

**МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ  
ДЕРЖАВНИЙ ВИЩИЙ НАВЧАЛЬНИЙ ЗАКЛАД  
«УЖГОРОДСЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ»**

*Любов Фельбаба-Клушина, Федір Куртяк, Віолета Мірутенко*

**ЕКОЛОГІЯ РОСЛИН З ОСНОВАМИ ПОПУЛЯЦІЙНОЇ БІОЛОГІЇ  
Конспект лекцій**



**Ужгород-2023**

УДК 581.5(075.8)+574.3 Ф 38

**ФЕЛЬБАБА-КЛУШИНА Л.М., КУРТЯК Ф.Ф. МІРУТЕНКО В.С.**  
**Екологія рослин з основами популяційної біології. Конспект лекцій.**  
**Навчальний посібник. – Ужгород, 2023. – 152 с.**

В навчальному посібнику «Екологія рослин з основами популяційної біології» висвітлені теоретичні питання різноманітності екологічних факторів та їх впливу на рослини, ключові морфологічні й фізіологічні прояви пристосувань рослин до різних екологічних умов та у зв'язку з цим їх класифікація на екологічні групи. Представлені відомості про екологічні шкали рослин та індикаторну роль рослин для визначення особливостей місцезростань. Окремими темами подано основи популяційної біології, класифікацію біоморф та приклад екологічного аналізу флори.

**Укладачі:** зав. кафедрою ботаніки, доктор біологічних наук проф. Любов Фельбаба-Клушина, завідувач кафедрою зоології, к.б.н., доц. Федір Куртяк, зав. лабораторією кафедри ботаніки Віолета Мірутенко

**Рецензенти:**

д.б.н., проф. Гапон С.В. Полтавський державний аграрний університет

к.б.н., доц. Царенко О. М. Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН

України

Рекомендовано до друку за рішеннями:

Кафедри ботаніки біологічного факультету ДВНЗ «УжНУ»

(протокол № 11 від 27 червня 2023 року)

Методичної комісії біологічного факультету ДВНЗ «УжНУ»

(протокол № 6 від 28 червня 2023 року).

## ЗМІСТ

|   |     |
|---|-----|
| ВСТУП .....   | 4   |
| Тема 1 Короткий історичний нарис екології рослин та її зв'язок з іншими науками .....       | 6   |
| Тема 2 Закономірності дії екологічних факторів .....  | 11  |
| Тема 3 Роль окремих екологічних факторів у житті рослин. Світло як екологічний фактор. .... | 19  |
| Тема 4 Тепло як екологічний фактор. ....  | 32  |
| Тема 5 Вода як екологічний фактор. ....   | 51  |
| Тема 6 Повітря як екологічний фактор. ....  | 66  |
| Тема 7 Ґрунти як найважливіший комплексний фактор життя рослин                              | 74  |
| Тема 8 Популяція та її основні характеристики. ....   | 95  |
| Тема 9 Вчення про життєві форми рослин. ....  | 110 |
| Тема 10 Основи екологічного аналізу флори судинних рослин .....                             | 124 |
| Список рекомендованої літератури .....  | 144 |

## ВСТУП

Предмет або завдання Екології рослин полягає у з'ясуванні значної кількості взаємозв'язків між рослинами і факторами місцезростання, поясненні й узагальненні їх в усій складності у контексті динаміки.

Предмет Екологія рослин є важливою складовою у формуванні цілісних знань здобувачів освітнього рівня «бакалавр» про рослинний світ, причини його змін під впливом змін навколишнього середовища, зокрема, про причини зникнення того чи іншого виду, або скорочення його ареалу. У зв'язку з цим без знань екології рослин неможливо побудувати правильну стратегію охорони рослин, відновлення їх ареалів, або ценоареалів рослинних угруповань. Екологія рослин лежить в основі рослинництва, декоративного садівництва, лісівництва тощо.

Робоча програма дисципліни Екологія рослин складена у відповідності до освітньої програми Біологія, спеціальності 091 Біологія.

Посібник складається з 10 тем, кожна з яких завершується переліком питань для самоконтролю. У темах висвітлені питання впливу головних екологічних факторів на життя рослин, форми пристосувань до них та класифікації груп рослин за відношенням до того чи іншого екологічного фактору.

У посібнику використані не лише літературні відомості, але й результати власних досліджень популяційних характеристик окремих видів судинних рослин, а також наведені оригінальні дані стосовно екологічного аналізу флори. На титульній сторінці – содник приморський (*Suaeda maritima* (L.) Dumort. (фото Любові Фельбаби-Клушиної, Центральна Угорщина, засолені напівпустелі, вересень, 2023)

### **Очікувані результати навчання**

За результатами освоєння курсу студент має:

- знати планувати і проводити дослідження екологічних особливостей флори регіону та окремих екологічних груп рослин, з'ясовувати їх сучасний стан та пояснювати результати на основі освоєння основ екологічного аналізу, а

також вміти узагальнити й представити результати у вигляді наукового тексту чи презентації;

- знати схему дії головних екологічних факторів на рослинні організми, розрізняти кардинальні точки дії факторів, зони оптимуму і песимуму;
- знати реакції рослин на дефіцит чи надлишок води, різкі коливання температур, дефіцит різних хімічних елементів та пропонувати шляхи подолання кризових ситуацій, опираючись на знання екології рослин;
- знати пояснити різні природні явища і процеси у рослинному покриві, зокрема, причини інвазії того чи іншого виду рослин, чи навпаки, причини зникнення чи скорочення ареалу рослин у контексті його екологічних особливостей на фоні сучасних змін довкілля;
- вміти пов'язувати знання з екології рослин з матеріалом, засвоєним під час вивчення таких дисциплін, як Ботаніка, Фізіологія рослин і біохімія, Анатомія рослин, Загальна цитологія тощо;
- знати застосовувати знання з екології рослин для пояснення особливостей їх будови, зокрема, вміти пояснювати причини видозміни органів в тих чи інших екологічних умовах (перетворення листків у колючки чи луски в умовах посушливого клімату, низькорослість рослин у високогір'ї та в умовах тундри, поверхневість кореневої системи у рослин тайги тощо).
- знати основні закони екології (Закон мінімуму Лібіха, Правило толерантності Шелфорда тощо);
- знати використовувати бази даних з екологічними шкалами та аналізувати різноманітність флори регіону Закарпаття, України та окремих континентів у контексті екологічних характеристик.

## **Тема 1 КОРОТКИЙ ІСТОРИЧНИЙ НАРИС ЕКОЛОГІЇ РОСЛИН ТА ЇЇ ЗВ'ЯЗОК З ІНШИМИ НАУКАМИ**

Про взаємозв'язок рослин і умов зростання писали ще Теофраст (372-278 рр. до н. е.) і Пліній Старший (23-79 рр. н. е.). Зокрема, Теофраст вказував на залежність форм росту рослин від клімату, ґрунту, способів обробітку ґрунту. Він пропонував також елементи екологічної класифікації рослин, розробляв морфологічну термінологію, заклав основи ботанічної органографії.

В часи Арістотеля і Теофраста природознавство було складовою філософії, покликаною дати цілісну картину будови світу і досягло свого найвищого рівня. Арістотель (384-322 р. до н. е.) описав понад 500 видів відомих йому тварин та розповів про їхню поведінку (наприклад, про міграцію і зимову сплячку риб, про переліт птахів тощо).

