

## СУКЦЕСІЙНА КОНЦЕПЦІЯ МІКРОБІОМУ ҐРУНТУ

Л.Ю. Симочко<sup>1,2</sup><sup>1</sup> Ужгородський національний університет<sup>2</sup> Інститут агроєкології і природокористування НААН

*Проаналізовано існуючі підходи вивчення мікробних сукцесій у ґрунті. Розглянуто концептуальні моделі динаміки екзогенних і ендегенних сукцесій в угрупованнях ґрунтових мікроорганізмів природних і трансформованих екосистем. Встановлено загальні закономірності змін у функціональній і таксономічній структурі угруповань ґрунтових мікроорганізмів на різних стадіях сукцесійного процесу. Відзначено, що біомаса ґрунтових мікроорганізмів і філогенетичне різноманіття є маркерами сукцесійних процесів у мікробіомі ґрунту. На основі довготривалих моніторингових досліджень мікробіому ґрунту природних і трансформованих екосистем запропоновано деталізовані концептуальні моделі сукцесійної динаміки. Відповідно до запропонованої концепції виділено п'ять основних категорій сукцесій із вказаними маркерами і драйверами сукцесійних процесів у різних типах екосистем.*

**Ключові слова:** сукцесія, концепція, мікроорганізми, динаміка, ґрунт, екосистема.

Сучасний підхід до оцінювання якості об'єктів навколишнього природного середовища базується на принципі збалансованого функціонування екосистеми і передбачає взаємозв'язок компонентів біоценозу та їхню взаємодію з ґрунтом. Як основні показники збалансованого функціонування розглядаються кількість і якість створюваної біологічної продукції, біорізноманіття, стан наземної флори та фауни тощо. Ґрунт у біосфері виконує важливу екологічну функцію. Він є осередком усіх біосферних процесів обміну речовини і енергії, відіграє ключову роль сполучної ланки між біологічним і геологічним кругообігом, є екологічною нішею для багатьох видів живих організмів [1–6].

Формування та підтримка різноманіття форм життя — одна із найважливіших екологічних функцій ґрунту, що реалізується через створення умов, необхідних для життєдіяльності живих організмів: трофічних, фізико-хімічних, фізичних, гідротермічних тощо. Відповідно до умов ґрунтового середовища формуються і функціонують мікробіоценози, фітоценози та угруповання фауни, що перебувають у прямій залежності від чинників довкілля [7–9].

Біота (рослини, фауна, мікроорганізми) і ґрунт у природних умовах пройшли тривалий шлях коєволюції. Нині їх тісний взаємозв'язок зберігається на різних ієрархічних рівнях структурно-функціональної організації цієї системи. Ґрунти, що перебувають на клімаксовому рівні еволюції, характеризуються стійким полікомпонентним угрупованням біоти — різноманіття видів, життєві форми і фізіологічні функції яких відображають їх властивості. Однак еволюційно сформована єдність ґрунту й біорізноманіття є доволі вразливою і може збалансовано функціонувати лише за умови збереження цілісності всіх його компонентів і природних ландшафтів загалом [3, 8].

Мікроорганізми у ґрунті відіграють важливе значення у функціонуванні різних типів екосистем як природних, так і штучних, зокрема агроєкосистем [10]. Сукцесії, що відбуваються в угрупованнях ґрунтових мікроорганізмів, потребують всебічного розгляду, адже є складним і маловивченим процесом. Здебільшого увагу науковців привертала флористичні сукцесії. На сьогодні існує кілька їх класифікацій [11–15], які сформульовані з урахуванням тих чи інших джерел сукцесії, її рушійної сили, тривалості реалізації та ди-

намічного потенціалу рослинного і біогеоценотичного покриву. Термін «сукцесія», запропонований А. Тенслі [16], застосовується для визначення процесів трансформації ценосистем, які відбуваються під впливом внутрішніх (автогенна сукцесія: сингенез і ендоекогенез) або зовнішніх стосовно угруповань чинників (алогенна сукцесія) — природних або антропогенних [12]. Сукцесії поділяють також на первинні і вторинні, зворотні (циклічні) і незворотні, дигресивні (регресивні) і прогресивні, відновні (демутаційні), рекреаційні (ретрогресивні), радіаційні тощо [2, 11, 13], хоч такий поділ є доволі умовним, оскільки природні й антропогенні зміни зазвичай відбуваються одночасно.

Дослідження сукцесій визначається як впорядкована і передбачувана зміна угруповань у часі внаслідок колонізації нового середовища існування. Це положення займає центральне місце в розробці екологічних теорій вже понад століття. Однак переважна більшість цих досліджень зводиться до вивчення рослинних ценозів, а мікробним угрупованням приділялось значно менше уваги, хоча найбільшим філогенетичним різноманіттям на планеті є мікробне. Чисельність, розповсюдженість, різноманіття і біогеохімічна значущість краще інтегрує мікроорганізми в концептуальну модель екологічних сукцесій [17].

