким розвитком птероморф, ламелл та інших виступаючих захисних утворень. Кліщі цього типу, до якого ми відносимо представників родів *Oribatula Hafenrefferia*, *Astegistes*, *Schelorbitates*,

Liebstadia, Protoribates і деяких дрібних, менш склеротизованих і пігментованих (ніж більшість представників цих родів) видів з родів Ceratozetes, Liacarus, Oribella і ін., є найбільш численними в біотопах (із трав'янистою рослинністю) тундри, а також степів і луків.

Представники *тектоцефоподібного* морфо-екологічного типу відрізняються незначними для орибатид розмірами, подовженим, середньосклеротизованим і середньопігментованим тілом, що часто має на поверхні нотогастра потовщені валики й інші утворення. Подовжене тіло цих орибатид і невеликі розміри дозволяють їм проникати досить глибоко в ґрунт, а порівняно міцні покриви — жити у верхніх шарах підстилки. Представники цього типу, до якого відносяться деякі види з родів Tectocephus, Passalozetes, Carabodes і ін., є найбільш еврибіонтними серед орибатид. Від представників попереднього типу такі кліщі відрізняються більш дрібними розмірами, подовженим тілом, слабкіше розвинутими захисними утвореннями, але так само, як і представники орибатулоподібного типу, вони найбільш численні на поверхні ґрунту і не мають спеціальних пристосувань ні для проникнення в глиб ґрунту шляхом самостійного прокладання чи розширення тонких ходів, ні для постійного мешкання на поверхні підстилки.

Гідробіонтні орибатиди. Усі згадані вище життєві форми орибатид — мешканці добре дренованих, а часто і посушливих ґрунтів. Але в заболочених лісах, на морській літоралі, у болотах, а також у торф'яних відкладеннях мешкають численні види, які не можуть бути віднесені ні до однієї з них. Це вимагає виділення особливої життєвої форми — гідробіонтів.

Інтерес до цих кліщів зріс у зв'язку з вивченням орибатид у торф'яних відкладеннях, де іноді домінують водяні, а не ґрунтові форми. Розрізняють три морфо-екологічні типи гідробіонтних орибатид: лімнозетидний, гідрозетидний, амеронотридний.

Лімнозетидний тип. Середнього розміру, сильно склеротизовані і пігментовані орибатиди з добре розвинутими ламеллами і птероморфами, ботридіями і трихоботридіями. Типові представники — види родів із родин Limnozetidae і Zetomimizidae. У межах цього типу багато живородних і партеногенетичних видів, передімагінальні стадії без щитів і склеритів на поверхні тіла. Полюбляють перезволожені ґрунти, болота, вологі мохи.

Гідрозетидний тип. Середнього розміру орибатиди з гладкими покривами, яйцеподібною формою, без птероморф. Це типові мешканці прісних, добре аерованих стоячих чи повільнотекучих водойм, в яких вони тримаються на водяних рослинах. Зустрічаються й у перезволожених ґрунтах і мохах.

Амеронотридний тип. Середнього розміру кліщі з гранульованими, складчастими чи перетинчастими покривами, без ламелл і птероморф. Типових представників групи можна знайти в родинах Ameronothridae, Selenoribaridae, Fortuniidae; варті уваги завдяки тому, що постійно живуть у літоралях і під час припливу з'являються в морській воді. У межах цього типу виділено і більш дрібні екологічні групи, розглядати які тут немає необхідності. Відзначимо тільки, що, наскільки це зараз з'ясовано, представ-

ники родини Selenoribatidae є хижакими і поїдають дрібних безхребетних на літоралі.

РОЛЬ ОРИБАТИД ЯК БІОІНДИКАТОРІВ

Види орибатид та їх комплексів надають певні можливості для оцінки стану наземних екосистем, їх якості, індикації властивостей та процесів. Вони мають високе видове різноманіття, зустрічаються в природі з високою щільністю популяцій, орибатиди легко можуть бути зібрані, облік може бути проведено на протязі всього року, видова ідентифікація може бути відносно легко проведена, більшість з орибатид мешкає у гумусовому горизонті, тобто у горизонті, що відповідає за родючість ґрунту, ці тварини представлені різними трофічними групами.

Серед індикаторних ознак якості ґрунту можуть бути використані наступні властивості ґрунтових тварин (Linden et al., 1994): характеристики на рівні окремого організму (поведінка, розвиток), характеристики угруповань (видове багатство, трофічна структура, структура функціональних груп) та характеристики біологічних процесів (біоаккумуляція, модифікація ґрунтів).