Перші систематики А. Цезальпіно (1519-1607), Ж. Турнефор (1656-1708), Д. Рей (1627-1705) та інші у своїх працях також вказували на залежність рослин від умов зростання або вирощування. Велике значення для розвитку ботаніки та зоології мала штучна класифікація рослин та тварин, побудована шведським природодослідником К. Ліннеєм (1707-1778).

Ідею про мінливість видів під впливом умов середовища розвивав французький природодослідник Ж. Бюффон (1707-1788). На його думку, переродження видів можливе під впливом таких зовнішніх факторів, як температура клімату, якість субстрату. Французький природодослідник Жан Батіст Ламарк (1744-1829), котрий створив учення про еволюцію живої природи, вважав, що вплив "зовнішніх обставин" є однією з найважливіших причин пристосувальних змін організмів, еволюції тварин і рослин.

Подальшому розвитку екологічного мислення сприяла поява на початку ХІХ ст. біогеографії. Одним із засновників географії рослин був німецький природодослідник, географ і мандрівник А. Гумбольд (1769-1859). Його праці (1807) визначили новий екологічний напрямок у географії рослин. Він ввів поняття "фізіономія ландшафту", котра визначається зовнішнім виглядом рослинності. У схожих загальних і вертикально — поясих географічних

умовах у рослин різних таксономічних груп виробляються схожі "фізіономічні" форми, тобто однаковий зовнішній вигляд. За розподілом та співвідношенням цих форм можна судити про специфіку фізико-географічного середовища.

Основоположними працями з географії рослин є також праці швейцарського вченого Д. Декандоля (1778-1841). У книзі «Нариси, з початкової географії рослин» (1820) він дав визначення понять «місцеперебування» і «місцезнаходження» та розбіжностей між ними. Пізніше Д. Декандоль в книзі «Фізіологія рослин» (1832) систематизував чинники впливу зовнішніх умов на рослини та рослинне середовище. Він обґрунтував виділення окремої науки — епіреології (екології рослинних видів, або аутокології в сучасному розумінні). Середовище ним сприймалося як сукупність умов, що впливають на рослини.

Одним із засновників екології рослин як науки по праву вважається син Д. Декандоля - А. Декандоль.

А. Декандоль (1806-1893) у книзі «Географія рослин» (1855) класифікував, місця існування за такими факторами, як температура, світло, волога, ґрунт. Як і Гумбольдт, він вважав, що кліматичні фактори (перш за все температура) обмежують розповсюдження рослин. Від А. Декандоля почалося вивчення впливу експозиції схилів на межі розповсюдження рослин, приуроченості рослин до різних типів ґрунту. Він перший вказав на більш високу екологічну практичність рослин порівняно з тваринами.

Перемога еволюційного вчення Ч. Дарвіна після виходу його книги "Походження видів шляхом природного добору" 1859 р. ознаменувала новий етапе розвитку екології. Екологія рослин, що зародилася в надрах ботанічної географії, перетворилась у самостійну науку, яка вивчала переважно пристосування (адаптацію) рослин до умов середовища.

Якщо до початку ХІХ ст. вважали, що головне значення в розповсюдженні рослин на планеті мають кліматичні фактори (тепло, опади), в міру вивчення подібних за кліматом регіонів та їхньої рослинності, все

більшу роль почали відводити ґрунтовим факторам (наявність гумусу, засоленість ґрунтів, вічна мерзлота, рівень ґрунтових вод тощо). У 1895 р. вийшла в світ книга датського вченого Й.Е. Вармінга «Розподіл рослин в залежності від зовнішніх умов (Екологічна географія рослин)», в якій він визначив завдання екології, відрізняючи при цьому «Екологічну географію від флористичної».

Значний внесок у розвиток екології рослин зробив вчений Б.О. Келлер, який вважається одним із засновників екологічної школи у вітчизняній науці.

Ще в 1907 р., вивчаючи рослинність, він перший застосував метод екологічних рядів. У 1935 р. в статті «Динамічна екологія» Б. Келлер навів розгорнуте визначення екології рослин: «Екологія вивчає особливості форми, будови, хімізму і всього життя рослин та певні характеристики поєднання оточуючих зовнішніх факторів у їхній тісній взаємодії, в їхньому загальному русі та перетворенні». За Келлером, рослина і середовище являють собою динамічну єдність, або єдність, яка ґрунтується на боротьбі протилежностей (рослина завжди перебуває в певному протиріччі з оточуючим середовищем, і пристосування рослин до середовища треба розглядати в динаміці).

У другій половині минулого століття результатом накопичення відомостей про відношення рослин до екологічних факторів стало створення екологічних шкал та поділ рослин на екологічні групи (Ellenberg, 1975).

Ще у 2001 році в Україні розпочато випуск багатотомної праці «Екофлора України». Найновішою працею, де узагальнені відомості про екологію рослин, які трапляються в межах України, є праця українського вченого академіка НАН України проф. Дідуха Я. П.

**Зв'язок екології рослин з іншими науками.** Екологія рослин для вивчення окремих факторів (температури, світла, вологості тощо) застосовує відповідні методи, котрі спираються на досягнення ботаніки, фізики, хімії, метеорології, кліматології, ґрунтознавства. Останнім часом дуже широко застосовують математичні методи, за допомогою яких успішно проводиться прогнозування, моделювання та ін. З біологічних наук екологія рослин



найтісніше пов'язана з фізіологією рослин, не зважаючи на те, що екологія рослин проводить свої дослідження в суворо контрольованих умовах (*in vitro*), а екологи в природних умовах, що постійно змінюються. Рослина в природних умовах не може бути ізольована від інших організмів, і тому еколог завжди повинен враховувати конкурентні взаємозв'язки виду, що вивчається в угрупованні. Екологічні дослідження (особливо з прикладної екології) більш значущі для народного господарства. З українських екологів значний внесок у цей напрямок зробили А.В. Капля, О.В. Брайон, М.М. Мусієнко та ін.

**Зв'язок екології рослин із фітогеографією.** Хоча екологія рослин і виникла з фітогеографії, між ними є відмінності. Зокрема, фітогеографія констатує різницю між двома місцезростаннями за набором видів, а еколог вивчає причини такої різниці, пов'язані з умовами існування, виникнення і формування життєвих форм рослин. Якщо фітогеографія, як правило, оперує з систематичними (таксономічними) одиницями, то екологія звертається до життєвих форм (екобіоморфи), екотипів, популяцій, фітоценотипів, біогеоценозів тощо. Оскільки екологів цікавлять питання еволюції, стає очевидним зв'язок екології рослин із палеонтологією та палеоботанікою. На відміну від морфології рослин (включаючи анатомію), екологія рослин вивчає не особливості будови рослин, а вплив середовища на будову того чи іншого органу або організму в цілому, на становлення життєвих форм рослин.

В останні десятиріччя виникла екологічна анатомія та екологічна еволюційна морфологія рослин, куди відносять учення про життєві форми рослин, (праці І. І. Серебрякова, С.М. Зиман, І.Г. Білика, Д.А. Афанасьєва, В.В. Осичнюка, В.М. Голубєва, В.С. Ткаченка та ін.).