Методологічні обмеження значно ускладнюють процес вивчення мікробних сукцесій. Мікробні угруповання відрізняються чисельністю, біорізноманіттям, здатністю швидко змінюватися під впливом зовнішніх чинників. Також необхідно відзначити, що значну частину представників ґрунтового мікробіому неможливо визначити на культуральних середовищах у лабораторних умовах. Однак значний розвиток молекулярно-генетичних досліджень дає змогу зробити більш доступним процес вивчення мікробних сукцесій.

Мета роботи — узагальнити попередні дослідження мікробних сукцесій та запропонувати їх концептуальні моделі, які розкриють динаміку та конкретні процеси, що відбуваються в угрупованнях мікроорганізмів

під впливом різноманітних чинників як у природних, так і трансформованих екосистемах.

Сукцесії прийнято розглядати як динаміку угруповань у часі під впливом ендогенних і екзогенних чинників. За В.Д. Федоровим і Т.Г. Гільмановим [18], сукцесія визначається як векторизована зміна ценосистеми через низку стадій, або серію змін, у напрямі до клімаксового за Ф. Клементсом [19], або корінного за В.Б. Сочавою [20], чи вузлового за П.Д. Ярошенком [21] угруповання, що її завершує. Клімакс є відносно стабільним станом біогеоценозу, проте, як наголошує М.В. Диліс [22] слідом за В.М. Сукачовим [23], клімаксові ценосистеми перебувають лише у стані сповільненої сукцесії, яка повністю ніколи не припиняється. Концепція клімаксу пройшла кілька етапів розвитку — від моноклімаксу до поліклімаксу і клімакс-мозаїки [24–26] — і використовується багатьма сучасними біогеоценологами. Серед багатьох визначень сукцесії найпоширенішим є розуміння її як процесу незворотної реорганізації біогеоценозу, що призводить до зміни одного ценозу на інший на певній ділянці території незалежно від характеру і природи чинників впливу [22, 26].

Загалом, сукцесії поділяють на первинні і вторинні, і найчастіше така класифікація використовується для дослідження фітоценозів. Щодо мікробних угруповань, ці зміни є набагато складнішими і швидшими. Низка вчених запропонували класифікувати сукцесії залежно від джерела вуглецю для біосинтезу. Було запропоновано поділити гетеротрофні сукцесії на ендогенні і екзогенні. Ці дві категорії були також поділені на дві групи залежно від того, як мікробне угруповання модифікує і впливає на кількість і якість доступного вуглецю в процесі ендогенних і екзогенних сукцесій. Під час ендогенної сукцесії структура мікробних угруповань та доступний з органічних субстратів вуглець, наявний у навколишньому природному середовищі, є нерозривно пов'язаними між собою і змінюватимуться як сукцесійний прогрес. Натомість, під час екзогенних су-

кцесій надходження органічного вуглецю із субстрату впродовж певного періоду є відносно фіксованим. Тривалість екзогенної сукцесії буде визначатися кількістю органічного вуглецю, доступного мікроорганізмам. Визначення відповідних часових рамок для дослідження сукцесій може бути доволі складним з огляду на те, що зміни в структурі угруповання відбуваються в широкі часові межі під впливом значної кількості чинників, які можуть змінити або перервати хід сукцесії [27–30]. Частота вторинних порушень буде впливати на швидкість, з якою мікробні угруповання розвиваються. Тому тривалість мікробної сукцесії до досягнення клімаксу може значно відрізнятись у різних екосистемах. Наприклад, у щойно колонізованому ґрунті часові рамки сукцесій у різних регіонах можуть варіювати від одного року до десятиліть [31–33].

Аналіз результатів досліджень мікробних сукцесій засвідчив, що значна акумуляція біомаси мікроорганізмів відбувається на ранніх етапах сукцесій, що обумовлено також стратегією життєвого циклу мікроорганізмів, швидким розмноженням і опануванням вільних екологічних ніш. Щодо показників біорізноманіття, слід відзначити певну їх варіабельність.

Біомаса і різноманіття є показниками, що відображають зміни під час перебігу сукцесій. Мікробна біомаса є важливим, живим і лабільним компонентом органічної речовини ґрунту і його природним мікробним потенціалом, що дає змогу широко використовувати цей показник під час оцінювання як стану мікробіоценозу, так і ґрунту [30, 34–36]. Унаслідок того, що швидкість оборотності мікробної біомаси становить 0,5–2 роки, а органічної речовини ґрунту понад 20 років, це надає можливість використовувати значення змін, що відбуваються з мікробною біомасою (зокрема, її зменшення) під час оцінювання стану органічної речовини ґрунту. Мікробну біомасу [37, 38] рекомендують використовувати для ранньої діагностики змін в органічній речовині ґрунту, наприклад, унаслідок різних агрозаходів [39].