Загальні тенденції змін структури угруповань *Oribatida* та *Astigmata* в агроекосистемах. Агроекосистеми штучно підтримуються на ранніх стадіях сукцесії (Odum, 1984). В доповнення до того, що вони значно змінені у фізичному та хімічному відношеннях, вони вміщують неприродні угруповання рослин. При культивуванні, сівозміні, монокультурі, застосуванні пестицидів швидко зменшується кількість сприйнятливих видів, або вони зовсім зникають, особливо такі, життєвий цикл яких більший за рік, до яких належать *Oribatida*. Дренаж, полив, використання добрив стимулюють збільшення кількості тих груп мікроартропод, що залишилися, наприклад, Prostigmata. Так, орибатиди, хоч інколи й найбільш різноманітна група кліщів в ґрунтах агроекосистем, демонструють значно меншу кількість видів за умов сільськогосподарської діяльності порівняно з поряд розташованими природними екосистемами (Tomlin, Miller, 1987). Орибатиди мають незначну можливість кількісно компенсувати навіть короточасні зміни умов навколишнього середовища. Зниження щільності популяцій цих кліщів безпосередньо після змін їхнього середовища дозволяє розглядати цю властивість як показник деградаційних процесів.

В протилежність до *Oribatida*, кліщі *Astigmata* порівняно добре представлені в сільськогосподарських угіддях. Ця група спеціалізована у освоєнні просторово обмежених або тимчасових біотопів, тому може бути різноманітною та кількісно великою у агроекосистемах. Популяції астигматних кліщів часто значно збільшуються внаслідок діяльності людини. Серед кліщів ця група була домінуючою у ґрунтах урбанізованих біотопів в Японії (Aoki, Kuriki, 1980). Таке зростання популяцій, можливо, пов'язане зі зменшенням щільності популяцій хижаків, коротким часом генерації астигматних кліщів та наявністю в них ефективно розселювальної стадії — гіпопусу.

Роди орибатид, які знайдено у ґрунтах сільськогосподарських угідь, зустрічаються у значно порушених біотопах, або в тих, що знаходяться на ранніх стадіях сукцесійних змін. Види з родин Brachychthoniidae, Tectocephidae, Orpidae є звичайними в порушених біотопах.

Відновлювальний менеджмент. У той час коли кліщам з груп Astigmata, Mesostigmata, Prostigmata для колонізації відновлених ґрунтів необхідно декілька місяців, то орибатидні кліщі потребують значно більше часу. Для відновлення структури комплексів орибатид після антропогенного втручання необхідно понад 10 років. За умов сівозміни, яка відбувається кожні 3—7 років відновлення структури угруповань орибатид неможливе.

Використання орибатидних кліщів для оцінки інерції (відносна стійкість структури угруповання до пертурбації) та еластичності (час повернення до попереднього перед пертурбацією стану) екосистем потребує ураховувати низьку продуктивність орибатидних кліщів та слабкі можливості цієї групи до розповсюдження. Ці особливості призводять до повільного відновлення початкового стану популяцій орибатид.

Вплив пестицидів. Як і ніші групи безхребетних, орибатидні кліщі підлеглі селективному впливові пестицидів. Було виявлено, що орибатиди можуть бути не чутливими до деяких інсектицидів, наприклад хлорпірофосу (Stark, 1992). Існують данні про як про позитивний вплив пестицидів (Broadbent, Tomlin, 1979), так і про негативний вплив, наприклад, у випадку з азадірахтином (Stark, 1992), не високими рівнями вмісту міді, 2,4,6-тринітротолуолу та р-нітрофенолу (Parmelee et al., 1993). Таким чином, характер реакції орибатидних кліщів на пестициди є вибірконим та видоспецифічним. Але даних з цього питання ще не достатньо для досить чіткого розуміння процесів, що відбуваються за умов забруднення середовища пестицидами.

Урбанізовані території. Вивчення біоіндикаторів стану урбанізованих територій показало що орибатидні кліщі є чутливою групою до повітряного забруднення середовища міст. Повітряне забруднення призводить до збіднення видового багатства угруповань ґрунтових кліщів та формування більш вирівняних угруповань (Steiner, 1995). Багато з видів орибатид більш чутливі до змін мікроумов існування, ніж до рівня забруднення середовища.