Необхідно також відзначити взаємозв'язок екології та еволюції, екології та інтродукції рослин. З екологією рослин тісно пов'язана систематика рослин, оскільки еколог завжди повинен знати точне систематичне положення об'єкта, що вивчається, його місце у філогенетичній системі. З іншого боку, екологія рослин сприяє розвитку систематики рослин, завдяки широкому розповсюдженню еколого-географічного методу дослідження. Важливе

значення в екології рослин мають методи ботанічної географії та ареалогії, які успішно розроблялися професором В.І. Чопиком.

**Значення екології рослин.** Дослідження з екології рослин мають велике значення для подальшого інтенсивного розвитку сільського та лісового господарство, раціонального використання земель і природних ресурсів, для охорони навколишнього середовища, розробки рекомендацій щодо рекультивації порушень земель та ландшафтів, відновлення рослинності на цих землях. Такі дослідження необхідні для розв'язання багатьох проблем існування та виживання людства, вони допомагають створити науково-теоретичну базу для вивчення стану та прогнозування сукцесійних змін рослинного покриву Землі, в умовах глобального впливу на нього техногенного навантаження, для збереження рослинного різноманіття й оптимізації рослинного покриву, для збереженні самого життя на нашій планеті.

#### **Питання для самоконтролю**

1. Роль Ж. Бюффона у розвитку екології рослин.
2. Головні ідеї А. Гумбольта в екології рослин.
3. Кого із вчених вважають засновником екології рослин як науки і чому?
4. Які ідеї В.В. Докучаєва та його послідовників мали ключове значення для розвитку екології рослин?
5. Роль І.І. Серебрякова у розвитку екології рослин.
6. Хто запропонував термін «фітоценологія» і хто заклав основи вчення про фітоценози?
7. Внесок М.І. Голубця у розвитку екології рослин
8. Як пов'язана екологія рослин з іншими науками?
9. Що таке екологічні шкали та їх значення у сільському господарстві та інших галузях народного господарства.
10. Значення екології рослин для розвитку народного господарства.

## Тема 2. ЗАКОНОМІРНОСТІ ДІЇ ЕКОЛОГІЧНИХ ФАКТОРІВ

1. **Екологічні фактори (принаймні, основні з них, або провідні) тісно взаємодіють між собою.** Звичайно зміна одного з них спричиняє зміну іншого (інших). Тому для вивчення реакції рослин на той чи інший фактор необхідно по мірі можливості виділяти той фактор, що вивчається. У природних умовах зробити це буває важко.

2. **Екологічні властивості особин (видів) змінюються залежно від віку та життєвого стану.** Отже, необхідно спостерігати пік певного екологічного фактору на рослину, що вивчається, в онтогенезі.

3. Дія одного екологічного фактору може бути лише частково компенсована дією іншого (так званий «ефект часткової компенсації»), але повна заміна одного фактору іншим неможлива. Останнє відзначив **В.Р. Вільямс**, котрий сформував **закон незамінності екологічних факторів**. Ефект компенсації може проявлятися при комплексній дії середовища. Це виявляється у схожості результатів від дії різних факторів. Наприклад, у пустелі нестача опадів частково компенсується підвищеною вологістю повітря вночі; на півночі довге літнє освітлення частково компенсує нестачу тепла в продуктивності фотосинтезу. Однак це не заміщення одного фактору іншим, а прояв подібного біологічного ефекту, або ефекту часткової компенсації фактору.

4. **У взаємовідносинах рослин із середовищем їхнього перебування, тобто з екологічними факторами, рослини завжди ведуть себе активно:** вони не лише зазнають впливу середовища, але й самі впливають на нього, змінюють його в тому чи іншому напрямку. Наприклад, накипні лишайники, що поселяються на камінні, в процесі обміну речовин виділяють органічні кислоти, які прискорюють руйнування субстрату; одиноке дерево, затінюючи простір під кроною, змінює його мікроклімат, склад ґрунту тощо.

Найбільш сильний вплив на середовище справляють рослинні угруповання. Так, у лісовому фітоценозі створюється особливий мікроклімат,

різко відмінний від умов відкритого простору за режимом освітлення, температурним, вологості та іншими факторами середовища.

**5. Кожний екологічний фактор має кількісну характеристику, діапазон дії, обмежений точками мінімуму і максимуму, які відповідають крайнім значенням даного фактору, при яких можливе існування рослини** (рис. 2.1). Точка на осі ординат, яка відповідає кращим параметрам життєдіяльності рослин показує оптимальну величину фактору — це точка оптимуму. Точки мінімуму, оптимуму та максимуму складають три кардинальних точках, які визначають можливості реакції організму на даний фактор.

6. Амплітуду умов існування виду від мінімуму до максимуму інколи називають **«екологічною валентністю виду»**, але останнім часом частіше вживають термін «межі толерантності виду», тобто його витривалості. Виходячи з цього терміну, види можна поділити на еврибіонтні ( повсюдно поширені) та стенобіонтні (приспособані до певних умов існування). Перші є високо толерантними видами, вони мають широкі межі толерантності, завдяки чому можуть існувати в різноманітних умовах навколишнього середовища, а другі мають вузьку екологічну амплітуду і зрідка зустрічаються, оскільки є пристосованими до певних умов середовища і можуть жити в цих умовах лише при дуже незначних коливаннях його факторів (температури, освітлення, тиску тощо).

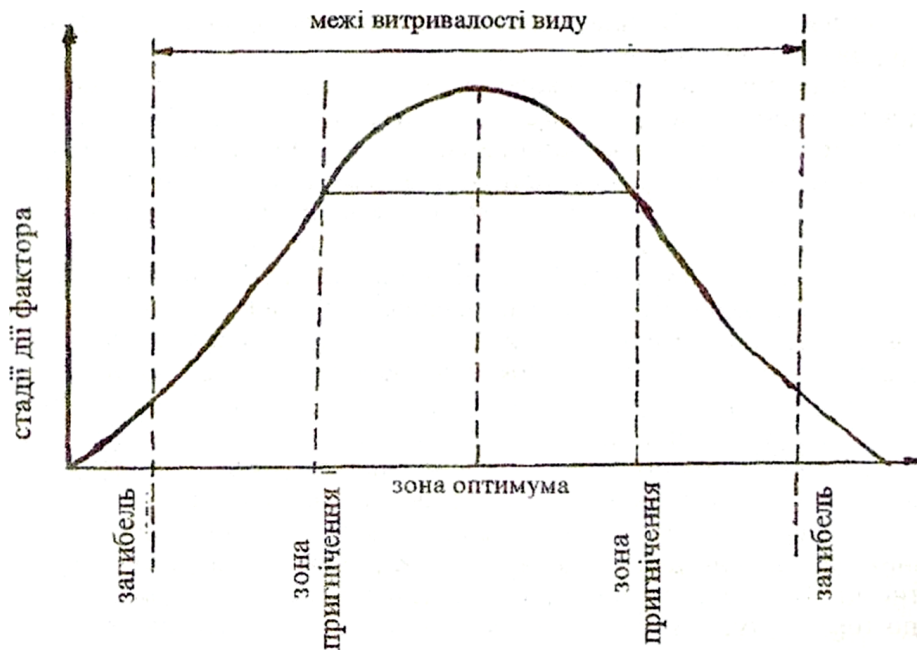


Рис.2.1. Межі витривалості видів в залежності від дії екологічних факторів

Оптимум для еври- та стенобіонтних видів необов'язково збігається з середнім значенням фактору і може бути зміщеним у бік максимуму або мінімуму. За цим показником розрізняють холодостійкі та теплолюбні види, світлолюбні та тіньовитривалі. Екологічний optimum може змінюватись залежно від віку, статі, пори року тощо. Наприклад, бруслина взимку здатна переносити морози до  $-22^{\circ}\text{C}$ , але влітку гине при температурі  $3^{\circ}\text{C}$ .