Зважаючи на зміни кількості біомаси мікроорганізмів і чисельності основних еколого-трофічних груп, а також різноманіття мікроорганізмів у ґрунті, було запропоновано дві концептуальні моделі сукцесій: ендогенні гетеротрофні та екзогенні гетеротрофні. Ендогенні гетеротрофні концептуальні моделі характеризуються збільшенням чисельності амоніфікаторів, оліготрофів та загальної біомаси мікроорганізмів. Зростає також і біорізноманіття ґрунтових мікроорганізмів. У середній стадії сукцесії зменшується біомаса, чисельність амоніфікаторів, філогенетичне різноманіття і — зростає чисельність оліготрофного блоку. На більш пізніх стадіях сукцесії спостерігається плато, філогенетичне різноманіття ґрунтових мікроорганізмів майже не змінюється, так само як біомаса і чисельність основних функціональних груп мікроорганізмів. Щодо екзогенних гетеротрофних сукцесій, спостерігаються зовсім інші закономірності. На ранніх стадіях сукцесії відбувається збільшення біомаси мікроорганізмів, чисельності зимогенного та оліготрофного блоків ґрунтового угруповання та філогенетичного різноманіття. У середній і пізній стадії екзогенних сукцесій відбуваються циклічні зміни чисельності, біомаси та філогенетичного різноманіття мікроорганізмів. Ці зміни мають хвилеподібний характер.

Під час активного розвитку сукцесій часто спостерігається домінування ендемічних таксонів на противагу оліготрофним видам [40, 41]. Доступність ресурсів є фундаментальним драйвером мікробних сукцесій.

Під час ендогенної гетеротрофної сукцесії лабільні субстрати будуть споживатися, насамперед, органотрофними мікроорганізмами, наприклад, амоніфікаторами, пізніше заміняться оліготрофними таксонами, які метаболізують стійкі залишки органічного вуглецю на більш пізніх стадіях сукцесій [42]. Під час екзогенних гетеротрофних сукцесій варіабельність угруповання є вищою і змінюється впродовж короткого періоду залежно від доступності ресурсів. Можуть відбуватися раптові збільшення і

зменшення чисельності основних функціональних груп ґрунтових мікроорганізмів та їх біомаси [43–45]. Довготривалі моніторингові дослідження мікробіому ґрунту [4, 10, 46–48], що проводяться з 2005 р., надали змогу створити на основі аналізу багаторічної варіабельності біомаси, філогенетичного різноманіття, чисельності основних еколого-трофічних груп та структури мікробних угруповань концептуальну модель сукцесій для різних типів екосистем. Відповідно до цієї концептуальної моделі запропоновано класифікацію сукцесій (причинно-наслідкову) з урахуванням різних драйверів у певному типі екосистеми.

*Гологенетичні-відновлювальні сукцесії* є характерними для агроекосистем, де використовується сівозміна. Чергування сільськогосподарських культур дає змогу підтримувати баланс чисельності мікроорганізмів різних еколого-трофічних груп та забезпечувати диверзитність мікробного угруповання. Такий тип сукцесій є характерним для збалансованих агроекосистем.

*Гологенетичні-деструкційні сукцесії*. Ця модель сукцесій є характерною для агроекосистем з беззмінним культивуванням сільськогосподарських культур. Сукцесії у таких агроекосистемах є доволі динамічними і зумовлюють негативні зміни у структурі мікробних угруповань та функціональних характеристиках. Збільшується чисельність оліготрофного блоку, зменшується біомаса мікроорганізмів і філогенетичне різноманіття мікробних угруповань, процеси деструкції органічної речовини ґрунту активізуються, що порушує перебіг мінералізаційних процесів у ґрунті та призводить до втрат гумусу.

*Адаптивно-деструкційні сукцесії* відбуваються в трансформованих екосистемах, урбоекосистемах, зонах рекреації, які зазнають постійного антропогенного впливу. Для таких сукцесій характерною є швидка зміна структури мікробного угруповання на ранніх стадіях. Відбувається збільшення чисельності автохтонної мікробіоти, зокрема *k*-стратегів, порушення збалансованості мінералізаційних процесів. Вплив драйверів змін є особливо активним на цій стадії.

Через певний проміжок часу відбувається адаптація мікробного угруповання ґрунту до цих змін. Флуктуація чисельності є більш повільною у часі, диверзитність угруповання змінюється не так динамічно, як на початковій стадії сукцесії, але зберігається загальна тенденція змін в угрупованні з домінуванням *k*-стратегів.

*Автогенетичні-циклічні сукцесії* ґрунтових мікроорганізмів у лісових і пралісових екосистемах характеризуються циклічними коливаннями чисельності основних еколого-функціональних груп. Слід зауважити, що такі коливання є характерними як для *r*-стратегів (зимогенна мікробіота), так і *k*-стратегів (автохтонна мікробіота, до складу якої входять педотрофи і оліготрофи) органотрофного блоку, а також оліготрофного. До того ж флуктуація чисельності відбувається з однаковою закономірністю — загальне збільшення або зменшення. Такі зміни чисельності мікроорганізмів, біомаси, диверзитності відбуваються у середній і кінцевій стадіях сукцесії. Драйверами таких змін є, як правило, чинники навколишнього природного середовища.