Популяційна структура, видове багатство та репродукція орибатид негативно пов'язані з рівнем важких металів в урбанізованому середовищі (Denneman, Van Straalen, 1991). Фунгіфаги, що харчуються як клітинною стінкою гриба так і її вмістом (наприклад, *Platynothrus peltifer*, *Nothrus silvestris*) більш вразливі до впливу важких металів порівняно з фунгіфагами, що живляться тільки вмістом грибкових клітин (наприклад, *Tyrophagus similis*)(Siepel, 1995).

Рекомендована література

Бельгард А.Л., Травлеев А.П. Роль почвенной фауны в индикации эдафотопов. // Проблемы и методы биологической диагностики и индикации почв. М.: Изд-во МГУ, 1980, с. 155 - 163.

Бельгард А.Л., Травлеев А.П. Изучение взаимодействий растительности с почвами в лесных биогеоценозах степной Украины в свете воззрений С.В.Зонна // Вопросы биологической диагностики лесных биогеоценозов Присамарья. Днепропетровск, 1980, с. 5 - 15.

Булик И.К., Травлеев Л.П. О распределении почвенных Protozoa в почвогрунтах лесных биогеоценозов Присамарья в зависимости от увлажнения и глубины залегания грунтовых вод // Проблемы почвенной зоологии, Вильнюс, 1975. С. 90

Булик И.К., Белова Н.А. Материалы к индикации лесных почв Присамарья с использованием видового и количественного состава раковинных амёб // Вопросы биологической диагностики лесных биогеоценозов Присамарья. Днепропетровск, 1980, с. 84-92.

Гиляров М.С. Диагностика и география почв в свете почвенно-зоологических исследований // Успехи соврем. биологии. 1949. Т. 28, вып. 3(6). С. 339-353.

Гиляров М.С. Сравнительная заселенность почвенными животными темноцветной и подзолистой почв // Почвоведение. 1942. №9-10. С. 3-15.

Гиляров М.С. Индикационное значение почвенных животных при работах по почвоведению, геоботанике и охране среды. // Проблемы и методы биологической диагностики и индикации почв. М.: Наука, 1976, с 9 - 18 с.

Гиляров М.С. Среднеевропейские виды связанных с почвой насекомых как показатели восточных пределов распространения буроземов в европейской части СССР. В кн.: VII международный симпозиум по энтомофауне Средней Европы. Л.: Зоол. институт АН СССР, 1979, с 28 - 30.

Гиляров М.С. Зоологический метод диагностики почв, М.: Наука, 1965, 276 с.

Гиляров М.С. Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949, 279 с.

Гиляров М.С. Беспозвоночные разрушители подстилки и пути повышения их полезной деятельности // Экология, 1970б. № 2. С. 8-21.

Гиляров М.С. Почвенные беспозвоночные как фактор плодородия почвы. Журн. общ. биологии, 1960, т. 21, 2, с.81-88.

Гиляров М.С., Перель Т.С. Соотношение численности разных групп беспозвоночных сапрофагов как показатель различий лесных буроземов и серых лесных почв // Докл. АН СССР, 1970. Т. 192, вып. 3. С. 290-299.

Гиляров М.С., Перель Т.С. Комплексы беспозвоночных хвойно-широколиственных лесов Дальнего Востока как показатель типа их почв. В кн.: Экология почвенных беспозвоночных. М.: Наука, 1973, с. 40 - 59.

Гиляров М.С., Перель Т.С. Изучение беспозвоночных животных как компонента биогеоценоза // Программа и методика биогеоценологических исследований. М.: Наука, 1974. С. 146-168.

Жуков А.В. Биоморфический анализ животного населения в диагностике почв // Придніпровський науковий вісник. Біологія, сільське господарство та ветеринарія. 1998. №113 (180). С. 114-120.

Жуков А.В. Продукция и разнообразие комплексов почвенной мезофауны Присамарья // Вопросы степного лесоведения и лесной рекультивации земель. Днепропетровск. 1996. С.142-149.

Жуков А.В. Зоологическая диагностика почв степного Приднепровья: применение методов многомерной статистики // Проблемы почвенной зоологии. Ростов-на-Дону. 1996. С. 43-44.

Жуков А.В. Трофическая структура почвенной мезофауны степного Приднепровья // Друга міжнародна конференція «Наука і освіта». Днепропетровск. 1999. С. 11-13.

Жуков А.В. Анализ биоморфической структуры мезофауны в диагностике почв // Питання степового лісознавства та лісової рекультивациі земель. Днепропетровск. 1999. – С. 106-114.

Жуков А.В. Динамика почвенной фауны урочища Круглик (Днепропетровская область) // Известия Харьковского энтомологического общества. 1999. Т. VII. Вип. 2. С. 62-70.