7. Якщо фактори змінюються в певному напрямку (наприклад, при просуванні з півдня на північ), то ці зміни можуть частково нівелюватися тим, що види у відповідних (різних) частинах ареалу займають найбільш сприятливі (локально-кліматичні) для свого існування місця. Наприклад, степові рослини плакорів (центральної частини ареалу) з просуванням на північ поселяються на південних схилах, на більш теплих вапнякових ґрунтах. Аналогічній закономірності підпорядковуються цілі фітоценози. Це явище називають «правилом випередження».

8. Визначаючи вплив екологічних факторів, важливо враховувати так зване **явище наслідку**, оскільки результати взаємодії між рослинами та середовищем є необоротними. Так, несприятливі умови при утворенні насіння або при закладанні зимуючих бруньок (плодушок) у даному вегетаційному

сезоні великою мірою вплинуть на ті рослини, котрі виростуть з цього насіння в наступному році, або позначаться на плодоношенні. Значення екологічного фактору при цьому визначається часом та повторюваністю його екстремальної дії, при чому короточасні, випадкові впливи можуть минути безслідно. Тривалі екстремальні впливи, що повторюються в ряді поколінь (особливо в певні періоди життя та в одному напрямку), спричиняються до якісних змін, котрі через систему: генетичне навантаження – рекомбінація генів – мутації, природний добір – можуть привести до утворення нових екотипів: форми рослин і навіть нових біотипів (різновидів, підвидів, видів).

**9. Значущість екологічних факторів різна для різних видів рослин у різних умовах існування.** Одні з них можуть бути провідними, інші – супутніми. Так, для проростання культурних злаків провідним фактором буде температура; в період колосіння і цвітіння – ґрунтова волога; під час дозрівання – вміст поживних речовин у ґрунті.

Серед екологічних факторів також виділяються обмежуючі фактори, якими визначаються можливості існування виду в екстремальних умовах. Навіть невеликі коливання такого фактору виявляються “вузьким місцем” в екології виду. Отже, до зміни обмежуючих факторів організми особливо чутливі. Розповсюдження ряду рослин на північ обмежується низькими температурами, а копитних тварин – товщиною снігового покриву. Нерідко обмежуючим фактором опиняються біотичні явища, такі, як конкуренція за поживні речовини, відсутність запилювачів для квіткових рослин; розповсюдження бобових рослин в Арктиці обмежується областю розповсюдження їхніх запилювачів – джмелів. Встановлення обмежуючих факторів дуже важливе для практик сільського, лісового, мисливського та рибного господарства, оскільки вживши заходів щодо їх позитивної зміни, можна підвищувати продуктивність рослин і тварин.

Лісосмуги, наприклад помітно змінюють мікроклімат, ґрунтові умови, режим вологості не тільки в межах цих смуг, але й на прилеглих до них полях. Лісосмуги захищають поля від сильних вітрів, на них накопичується більше

снігу, а отже, більше вологи в ґрунті, му ґрунт менше руйнується від вітрової ерозії.

#### **10. «Закон мінімуму» та «принцип обмежуючих факторів»**

На початку ХХ ст. відомий німецький фізіолог і агрохімік Е.А. Мітчерліх відзначив, що врожай рослин залежить від сукупної дії всіх екологічних факторів, і сформулював відповідне правило. Але в ньому не враховувалось, що найбільший вплив на врожай справляють фактори які в даному місці існування знаходяться в мінімумі (вузькі місця). Думка про те, що витривалість організму визначається найслабшою ланкою в ланцюгу його екологічних потреб, уперше була висловлена ще і 1846 р. німецьким хіміком, одним з творців агрохімії, автором теорії мінерального живлення рослин Ю. Лібіхом (1846. 1855). Він писав: «Елементи, що повністю відсутні або знаходяться в недостатній кількості, перешкоджають іншим поживним сполукам виявити відповідний ефект або зменшують їхню споживну дію». Цей принцип одержав назву «закону мінімуму» і стосувався хімічних елементів. Пізніше це правило поширилося на всі екологічні фактори. У даний час прийнято брати до уваги не “закон мінімуму”, а загальний принцип обмежуючих факторів, сформульований Блекманом (Blackman, 1905). Ці фактори мають особливо велике значення в зонах песимума виду.

Лібіх звернув увагу на обмежуюче значення того фактору, що знаходиться у мінімумі. Шелфорд показав, що не тільки фактор у мінімумі але й фактор, що знаходиться в максимумі, може бути обмежуючим. Шелфорд сформулював так званий закон толерантності, згідно з яким, відсутність або неможливість зростання виду визначається як нестачею так і надмірною кількістю будь-якого з факторів, що мають рівень близький до межі припустимого для даного організму. Інакше кажучи кожний фактор, рівень якого наближається до меж толерантності (витривалості), або виходить за ці межі, можна назвати обмежуючим.

**11. У природі існування того чи іншого організму залежить не тільки від вмісту необхідних поживних речовин, співвідношення стану**

**критичних фізичних факторів, але і від діапазону толерантності (стійкості) самого організму до тих та інших компонентів середовища, тобто від спадкової природи виду.** Конкретні відношення між видами у несприятливому напрямку можуть проявлятися у перехопленні світла, води, поживних речовин.

12. Вчення про екологічні оптимуми. Ареали видів.

**Екологічна валентність видів визначає розподіл їх за умовами існування, тобто обумовлює максимальну участь у фітогенезі (в певних умовах зростання).** Конкурентні відносини можуть проявлятися головним чином через зміни умов існування

Термін «ареал» (від area – площа, простір) виражає кілька понять різного обсягу. У найширшому тлумаченні він означає поширення видів тварин, рослин, корисних копалин тощо. Стосовно до біології ареал може означати: 1) область поширення систематичної групи живих організмів (виду, роду і т. п.); 2) область географічного поширення (територія або акваторія) особин певного виду, що розглядається незалежно від ступеня постійності перебування в ній виду, крім тих місцевостей, куди цей вид потрапив випадково (шляхом занесення, зальоту тощо); 3) ареал екологічний (регіон, де вид може існувати за сприятливих для нього умов незалежно від того, де знаходиться цей регіон і чи може він туди потрапити; 4) фізіологічний оптимум. Під останнім розуміють зону поширення виду за відсутності конкуренції. Такий ареал може бути лише штучно створеним (наприклад, чисті посіви або посадки одного виду. Його називають потенційним, тобто можливим для певного виду за умови відсутності конкуренції. Звичайно потенційна область поширення завжди більша, ніж фактична, так як потенційна екологічна ніша завжди ширша, ніж реалізована). Крім того, відрізняють ареал фітоценотичний або синекологічний (фактичний). Це ареал, наявний у даний час, тобто екологічний ареал, який насправді існує в умовах конкуренції компонентів фітоценозу. Наприклад, типчак вважають ксерофітом (рослиною, що живе в засушливих місцевостях), і на наших луках він росте, як правило, на



підвищених гривах, тобто на порівняно більш сухих місцях. Однак, на місцях порівняно більше забезпечених вологою, він розвивається набагато краще. Отже, типчак є лише посухостійкою рослиною, витривалішою, ніж інші види, за низької забезпеченості водою.