*Автогенетичні-ациклічні сукцесії* угруповань ґрунтових мікроорганізмів є характерними для екосистем, що досягли клімаксу. Зміни у структурі мікробного угруповання та чисельності основних еколого-функціональних груп є незначними, тобто залишаються майже незмінними у часі. Філогенетичне різноманіття підтримується на певному визначеному рівні. Спостерігається плато у функціональній і таксономічній структурі. Такі угруповання характеризуються значною стійкістю та збалансованістю процесів, що у них відбуваються.

## ВИСНОВКИ

Мікробні сукцесії відіграють важливу роль у підтриманні гомеостазу як природних, так і трансформованих екосистем, у т.ч. агроекосистем. На основі аналізу результатів досліджень і вітчизняних, і закордонних науковців було проаналізовано концептуальну модель сукцесій та запропоновано власну, більш деталізовану модель з

аналізом драйверів та маркерів сукцесійної динаміки залежно від типу екосистеми. Дослідження мікробних сукцесій є надзвичайно складним процесом, що обумовлено високою варіабельністю біомаси, філогенетичного різноманіття та швидкими реакці-

ями на вплив змінних чинників. Поряд із тим детальне вивчення мікробних сукцесій у ґрунті надасть змогу розробити алгоритми відновлення та стабілізації порушених екосистем і забезпечити сталий розвиток агроекосистем.

## ЛІТЕРАТУРА

1. Биорегуляция микробно-растительных систем: монография / Г.А. Иутинская, С.П. Пономаренко, Е.И. Андреев и др.; под ред. Г.А. Иутинской, С.П. Пономаренка. — К.: Ничлава, 2010. — 464 с.
2. *Aislabie J.* Soil microbes and their contribution to soil services / J. Aislabie, J.R. Deslippe // *Soil microbial diversity. Ecosystem services in New Zealand — conditions and trends.* — Manaaki Whenua Press, Lincoln, New Zealand, 2013. — P. 143–161.
3. *Bardgett R.D.* Biological diversity and function in soils / R.D. Bardgett, M.B. Usher. — Cambridge Univ. Press, 2005. — 505 p.
4. *Пагика В.П.* Мікробіологічний моніторинг ґрунту природних та трансформованих екосистем Закарпаття України / В.П. Пагика, Л.Ю. Симочко // *Мікробіологічний журнал.* — 2013. — № 2. — С. 21–31.
5. *Soil Ecology and Ecosystem Services* / Editor-in-Chief D.H. Wall. — Oxford University Press, 2012. — 405 p.
6. *Soil microbial associations. Control of structures and functions* / Edited by V. Vancura, F. Kunc. — Elsevier, 1988. — 498 p.
7. *Steinweg J.M.* Modeling the effects of temperature and moisture on soil enzyme activity: linking laboratory assays to continuous field data / J.M. Steinweg, J.S. Dukes, M.D. Wallenstein // *Soil Biol. Biochem.* — 2012. — Vol. 55. — P. 85–92.
8. A theoretical reassessment of microbial maintenance and implications for microbial ecology modeling / G. Wang, W.M. Post // *FEMS Microbiol. Ecol.* — 2012. — Vol. 81. — P. 610–617.
9. Changes in soil microbial community structure following the abandonment of agricultural terraces in mountainous areas of Eastern Spain / R. Zornoza, C. Guerrero, J. Mataix-Solera et al. // *Appl Soil Ecol.* — 2009. — Vol. 42. — P. 315–323.
10. *Symochko L.* Microbial monitoring of soil as additional tools for conservation biology / L. Symochko, H.B. Hamuda // *Obuda University e-Bulletin.* — 2015. — Vol. 5(1). — P. 177–185.
11. *Александрова В.Д.* Изучение смен растительного покрова / В.Д. Александрова // *Полевая геоботаника: в 4 т.* — М.; Л.: Наука, 1964. — Т. 3. — С. 300–447.
12. *Миркин Б.М.* Фитоценология. Принципы и методы / Б.М. Миркин, Г.С. Розенберг. — М.: Наука, 1978. — 212 с.
13. *Работнов Т.А.* Фитоценология / Т.А. Работнов. — 2-е изд. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1983. — 296 с.
14. *Сукачев В.Н.* Идея развития в фитоценологии / В.Н. Сукачев // *Сов. ботан.* — 1942. — № 1/3. — С. 5–17.
15. *Сукачев В.Н.* Основные понятия лесной биогеоценологии / В.Н. Сукачев // *Основы лесной биогеоценологии.* — М.: Наука, 1964. — С. 5–50.
16. *Tansley A.G.* The use and abuse of vegetational concepts and terms / A.G. Tansley // *Ecology.* — 1935. — Vol. 16. — No. 3. — P. 284–307.
17. *Pace N.R.* A molecular view of microbial diversity and the biosphere / N.R. Pace // *Science.* — 1997. — Vol. 276. — P. 734–739.
18. *Федоров В.Д.* Экология / В.Д. Федоров, Т.Г. Гильманов. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1980. — 464 с.
19. *Clements F.E.* Plant succession and indicators / F.E. Clements. — N.-Y.: Hafner press, 1973. — 453 p.
20. *Сочава В.Б.* Вопросы классификации растительности, типологии физико-географических фаций и биогеоценозов / В.Б. Сочава // *Тр. Ин-та биол. Уральск. фил. АН СССР.* — 1961. — Вып. 27. — С. 5–22.
21. *Ярошенко П.Д.* Геоботаника. Основные понятия, направления и методы / П.Д. Ярошенко. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961. — 474 с.
22. *Дылис Н.В.* Основы биогеоценологии / Н.В. Дылис. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1978. — 152 с.
23. *Сукачев В.Н.* Идея развития в фитоценологии / В.Н. Сукачев // *Сов. ботан.* — 1942. — № 1/3. — С. 5–17.
24. *Разумовский С.М.* Основные закономерности сукцессионной динамики фитоценозов / С.М. Разумовский // *Моделирование биогеоценологических процессов.* — М.: Наука, 1981. — С. 47–62.
25. *Разумовский С.М.* Закономерности динамики биогеоценозов / С.М. Разумовский. — М.: Наука, 1981. — 232 с.
26. *Разумовский С.М.* Избранные труды / С.М. Разумовский. — М.: КМК Scientific Press, 1999. — 560 с.
27. *Davis M.B.* Range shifts and adaptive responses to Quaternary climate change / M.B. Davis, R.G. Shaw // *Science.* — 2001. — Vol. 292. — P. 673–679.
28. *Delmoral R.* Mechanisms of primary succession e insights resulting from the eruption of Mount St-Helens / R. Delmoral, L.C. Bliss // *Adv. Ecol. Res.* — 1993. — Vol. 24. — P. 1–66.
29. Mechanisms of primary succession following deglaciation at Glacier Bay Alaska / F.S. Chapin, L.R. Walker, C.L. Fastie, L.C. Sharnan // *Ecol. Monogr.* — 1994. — Vol. 64. — P. 149–175.