Жуков А.В. Экологическое разнообразие животного населения почв пойменных биогеоценозов р.Самара // Вестник Днепропетровского университета. Сер. Биология и экология. Вып. 7. Днепропетровск. 2000. С. 73-79.

Кисенко Т.И., Жуков А.В. Почвенная мезофауна поймы р.Самара-Днепровская // Вестник Днепропетровского университета. Сер. Биология и экология. Вып. 7. Днепропетровск. 2000. С. 62-68.

Козловская Л.С. Особенности взаимоотношений почвенных беспозвоночных с микроорганизмами // Почвенные организмы как компоненты биогеоценоза. М.: Наука. 1984. С. 53-65.

Криволицкий Д.А. Почвенная микрофауна и некоторые вопросы эволюции почв // Проблемы почвенной зоологии. М.: Наука, 1966. С. 68.

Криволицкий Д.А. Почвенная фауна в экологическом контроле. М.: Наука, 1994, 240.

Криволицкий Д.А., Покаржевский А.Д., Гордиенко С.А., Забоев Д.П. Экология трофических цепей почвенных организмов // Биология почв Северной Европы. М.: Наука, 1988. С. 44-54.

Криволицкий Д.А., Покаржевский А.Д. Животные в биогенном круговороте веществ. М.: Знание, 1986. 64 с

Макаревская З.С. Жиры - основные энергетические запасы почвенных нематод // Проблемы почвенной зоологии. Минск. Наука и техника. 1978. С. 145-146.

Пилипенко А.Ф. Некоторые вопросы зоологической диагностики почв искусственных насаждений и байрачных лесов Присамарья. // Вопросы

биологической диагностики лесных биогеоценозов Присамарья. Днепропетровск, 1980, с. 124-131.

Пилипенко А.Ф. Значение показателей биомассы почвенной мезофауны для индикации устойчивости и оптимальности биологического круговорота в лесных биогеоценозах // Вопросы степного лесоведения, биогеоценологии и охраны природы. Днепропетровск. 1979. С. 75-79.

Пилипенко А.Ф., Бобылев Ю.П., Смирнов Ю.Б. Энергетическая оценка роли почвенных беспозвоночных в лесных биоценозах Присамарья. // Вопросы степного лесоведения и рекультивации земель. Днепропетровск, 1986, с. 114-121.

Пилипенко А.Ф., Жуков А.В. Роль комплексной экспедиции по изучению лесов степной зоны Украины в развитии почвенно-зоологических исследований в ДГУ // Екологія та ноосферологія. 1999. Т. 6. Вип. 1-2. С. 151-157.

Покаржевский А.Д. Экосистемный круговорот и эколого-геохимическая классификация элементов // Биология почв Северной Европы. М.: Наука. 1988. С. 72-83.

Покаржевский А.Д., Криволицкий Д.А. Запасы и потоки информации в экосистемах лесостепной дубравы и луговой степи: значение фосфора // ДАН СССР. 1992. Т. 326, №6. С. 1102-1105.

Рейнгард Л.В. Неотторые данные о почвенных простейших в байрачных лесах Присамарья // Вопросы степного лесоведения. Днепропетровск. 1968. С.171-174.

Сметана М.Г. Едафотопи предгірських біогеоценозів Казахстану, їх зоодіагностика і закономірності просторового розподілу. Автореф. докт. дис., Дніпропетровськ, 1993, 34 с.

Стебаев И.В. Зоологическая характеристика каштановых и сопутствующих им почв на территории Сибири // Проблемы почвенной зоологии. М.: Наука, 1966. С. 121.

Стебаев И.В. Зоологическая диагностика в связи с изучением структуры, фенологических фаз и сукцессий почвенного покрова в условиях Сибири. В кн.: Проблемы и методы биологической диагностики и индикации почв. М.: Наука, 1976, с. 325 - 335.

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

Стриганова Б.Р. Специфика пищеварительной активности почвенных беспозвоночных как показатель характера разложения растительных остатков // Биологическая диагностика почв. М.: Наука, 1976. С. 268-270.

Стриганова Б.Р. Питание почвенных сапрофагов. М.: Наука, 1980. 243 с.

Стриганова Б.Р., Чернов Ю.И. Трофические отношения почвенных животных и их зонально-ландшафтные особенности // Структурно-функциональная организация биогеоценозов. М.: Наука. 1980. С. 269-288.