Окремі організми та їх угруповання при взаємодії з середовищем підтримують гомеостаз – відносну сталість фізико-хімічних та біологічних властивостей внутрішнього середовища організму або (в ширшому обсязі) внутрішню динамічну рівновагу природної системи. У процесі еволюції постійно вдосконалювались механізми адаптації організмів до умов існування. Цей історичний процес торкався пристосування організмів не лише до абіотичних факторів, але й до сумісного існування різних видів. Інакше кажучи, на сухих місцезростаннях типчак найбільш конкурентно спроможний, а на більш вологих – не витримує конкурентної боротьби з більш вологолюбними видами. Це й є проявом екологічного (синекологічного) оптимуму (або ареалу).

В екології рослин дуже важливо враховувати потенційний, аутокологічний ареал. Наприклад, існують такі види рослин, котрі мають невелику конкурентну здатність і при доброму розвитку домінуючих видів вони майже непомітні. Однак, тільки-но послаблюється життєздатність та конкурентна спроможність ценопопуляцій домінуючих видів, ці види дуже швидко заселяють звільнені ділянки ґрунту. За Д. Граймом та Л.Г. Раменським виділяють три відміни фітоценотипів: Леви (віоленти) – силовіки, верблюди (патієнти) – терпеліви, шакали (експлеренти) – виповнюючі.

Звичайно прийнято відрізнати два види конкуренції — внутрішньовидову та міжвидову.

За внутрішньовидової конкуренції ліквідуються всі слабкі особини даного виду, і залишаються тільки найсильніші, завдяки чому підтримується та забезпечується існування виду. Конкурентна спроможність видів певною мірою залежить від умов місцезростання, тому будь-яка залежність між конкурентною здатністю двох видів відсутня: в одному випадку вид А

пригнічує вид Б, а в іншому навпаки. Однак внаслідок свого фізіологічного (потенційного) оптимуму кожен вид може значно розширити своє розповсюдження, якщо міжвидова конкуренція зникає або значно послаблюється. Природні взаємовідносини видів (та поширення їх) зрідка визначаються прямою дією умов зростання, або екологічними факторами. Частіше вони залежать від наявності (відсутності) співучасників конкуренції. Екологічні фактори змінюють конкурентна здатність виду, і тому вони лише побічно впливають на його поширення. Лише там, де співучасники конкуренції послаблюють свій вплив, поширення виду обумовлюється оточуючими екологічними факторами. У цьому випадку проявляється потенційний оптимум, або екологічна амплітуда (валентність) виду. Там, де рослина (вид) у природних умовах розповсюджується найбільш широко і нормально розвивається, знаходиться її фітоценотичний ареал (або ценоареал); в інших випадках життєвість рослини знижується. Вся різноманітність впливів з боку конкурентів, яких зазнає даний вид у певному місці зростання та які обумовлюють його розвиток, називається тиском або гнітом конкуренції. Вона може зсувати екологічний (фітоценотичний) оптимум у той чи інший бік. Таким чином, екологічні фактори місцезростання не обумовлюють розповсюдження виду, але від них залежить його конкурентоспроможність, що побічно визначає його позицію у фітоценозі (наприклад, взаємодія тонконога з кострицею червоною).

#### **Питання для самоконтролю**

1. Що таке *"ефект часткової компенсації"*?
2. Поясніть явище екологічної валентності виду
3. Межі витривалості виду. Кардинальні точки
4. Поясніть суть правила передування
5. Поясніть суть понять «провідні та супутні екологічні фактори» у житті рослин у різні періоди онтогенезу.
6. Що означає поняття «фітоценотичний ареал виду»
7. Що таке екологічні оптимуми і як це пов'язано з поняттям «ареал виду»

### Тема 3. РОЛЬ ОКРЕМИХ ЕКОЛОГІЧНИХ ФАКТОРІВ У ЖИТТІ РОСЛИН. СВІТЛО ЯК ЕКОЛОГІЧНИЙ ФАКТОР

Ще у першій половині минулого століття було виявлено, що основними поглиначами сонячної енергії є хлорофіл та інші пігменти. Крім того, хлорофіл передає поглинені кванти світла молекулам діоксиду вуглецю, які проникають у хлоропласти листка. Розклад  $\text{CO}_2$  у хлоропластах відбувається внаслідок удару (поштовху), котрий має місце при поглинанні світлового кванта. Фотосинтез являє собою багатоступінчатий окислювально-відновлювальний процес і процес розкладу діоксиду вуглецю та води під впливом променистої енергії Сонця. Послідовний синтез вуглеводнів виражають такою сумарною формулою:



Всі живі істоти, включаючи людину, живуть за рахунок органічних речовин автотрофів і кисню, який ними виробляється. Грунт також зобов'язаний своїм існуванням цій самій органічній речовині, яку виробляють автотрофи та яку руйнують гетеротрофи.

Світло впливає також на форму рослини, її спрямування, внутрішню структуру тканин листка, розмір хлоропластів та розміщення їх у клітинах. Від світла залежить розподіл рослин в середині угруповання, положення того чи іншого виду, яке визначається його конкурентоспроможністю у боротьбі за світло. З деякими особливостями світлового режиму (фотоперіодизм) тісно пов'язане географічне поширення рослин. Для продуктивного фотосинтезу та повноцінного перебігу багатьох інших процесів у рослинах, велике значення має характер освітленості та інтенсивності світла в даному місцезростанні, оскільки рослини дуже чутливо реагують на цей фактор. За 1 люкс приймається освітленість, створювана світловим потоком в 1 люмен, рівномірно розподіленим на площині  $1 \text{ м}^2$ . У природних місцезростаннях освітленість вимірюється тисячами люксів. Визначають її люксиметрами, що мають селеновий елемент, котрий під впливом світла створює деякий

потенціал, що передається на амперметр. Типову для виду освітленість називають світловим забезпеченням. Звичайно воно визначається у відсотках від повної освітленості. Як інші екологічні фактори, світлове забезпечення має свої кардинальні точки  $Z_{\min}$ ,  $Z_{\text{opt}}$ ,  $Z_{\max}$

У різних місцях існування інтенсивність радіації та її спектральний склад і час освітлення рослин та інше не однакові. У зв'язку з тим достатньо різноманітні і пристосування рослин дожиття при тому чи іншому світловому режимі.

**Групи рослин за вимогою до світла.** За вимогами до світла відрізняють три основні групи рослин: світлолюбні, або геліофіти (He), тіньовитривалі і тіньолюбні, або сціофіти (Cs). Є ще факультативні види – геліосціофіти та сціогеліофіти (HeCs та CsHe).

1. Світлолюбні види, або геліофіти, ростуть і краще розвиваються на відкритих місцях, тобто при повному освітленні ( $Z_{\text{opt}}=100\%$ ). Однак так буває не завжди, інколи світлолюбні види ростуть у тіні, за таких обставин серед геліофітів з'являються облігатні та факультативні форми.

2. Тіньовитривалі види можуть рости при повному освітленні, але краще розвиваються при деякому затіненні,  $Z_{\max}$  таких видів дорівнює 100%, а  $Z_{\text{opt}}$  менше 100%. Це достатньо розповсюджена і досить пластична група.