30. Factors influencing succession: lessons from large, infrequent natural disturbances / M.G. Turner, W.L. Baker, C.J. Peterson, R.K. Peet // *Ecosystems*. — 1998. — No. 1. — P. 511–523.
31. Sigler W.V. Bacterial succession in glacial forefield soils characterized by community structure, activity and opportunistic growth dynamics / W.V. Sigler, S. Crivii, J. Zeyer // *Microb. Ecol.* — 2002. — Vol. 44. — P. 306–316.
32. Testing the functional significance of microbial community composition / M. Strickland, C. Lauber, N. Fierer, M. Bradford // *Ecology*. — 2009. — Vol. 90. — P. 441–451.
33. Microbial community succession in unvegetated, recently-deglaciated soils / D.R. Nemerbut, S.P. Anderson, C.C. Cleveland et al. // *Microb. Ecol.* — 2007. — Vol. 53. — P. 110–122.
34. Powlson D.S. Measurement of soil microbial biomass provides an indication of changes in total soil organic matter due to straw incorporation / D.S. Powlson, P.C. Brookes, B.T. Christensen // *Soil Biology & Biochemistry*. — 1987. — Vol. 19, No. 2. — P. 159–164.
35. Sakamoto K. Effect of fungal to bacterial biomass ratio on the relationship between CO<sub>2</sub> evolution and total soil microbial biomass / K. Sakamoto, Y. Oba // *Biol Fertil Soils*. — 1994. — Vol. 17, No.1. — P. 39–44.
36. Bailey V.L. Fungal-to-bacterial biomass ratios in soils investigated for enhanced carbon sequestration / V.L. Bailey, J.L. Smith, H.J. Bolton // *Soil Biol Biochem* — 2002. — Vol. 34. — P. 997–1007.
37. Bioindication in Soil Ecosystems / Edited by T.J. Heeger, G. Imfeld, E.A.D. Mitchell // *European Journal of Soil Biology*. — 2012. — Vol. 49. — P. 1–118.
38. Brussaard L. Soil biodiversity for agricultural sustainability / L. Brussaard, P.C. de Ruiter, G.G. Brown // *Agriculture Ecosys. Environ.* — 2007. — Vol. 121. — P. 233–244.
39. Дем'янюк О.С. Сучасні методичні підходи до оцінювання екологічного стану ґрунту за активністю мікробіоценозу / О.С. Дем'янюк, Л.Ю. Симочко, О.В. Тертична // *Питання біоіндикації та екології* — 2017. — Вип. 22. — № 1. — С. 55–68.
40. Fierer N. Toward an ecological classification of soil bacteria / N. Fierer, M. Bradford, R. Jackson // *Ecology*. — 2007. — Vol. 88. — P. 1354–1364.
41. Changes through time: integrating microorganisms into the study of succession / N. Fierer et al. // *Research in Microbiology*. — 2010. — Vol. 20. — P. 1–8. DOI:10.1016/j.resmic.2010.06.002
42. Rui J.P. Succession of bacterial populations during plant residue decomposition in rice field soil / J.P. Rui, J.J. Peng, Y.H. Lu // *Appl. Environ. Microbiol.* — 2009. — Vol. 75. — P. 4879–4886.
43. Structure of microbial communities in activated sludge: potential implications for assessing the biodegradability of chemicals / L.J. Forney, W.T. Liu, J.B. Guckert et al. // *Ecotoxicol. Environ. Saf.* — 2001. — Vol. 49. — P. 40–53.
44. Bacterial succession in a glacier foreland of the High Arctic / U.M.E. Schutte, Z. Abdo, S.J. Bent et al. // *ISME J.* — 2009. — Vol. 3. — P. 1258–1268.
45. Nakasaki K. Microbial succession associated with organic matter decomposition during thermophilic composting of organic waste / K. Nakasaki, K. Nag, S. Karita // *Waste Manag. Res.* — 2005. — Vol. 23. — P. 48–56.
46. Symochko L.Y. Authentic soil microbial communities in primeval forest ecosystems of Uzhanskyi National Nature Park / L.Y. Symochko, A.I. Fizer // *Gruntoznavstvo*. — 2017. — Vol. 18. — No. 3–4. — P. 51–56. DOI: 10.15421/041715
47. Symochko L.Yu. Soil Microbiome of Primeval Forest Ecosystems in Transcarpathia / L.Yu. Symochko, A.V. Kalinichenko // *Мікробіологічний Журнал*. — 2018. — Vol. 80(3). — P. 3–14. DOI: <https://doi.org/10.15407/microbiolj80.03.003>
48. Симочко Л.Ю. Мікробіом ґрунту культурних рослин за різних агротехнологій / Л.Ю. Симочко, О.С. Дем'янюк // *Агроекологічний журнал*. — 2018. — № 2. — С. 87–93.