Травлев А.П., Апостолов Л.Г., Булик И.К., Шимкина М.А. Роль почвенной фауны в индикации эдафотопов лесных биогеоценозов в степи // Биологическая диагностика почв. М.: Наука, 1976. С. 280-281.

Травлеев А.П., Булик И.К., Белова Н.А., Травлеев Л.П. Об использовании раковинных амёб (Testacida, Protozoa) в индикации степных и лесных почв Присамарья на Днепропетровщине // Проблемы почвенной зоологии. Киев. 1981. С. 230.

Утинова И.С., Гельцер Ю.Г. Простейшие в диагностике рекультивируемых почв Западного Донбасса // Охрана и рациональное использование защитных лесов степной зоны. Днепропетровск. 1987. С. 158-164.

Штина Э.А. Почвенные водоросли как компонент биогеоценоза // Почвенные организмы как компоненты биогеоценоза. М.: Наука. 1984. С. 66-81.

Штина Э.А., Голлербах М.М. Принципы и методы использования почвенных водорослей для биоиндикации. В кн.: Проблемы и методы биологической диагностики и индикации почв. М.: Изд-во МГУ, 1980, с. 75 - 84.

Штина Э.А., Голлербах М.М. Почвенные водоросли как индикаторы генезиса и состояния почвы. В кн.: Проблемы и методы биологической диагностики и индикации почв. М.: Наука, 1976, с. 341 -349.

ПРЕДМЕТ І ЗАВДАННЯ ҐРУНТОВОЇ ЗООЛОГІЇ.....	3
ІСТОРІЯ ҐРУНТОВОЇ ЗООЛОГІЇ.....	4
ВЗАЄМОДІЯ ҐРУНТОВИХ ТВАРИН ІЗ СЕРЕДОВИЩЕМ ІСНУВАННЯ	19
Мешканці ґрунту та їх розмірні групи.....	19
Просторово-часові екосистеми ґрунтових організмів	20
ПРИСТОСУВАННЯ ТВАРИН ДО ПЕРЕСУВАННЯ У ҐРУНТІ	21
<i>Таблиця 1. Адаптації до пересування та типи пересування ґрунтових тварин.....</i>	<i>22</i>
ТРОФІЧНІ ГРУПИ ҐРУНТОВИХ ТВАРИН	23
ТВАРИНИ ТА ҐРУНТОВЕ ПОВІТРЯ.....	25
Пристосування до дихання.....	25
Роль безхребетних тварин у формуванні складу ґрунтового повітря	28
ПРИСТОСУВАННЯ ДО ДЕФІЦИТУ ВОЛОГОСТІ.....	30
ФУНКЦІОНАЛЬНА РОЗМАЇТІСТЬ ҐРУНТОВОЇ ФАУНИ	31
ЗООМІКРОБІОЛОГІЧНІ ҐРУНТОВІ КОМПЛЕКСИ.....	40
ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА ДЕЯКИХ ГРУП ҐРУНТОВИХ ТВАРИН	42
Ґрунтові найпростіші.....	42
<i>Біологічні особливості ґрунтових найпростіших, що впливають на їх індикаційні властивості</i>	<i>42</i>
<i>Голі амеби.....</i>	<i>44</i>
<i>Раковинні амеби.....</i>	<i>44</i>
<i>Джгутикові.....</i>	<i>45</i>
<i>Війчасті.....</i>	<i>45</i>
<i>Споровики.....</i>	<i>46</i>
Еколого-морфологічні особливості раковинних амеб та їх індикаційні властивості	46
Фізіологічні адаптації найпростіших до існування у ґрунті	52
<i>Взаємозв'язок ґрунтових найпростіших з іншими компонентами тваринного населення ґрунтів....</i>	<i>53</i>
<i>Використання найпростіших у цілях біоіндикації.....</i>	<i>54</i>
<i>Найпростіші як індикатори якості ґрунтів: перевага та недоліки.....</i>	<i>60</i>
Круглі черви — NEMATODA	61
<i>Нематоди за умов забруднення навколишнього середовища.....</i>	<i>67</i>
Орибати́дні кліщі	69
<i>ЖИВЛЕННЯ.....</i>	<i>70</i>
<i>ВПЛИВ АБІОТИЧНИХ ФАКТОРІВ СЕРЕДОВИЩА</i>	<i>77</i>
<i>АДАПТИВНІ ТИПИ.....</i>	<i>80</i>
<i>РОЛЬ ОРИБАТИД ЯК БІОІНДИКАТОРІВ.....</i>	<i>85</i>
РЕКОМЕНДОВАНА ЛІТЕРАТУРА.....	87