3. Тіньолюбні види, або сціофіти, ніколи не ростуть при повному освітленні, тобто в них  $Z_{\max}$  завжди менше 100%, і вони заходять у більш глибоку тінь порівняно з тіньовитривалими видами. Сціофіти, як і геліофіти, бувають облігатними і факультативними.

Геліофіти і сціофіти мають багато своєрідних рис і значною мірою різняться морфологічно й анатомічно. Світлолюбні рослини зустрічаються в сухих степах та пустелях, де внаслідок високої температури в період вегетації та недостатньої кількості вологи рослинний покрив зріджений, а отже, рослини не затіняють одна одну. В лісовій зоні світлолюбних рослин мало, причому частіше вони зустрічаються на схилах південної експозиції, відкритих ділянках тощо.

Листки світлолюбних рослин мають значно більше механічних тканин, густішу сітку жилок, ніж листки тіньолюбних, в них товста кутикула, багатошаровий епідерміс. Для відбиття або пом'якшення дуже інтенсивного світла вони мають блискучу поверхню, восковий наліт, опушення. У багатьох степових рослин листя спрямоване до світла верхівкою, є й так звані компасні рослини, листкові пластинки яких повернуті до Сонця вузьким краєм.

Все життя на Землі підтримується завдяки енергії, яка випромінюється Сонцем і досягає біосфери. Для створення біомаси та життєдіяльності всіх організмів, що беруть участь у харчовому ланцюзі, достатньо тієї порівняно невеликої кількості сонячної енергії, котра уловлюється рослинами в процесі фотосинтезу. Ця частина поглинутої променевої енергії закріплюється у формі хімічних зв'язків (або сполук). Значно більша кількість радіації відразу ж перетворюється в тепло, частина якого витрачається на випаровування води, а решта — на підвищення температуру земної поверхні. Таким чином сонячна радіація є джерелом енергії, за рахунок якої на Землі підтримується тепловий баланс, відбувається водний обмін та створюються і перетворюються органічні речовини, що робить можливим формування середовища, здатного задовільнити життєві потреби організмів.

У біосферу проникають сонячні промені з довжиною хвиль приблизно 0,29-3,0 мкм. Промені з короткими хвилями поглинаються озоновим шаром у верхніх шарах атмосфери та киснем повітря, а межа в області довгих хвиль залежить від вмісту в повітрі водяної пари та двоокису вуглецю. Біля 40-45% сонячної енергії, що випромінюється, припадає на область від 380 до 720 нм. Цю частину спектра ми сприймаємо як видиме світло. Пігменти хлоропластів поглинають промені з довжиною хвиль приблизно 380-740 нм. Випромінення з такою довжиною хвиль називають фотосинтетично активною радіацією (ФАР). До ФАР з боку більш коротких хвиль примикає ультрафіолетова радіація (УР), а з боку більш довгих хвиль — інфрачервона (ІР).

Радіація, що досягає ґрунту (або рослинного покриву), лише приблизно наполовину може складатись з прямих сонячних променів, які без перешкод

пройшли крізь атмосферу, а решта її — світло неба, розсіяне у повітрі та хмарах.

*Сукупність прямої сонячної радіації та розсіяного світла називають сумарною радіацією.*

У забезпеченні радіацією спостерігаються великі регіональні і локальні відмінності залежно від географічної широти місцевості, висоти над рівнем моря, рельєфу місцевості на ступеня хмарності. У середніх широтах, зокрема, до гладкої поверхні на рівні моря надходить приблизно  $900 \text{ Вт/м}^2$  ( $1,3 \text{ кал/см}^2/\text{хв}$ ) сумарної радіації). Рослини, що зростають у тіні, опівдні при потужному прямому світлі та високій температурі повертають листові пластинки плоским боком до джерела світла. Листя тіньолюбних рослин більш тонке, кутикула відсутня або слабо розвинена, механічних елементів набагато менше. Встановлені деякі закономірності щодо потреб рослин у світлі. Так, чим несприятливішими є інші екологічні фактори (особливо температура), тим більшою є потреба у світлі. Крім того, здатність переносити затінення залежить від рівня та якості мінерального живлення: чим ґрунт багатший, особливо недоступний азот, тим більше затінення виносить вид. Потреба у світлі більша в рослин, які ростуть на бідних кислих ґрунтах.

### **Фотоперіодизм і групи рослин за типом фотоперіодичної реакції.**

Для розвитку рослин велике значення має не лише загальна кількість енергії та інтенсивність світла, але й якісний (спектральний) склад радіації. Інтенсивність радіації та її спектральний склад залежать від географічної широти місцевості. Довжина дня на екваторі дорівнює 12 год і чим далі від екватора до полюсів, тим довший літній день, тобто триваліше освітлення протягом вегетаційного сезону. Тривалість дня, або фотоперіод, неоднакова протягом року і рослини не байдужі до цього фактору. *Здатність рослин реагувати на співвідношення між довжиною дня та ночі одержала назву фотоперіодичної реакції, а коло явищ, які регулюються довжиною дня, - фотоперіодизмом.* У 1920 р. американські біологи В. Гарнер та Н. Аллар експериментально довели специфічний вплив довжини дня і значення для

рослин зміни дня і ночі, світла і темноти, або фотоперіодизму («photos» — світло; «period» — кружний шлях, обертання, чергування). Світлова частина доби є періодом обігріву, а нічна — періодом охолодження, внаслідок чого фотоперіодизм супроводжується теплоперіодизмом. Фотоперіодична реакція притаманна рослинам різних систематичних груп та життєвих форм (квіткових, мохоподібних, водоростей).

За типом фотоперіодичної реакції виділяють три групи рослин:

1. **Рослини довгого дня.** В них цвітіння настає, якщо тривалість дня не менше 12 годин, такими є північні види. З культурних рослин — це картопля, пшениця, шпинат. За умов короткого дня такі рослини утворюють багато вегетативної маси, але не квітують і не плодоносять.

2. **Рослини короткого дня.** Для переходу до цвітіння їм потрібна тривалість дня менше 12 годин. Здебільшого це південні рослини, котрі не квітують за умов довгого дня (наприклад, коноплі, тютюн тощо).

3. **Проміжна група, або фотоперіодично нейтральна.** Цвітіння в рослин цієї групи настає при будь-якій тривалості дня (наприклад, томат, кульбаба та інші). Здебільшого це види-космополіти.

Таким чином, фотоперіодизм пов'язаний з географічною широтою і великою мірою визначає розповсюдження видів. Очевидно, що види з нейтральною фотоперіодичною реакцією можуть мати ширше розповсюдження.

На відміну від тепла та води, світло падає на всю поверхню Землі повсюдно в найбільш достатній кількості; на Землі фактично немає такої зони, де б для росту та розвитку рослин не вистачало світла. Тому воно відіграє більшу роль у розповсюдженні рослин на малих площах (у фітоценозах), ніж для розподілу рослинності за зонами та підзонами. **У природних умовах при інтенсивному освітленні на фотосинтез використовується в середньому 1-2%, а при більш низькій інтенсивності світла — до 10% променистої енергії Сонця. Останні 90-99% поглиненої листям променистої енергії переходять у теплову і витрачаються на транспірацію води та інші**

**фізіологічно- біоактивні процеси.** Закономірно, що види, які зростають на півночі ( $60^\circ$  північної широти), є рослинами довгого дня, бо їх короткий вегетаційний період збігається з тривалою довжиною дня.