## REFERENCES

1. Iutinskaya, G.A., Ponomarenko, S.P., Andreyuk, Ye.I. et al. (2010). *Bioregulyatsiya mikrobno-rastitel'nykh sistem: monografiya [Bioregulation of microbial-plant systems]*. G.A. Iutinskoy, S.P. Ponomarenka (Eds.). Kyiv: Nichlava [in Russian].
2. Aislabie, J., Deslippe, J.R. (2013). Soil microbes and their contribution to soil services. *Soil microbial diversity. Ecosystem services in New Zealand — conditions and trends*. Manaaki Whenua Press, Lincoln, New Zealand [in English].
3. Bardgett, R.D., Usher, M.B. (2005). *Biological diversity and function in soils*. Cambridge Univ., Press [in English].
4. Patyka, V.P., Symochko, L.YU. (2013). Mikrobiolohichnyy monitoryng ґрунту pryrodnykh ta transformovanykh ekosystem Zakarpattya Ukrayiny [Microbiological monitoring of natural and transformed ecosystems in Transcarpathia, Ukraine]. *Mikrobiolohichnyy zhurnal — Microbiology Journal*, 2, 21–31 [in Ukrainian].
5. Wall, D.H. (2012). *Soil Ecology and Ecosystem Services*. Oxford University Press [in English].
6. Vancura, V., Kunc, F. (Eds.). (1988). *Soil microbial associations. Control of structures and functions*. Elsevier [in English].
7. Steinweg, J.M., Dukes, J.S., Wallenstein, M.D. (2012). Modeling the effects of temperature and moisture on soil enzyme activity: linking laboratory assays to continuous field data. *Soil Biol. Biochem*, 55, 85–92 [in English].
8. Wang, G., Post, W.M. (2012). A theoretical reassessment of microbial maintenance and implications for microbial ecology modeling. *FEMS Microbiol. Ecol*, 81, 610–617 [in English].