У середніх широтах ( $35-40^\circ$  північної широти) зустрічаються рослини як довгого дня, так і короткого. Тут весняно- або осінньоквітучі види належать до рослин короткого дня, а ті, що квітнуть в середині літа — до рослин довгого дня. При вивченні ареалів необхідно враховувати фотоперіодизм, як один з факторів, що впливає на розподіл рослин по поверхні Землі.

Слід визначити, що кліматичні зони суттєво відрізняються за інтенсивністю та періодичністю освітлення, з одного боку, та у ефективністю фотосинтезу і продуктивністю рослин — з другого. За характером фотосинтезу рослини поділяються на типи: С-3, С-4, САМ (відповідно до шляхів метаболізму).

Більшості рослин притаманний пентозофосфатний шлях фотосинтезу (цикл Кальвіна), внаслідок якого утворюються дві молекули 3-фосфогліцеїнової кислоти, з трьома молекулами вуглецю кожна (звідси й назва С-3 шлях). У подальшому при відновленні, через ряд проміжних реакцій, утворюється 3-фосфорно-гліцериновий альдегід, котрий використовується як основа для синтезу різних вуглеводнів.

У 30-ті роки ХХ ст. був виявлений особливий тип добової зміни кислотності клітинного соку та особливий шлях метаболізму в негалофітних сукулентів з родини *Crassulaceae*, зокрема в *Bryophyllum calicinum*. Цей шлях дістав назву “Crassulaceae acid metabolism” або (скорочено) — “САМ-шлях”. Цей шлях метаболізму притаманний сукулентам (особливо родинам *Bromeliaceae*, *Orchidaceae*, *Cactaceae*, *Aizoaceae*, *Asclepiadaceae*) та видам переважно жарких, сухих місцезростань, які не витримують морозів

**Світло та життєві функції рослин. Проростання насіння.** Насіння багатьох рослин при намочуванні та набуханні, стає чутливим до світла. В деяких випадках світло покращує проростання насіння, а в інших навпаки — гальмує.



Встановлено, що насіння сосни найбільш енергійно проростає при освітленні, як наприклад, і насіння моркви, кінського каштана, шавлю, ялини тощо. В насіння коров'яка і салату ростові процеси не починаються без світлової стимуляції, тим часом як багато лілійних, примул, гарбузових краще проростають у темряві, як і однорічник стоколос. Якщо для проростання насіння тютюну достатньо лише 0,01 секунд дії світла, то насіння тонконога лучного починає проростати після тривалої дії цього чинника.

Деякими дослідженнями було встановлено, що вплив світла на проростання насіння може бути замінений: температурним впливом, дією кисню, нітратів, зниженням кислотності тощо.

**Ріст.** Наприклад, сходи ялини в ялиновому лісі гинуть через нестачу світла, оскільки запас поживних речовин у насінні дуже малий, а пластичні речовини в молодих паростках не накопичуються за недостатньої освітленості. Тому сіянці ялини найкраще зростають на вирубках. За значної освітленості пригнічується витягування меживузлів, що позначається на довжині пагону. Зниження рівня освітленості впливає на інтенсивність фотосинтезу, а це у свою чергу, позначається на прирості деревних порід. Так, приріст не спостерігався (тобто баланс органічних речовин був нульовим) у берези і осики при 3% освітленості, а в каштана кінського і липи — при 2%. При граничному затіненні (лише 0,5% освітленості) у багатьох деревних порід вже відзначалася етіоляція пагонів та цілих рослин. Від умов освітлення фітоценозу великою мірою залежить конкурентна спроможність рослин у ньому.

Геліотропізм, або фототропізм («tropos» — поворот) полягає в зміні напрямку росту рослин у відповідь на одnobічну дію світла. Багато рослин може рости в бік джерела освітлення, якщо вони освітлюються тільки з одного боку. При повороті рослини на 180° верхівка стебла знову повернеться в бік джерела світла. У стебел фототропізм позитивний (вони ростуть у бік джерела світла), у коренів — від'ємний (відхиляються від світла). У листя, що росте перпендикулярно до джерела світла, — поперечний. Фототропізм

спричинений перерозподілом особливих ростових речовин-ауксинів, які синтезуються верхівками стебла та коріння. Ефект фототропізму пояснюється різницею у швидкості росту пагонів з освітленого та неосвітленого боку (на освітленому боці ріст пагонів гальмується більшою мірою, в рості пагонів, що викликає скривлення або поворот органу рослини).

Екологічне значення фототропізму полягає в тому, що стебло та листя займають таке положення в просторі, за якого рослина може одержувати оптимальну кількість світла.

Фототаксис (taxis" — розташування, розміщення в порядку) є руховою реакцією нижчих рослин, що вільно пересуваються (джгутикові, пурпурні бактерії тощо), а також деяких клітин багатоклітинних організмів і окремих частин клітини (зокрема, хлоропластів) на однобічний світловий подразник.

Фотонастії («photos» - мвітло; «nasso»— ущільнювати, закривати) — це рухи, що спричинені змінами освітленості рослин (наприклад, відкривання квіток садового тютюну, матіоли або закривання квіток латаття білого при послабленні освітлення).

**Репродуктивна здатність рослин і світло.** За недостатнього освітлення послаблюється квітування рослин, а Інколи й затримується розвиток вегетативних органів. Звідси стає зрозумілим чому за високої хмарності збільшується вегетативна частина врожаю, тимчасом для одержання врожаю плодів, насіння, зерна необхідна ясна погода.

Транспірація (випаровування води рослинами) підвищується при Інтенсивному освітленні, бо світло стимулює відкриття продихів, підвищує чутливість мембран. При цьому продихи в тіньовитривалих рослин відкриваються швидше, ніж у світлолюбних.

Продихи, розташовані на верхній та нижній поверхні листка, по- різному реагують на інтенсивність освітлення.

**Фотосинтез і освітленість.** При графічному зображенні залежності фотосинтезу (ордината) від освітленості (абсциса) одержують “криву насичення” гіперболічної форми. Світлові криві характеризують весь обмін

CO<sub>2</sub> на світлі, тобто свідчать про спостережуваний фотосинтез. Криві асиміляції світло-тінюлюбних рослин різні.

Те мінімальне освітлення (при нормальному вмісті CO<sub>2</sub>), коли інтенсивність поглинання CO<sub>2</sub>, що іде на фотосинтез, дорівнює інтенсивності виділення її з диханням називається компенсаційною точкою. Це результат дії зовнішніх факторів як на інтенсивність дихання, так і на інтенсивність фотосинтезу. Значення величини точки компенсації необхідне при визначенні балансу органічної речовини рослин, бо вона показує і межі між заощадженням (тобто можливістю росту) та використанням органічної речовини на дихання. Нижче цієї величини вже настає голодування.

**Поняття про світлове забезпечення рослин.** Для визначення світлового забезпечення вивчалось співвідношення між фактичною (абсолютною) потребою рослин у світлі та загальною кількістю світла на відкритому місці, враховуючи фактичну хімічну інтенсивність світла з допомогою фотопаперу. Вимірювали час (t) почорніння фотопаперу на відкритому місці або при повному освітленні (tg). Відношення  $t/tg = L$ . дає та звану відносно, або специфічну потребу даного виду рослин у світлі, тобто фактично L показує, яку частину від повного сонячного освітленні одержує рослина в даному місці зростання, або її світлове забезпечення — це відсоток від повної освітленості. Для світлового забезпечення визначають кардинальні точки:  $Z_{min}$ ,  $Z_{opt}$ ,  $Z_{max}$ . Ці значення залежать від висоти над рівнем моря, географічної широти та багатьох інших факторів. Тому інколи говорять про “світловий клімат” різних місцезнаходжень або про світлові географічні пояси. Потребу видів у світлі визначають за допомогою люксметра. Дані щодо світлових поясів важливо враховувати при складанні проектів оранжерейно-тепличних комплексів.