9. Zornoza, R., Guerrero, C., Mataix-Solera, J. et al. (2009). Changes in soil microbial community structure following the abandonment of agricultural terraces in mountainous areas of Eastern Spain. *Appl Soil Ecol*, 42, 315–323 [in English].
10. Symochko, L. Hamuda, H.B. (2015). Microbial monitoring of soil as additional tools for conservation biology. *Obuda University e-Bulletin*, 5(1), 177–185 [in English].
11. Aleksandrova, V.D. (1964). Izuchenije smen rastitel'nogo pokrova [Study of land cover changes]. *Polevaya geobotanika [Field Geobotany (Vol. 4)]*. Moskva, Leningrad: Nauka [in Russian].
12. Mirkin, B.M., Rozenberg, G.S. (1978). *Fitotsenologiya. Printsipy i metody [Phytocenology. Principles and Methods]*. Moskva: Nauka [in Russian].
13. Rabotnov, T.A. (1983). *Fitotsenologiya [Phytocenology]*. Moskva: Izd-vo Mosk. un-ta [in Russian].
14. Sukachev, V.N. (1942). Ideya razvitiya v fitotsenologii [The idea of development in phytocenology]. *Sov. Botan*, 1/3, 5–17 [in Russian].
15. Sukachev, V.N. (1964). Osnovnyye ponyatiya lesnoy biogeotsenologii [Basics concepts of forest biogeocenology]. *Osnovy lesnoy biogeotsenologii [Basis of forest biogeocenology]*. — Moskva: Nauka [in Russian].
16. Tansley, A.G. (1935). The use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecology*, 16(3), 284–307 [in English].
17. Pace, N.R. (1997). A molecular view of microbial diversity and the biosphere. *Science*, 276, 734–739 [in English].
18. Fedorov, V.D., Gil'manov, T.G. (1980). *Ekologiya [Ecology]*. Moskva: Izd-vo Mosk. un-ta [in Russian].
19. Clements, F.E. (1973). *Plant succession and indicators*. New-York: Hafner press [in English].
20. Sochava, V.B. (1961). Voprosy klassifikatsii rastitel'nosti, tipologii fiziko-geograficheskikh fatsiy i biogeotsenozov [Classification of vegetation, typology of physical-geographical facies and biogeocenoses]. *Tr. In-ta biol. Ural'sk. fil. AN SSSR — Work's In-t of biol Phil in Ural'sk ASC USSR*, 27, 5–22. [in Russian].
21. Yaroshenko, P.D. (1961). *Geobotanika. Osnovnyye ponyatiya, napravleniya i metody. [Geobotany. Basic concepts, directions and methods.]* Moskva; Leningrad: Izd-vo AN SSSR [in Russian].
22. Dylis, N.V. (1978). *Osnovy biogeotsenologii. [Fundamentals of Biogeocenology]*. Moskva: Izd-vo Mosk. un-ta [in Russian].
23. Sukachev, V.N. (1942). Ideya razvitiya v fitotsenologii [The idea of development in phytocenology]. *Sov. Botan*, 1/3, 5–17 [in Russian].
24. Razumovskiy, S.M. (1981). Osnovnyye zakonomernosti suksessionnoy dinamiki fitotsenozov [The main laws of succession dynamics of phytocenoses]. *Modelirovaniye biogeotsenoticheskikh protsessov [Modeling of biological processes]*. Moskva: Nauka [in Russian].
25. Razumovskiy, S.M. (1981). *Zakonomernosti dinamiki biogeotsenozov [Patterns of dynamics of biogeocenoses]*. Moskva: Nauka [in Russian].
26. Razumovskiy, S.M. (1999). *Izbrannyye trudy [Selected Works]*. Moskva: KMK Scientific Press [in Russian].
27. Davis, M.B., Shaw, R.G. (2001). Range shifts and adaptive responses to Quaternary climate change. *Science*, 292, 673–679 [in English].
28. Delmoral, R., Bliss, L.C. (1993). Mechanisms of primary succession e insights resulting from the eruption of Mount St-Helens. *Adv. Ecol. Res.*, 24, 1–66 [in English].
29. Chapin, F.S., Walker, L.R., Fastie, C.L., Sharman, L.C. (1994). Mechanisms of primary succession following deglaciation at Glacier Bay Alaska. *Ecol. Monogr.*, 64, 149–175 [in English].
30. Turner, M.G., Baker, W.L., Peterson, C.J., Peet, R.K. (1998). Factors influencing succession: lessons from large, infrequent natural disturbances. *Ecosystems*, 1, 511–523 [in English].
31. Sigler, W.V., Crivii, S., Zeyer, J. (2002). Bacterial succession in glacial forefield soils characterized by community structure, activity and opportunistic growth dynamics. *Microb. Ecol.*, 44, 306–316 [in English].
32. Strickland, M., Lauber, C., Fierer, N., Bradford M. (2009). Testing the functional significance of microbial community composition. *Ecology*, 90, 441–451 [in English].
33. Nemergut, D.R., Anderson, S.P., Cleveland, C.C., Martin, A.P., Miller, A.E., Seimon, A., Schmidt, S.K. (2007). Microbial community succession in unvegetated, recently-deglaciated soils. *Microb. Ecol.*, 53, 110–122 [in English].
34. Powlson, D.S., Brookes, P.C., Christensen, B.T. (1987). Measurement of soil microbial biomass provides an indication of changes in total soil organic matter due to straw incorporation. *Soil Biology & Biochemistry*, 19(2), 159–164 [in English].
35. Sakamoto, K., Oba, Y. (1994). Effect of fungal to bacterial biomass ratio on the relationship between CO<sub>2</sub> evolution and total soil microbial biomass. *Biol Fertil Soils*, 17(1), 39–44 [in English].
36. Bailey, V.L., Smith, J.L., Bolton, H.J. (2002). Fungal-to-bacterial biomass ratios in soils investigated for enhanced carbon sequestration. *Soil Biol Biochem*, 34, 997–1007 [in English].
37. Heger, T.J., Imfeld, G., Mitchell, E.A.D. (2012). Bioindication in Soil Ecosystems. *European Journal of Soil Biology*, 49, 1–118 [in English].
38. Brussaard, L., de Ruiter, P.C., Brown, G.G. (2007). Soil biodiversity for agricultural sustainability. *Agriculture Ecosys. Environ*, 121, 233–244 [in English].
39. Demiyanyuk, O.S., Symochko, L.YU., Tertychna, O.V. (2017). Suchasni metodychni pidkhody do otsynuyuvannya ekolohichnoho stanu gruntu za aktyvnisty mikrobiotsenozu. [Modern methodical approaches to evaluation the ecological condition of soil by microbial activity]. *Pytannya bioindykatsiyi ta ekolohiyi — Questions of bioindication and ecology*, 22, 3(6), 55–68 [in Ukrainian].
40. Fierer, N., Bradford, M., Jackson, R. (2007). Toward an ecological classification of soil bacteria. *Ecology*, 88, 1354–1364 [in English].

41. Fierer, N. et al. (2010). Changes through time: integrating microorganisms into the study of succession. *Research in Microbiology*, 20, 1–8. DOI:10.1016/j.resmic.2010.06.002 [in English].
42. Rui, J.P., Peng, J.J., Lu, Y.H. (2009). Succession of bacterial populations during plant residue decomposition in rice field soil. *Appl. Environ. Microbiol.*, 75, 4879–4886. [in English].
43. Forney, L.J., Liu, W.T., Guckert, J.B., Kumagai, Y., Namkung, E., Nishihara, T., Larson, R.J. (2001). Structure of microbial communities in activated sludge: potential implications for assessing the biodegradability of chemicals. *Ecotoxicol. Environ. Saf.*, 49, 40–53 [in English].
44. Schutte, U.M.E., Abdo, Z., Bent, S.J., Williams, C.J., Schneider, G.M., Solheim, B., Forney, L.J. (2009). Bacterial succession in a glacier foreland of the High Arctic. *ISME J*, 3, 1258–1268 [in English].
45. Nakasaki, K., Nag, K., Karita, S. (2005). Microbial succession associated with organic matter decomposition during thermophilic composting of organic waste. *Waste Manag. Res.*, 23, 48–56 [in English].
46. Symochko, L.Y., Fizer, A.I. (2017). Authentic soil microbial communities in primeval forest ecosystems of Uzhanskyi National Nature Park. *Gruntoznavstvo*, 18(3–4), 51–56. DOI: 10.15421/041715 [in English].
47. Symochko, L.Yu., Kalinichenko, A.V. (2018). Soil Microbiome of Primeval Forest Ecosystems in Transcarpathia. *Mikrobiolohichnyi Zhurnal – Microbiology Journal*, 80(3), 3–14. DOI: <https://doi.org/10.15407/microbiolj80.03.003> [in English].
48. Symochko, L.YU., Demyanyuk, O.S. (2018). Mikrobiom ґрунту кул'турних рослин за різних агротехнологій [Soil microbiome of cultural plants under different agrotechnologies]. *Ahroekolohichnyi zhurnal – Agroecological Journal*, 2, 87–93 [in Ukrainian].

Стаття надійшла до редакції журналу 22.01.2020

УДК 502(477:43)

DOI: <https://doi.org/10.33730/2077-4893.1.2020.201268>

## ОСОБЛИВОСТІ ПОШИРЕННЯ РЕГІОНАЛЬНО РІДКІСНОГО ВИДУ ЗНІТУ РОЗМАРИНОЛИСТОГО (*CHAMAERION DODONAEI* (VILL.) HOLUB.) В УМОВАХ КАМ'ЯНЕЦЬКОГО ПРИДНІСТРОВ'Я

Л.Г. Любінська<sup>1</sup>, О.А. Сосула<sup>1</sup>, В.А. Соломаха<sup>2</sup><sup>1</sup> Кам'янець-Подільський національний університет імені Івана Огієнка<sup>2</sup> Інститут агроекології і природокористування НААН

Проаналізовано процес включення регіонально рідкісних видів до офіційних списків раритетних видів Хмельницької обл. Виявлено 168 видів, які потребують охорони на регіональному рівні. Проведено аналіз флори відвалів вапнякового кар'єра біля с-ща Сахкамін (Кам'янецьке Придністров'я) та виявлено 61 вид судинних рослин, наведено родинний спектр, біоморфологічну, екологічну характеристики. Охарактеризовано екологічну та фітоценотичну структури флори. Одним із рідкісних видів Хмельницької обл. є *Chamaerion dodonaei* (Vill.) Holub. Вивчено його біологічні особливості та описано онтоморфогенетичні стани. Встановлено, що проростки з'являються після обнасення, а до завершення вегетаційного періоду переходять в ювенільний та імагурний стани. У наступний вегетаційний рік рослини перебувають в імагурному стані. На третій рік розвитку, у віргінільному стані, формується життєва форма — напівкущик. Проведено аналіз стану популяції виду у межах Нігинського кар'єра. Виявлено лівобічний онтогенетичний спектр популяції. Запропоновано заходи зі збереження виду та створення заказника.

**Ключові слова:** регіонально рідкісний вид, *Chamaerion dodonaei*, популяція, Кам'янецьке Придністров'я.

Збереження генетичних ресурсів та природних екосистем, які зазнають потуж-

ного антропогенного впливу, є одним із найважливіших завдань природоохоронної концепції України. Нині питанням охорони регіонально рідкісних видів приділяється