**Пристосування зелених рослин до використання світла.** Ці пристосування дуже різноманітні. Розглянемо деякі з них. Перш за все рослини мають пристосування, котрі забезпечують якомога більше поглинання променистої енергії й це відбувається насамперед, шляхом

збільшення площі листкової поверхні та спрямування листків до світла. Наприклад, у посівах, особливо високостеблових рослин, верхні листки піднімаються вгору, нижні — ростуть горизонтально, а середні мають проміжну орієнтацію до світла. За оптимальних умов площа листової поверхні рослин може досягати 40 000-100 000 м<sup>2</sup>, або 4-10 га, на 1 га посівної площі.

Відношення всієї площі листя фітоценозу до площі, яку він займає, називається *індексом листкової поверхні*. Цей індекс дає уявлення про розміри та характер розташування асимілюючих органів рослин. Оптимальною листовою поверхнею є така, що забезпечує найповніше поглинання ФАР, котра проходить крізь весь листковий покрив фітоценозу. Таким чином, індекс листкової поверхні - важливий показник продуктивності рослин. Крім того, краще поглинання та засвоєння променистої енергії досягається більшою кількістю хлоропластів. Наприклад загальна поверхня хлоропластів одного листка бука в 200 разів перевищує поверхню цього листка, а на одному дорослому дереві бука загальна поверхня хлоропластів усіх листків досягає 20 000 м<sup>2</sup>, або 2 га. Трав'яниста рослинність відбиває більше сонячного проміння, ніж деревна. Зокрема, хвоя ялини відбиває 19,7% червоних променів (740-760 нм), листя верби — 27,4, берези — 40,8, вівса — 44,2 лучних рослини — 61,6%. Отже, кількість світла, що проникає в глиб рослинного покриву, залежить від складу і густоти рослин в угрупованні. Взимку в листопадних лісах до поверхні ґрунту доходить 50-70% радіації, під час розпускання листя — 20-40%, при повному розвитку листків - менше 10%. Найбільше поглинають ФАР молоді листки, а найбільше відбиває та пропускає світла осіннє листя.

Світлолюбні рослини є одночасно рослинами посушливих місцезростань, сухих степів і пустель, де у вегетаційний період через високу температуру, тобто недостатню кількість вологи, рослинний покрив зріджений, тобто рослини не затінюють одна одну. В деяких рослин вміст антоціанів у клітинах прямо пропорційний інтенсивності світла. Ці пігменти, синього, червоного, фіолетового кольорів, що зумовлюють забарвлення квіток, плодів, стебел, листків, локалізовані в епідермісі, вони перешкоджають

проникненню ультрафіолетових променів у тканини, що лежать глибше. Червоні пігменти відбивають в основному довгохвильові червоні промені, що запобігає також перегріву рослин. Епідерміс світлолюбних рослин пропускає не більше 75% світла, а епідерміс тіньовитривалих — до 98%. Структура листка світлолюбних рослин, забезпечуючи достатнє перехоплення сонячної енергії, водночас захищає його від надмірного опромінення.

**Пристосування рослин до слабого освітлення.** У природі є місця з мінімальним освітленням (наприклад, печери, ущелини скель тощо), яке є обмежуючим фактором для росту й розвитку рослин. У таких місцях звичайно поселяються тільки надто тіньовитривалі види - мохи та водорості. Мох *Schistostega osmundaceae* Mohr. росте в печерах та розколинах безвапнякових скель при освітленні, яке становить 1 /600 частку від повного денного освітлення, а деякі водорості ростуть у печерах при освітленні 1/2500 від повного денного освітлення. Найбільш тіньовитривалі одноклітинні зелені та синьо-зелені водорості: вони живуть у ґрунті на глибині 25-60 см і використовують світло, що проникає по щілинах. Недостача світла спостерігається з занедбаних (забур'ячених) посівах на багатих та добре зволжених ґрунтах, що спричиняє полягання хлібів через недорозвиток механічних тканин. Під пологом таких тіньовитривалих порід, як ялина, ялиця, бук, граб, липа тощо, навіть за сприятливих умов зростання, гине їхній самосів (унаслідок нестачі світла) і відновити його можна лише в разі зрідження материнського пологу.

**Градiєнт радіації у воді.** Вода послаблює радіацію значно сильніше ніж атмосфера. Довгохвильові теплові промені поглинаються вже на глибині кількох міліметрів, інфрачервона радіація — на глибині кількох сантиметрів, ультрафіолетова радіація — на глибині від кількох дециметрів до 1 м. ФАР (насамперед з довжиною хвиль біля 500 нм) проникає на більшу глибину, де панує синьо-зелене (в морі) та жовто-зелене (в озерах) сутінкове світло. Світловий режим водойм залежить, по-перше, від умов освітлення над поверхнею води; по-друге, від ступеня відбиття та розсіювання світла

поверхнею води (при високому стоянні сонця гладка поверхня води відбиває в середньому 6% падаючого світла, при сильному хвилюванні води — близько 10%; при низькому стоянні сонця відбиття світла значно збільшується, і більша частина його не проникає у воду, тоді під водою світловий день коротший, ніж на суші). Світло поглинається та розсіюється водою, розчиненими в ній речовинами, завислими частинками ґрунту, детритом і планктоном. У каламутних протоках вже на глибині понад 50 см кількість світла може зменшитися до 7% від повної освітленості, тобто до такої, яка спостерігається під пологом ялинового лісу.

У прозорих озерах 1% падаючої ФАР може досягати глибини 5-10 м. Завдяки цьому листостеблові рослини можуть зустрічатись на глиби 5 м, а ті, що прикріплені до дна, водорості — на глибині до 20-30 м. Шар води, який лежить вище межі існування автотрофних рослин називається евтрофічною зоною. У відкритому морі евтрофічна зона може розміщуватись ще глибше: у Середземному морі в прибережній смузі  $t\%$  радіації проникає до глибини 60 м, у прозорих водах океану — до 140 м.

### **Питання для самоконтролю**

1. Запишіть хімічну формулу фотосинтезу.
2. У яких одиницях вимірюється інтенсивність світла?
3. Що таке 1 люкс?
4. Від яких факторів залежить світлове забезпечення рослин?
5. Назвіть екологічні групи рослин за відношенням до світла.
6. Які анатомо-морфологічні ознаки характерні для геліофітів?
7. Що таке ФАР?
8. Що таке сумарна радіація?
9. Поясніть суть явища фотоперіодизму.
10. Як впливає світло на проростання та ріст рослин?
11. В чому полягає суть поняття «компенсаційна точка» у фотосинтезі?
12. Що таке індекс листової пластинки?

13. Від яких факторів залежить світловий режим водойм?

#### Тема 4. ТЕПЛО ЯК ЕКОЛОГІЧНИЙ ФАКТОР

Тепло є важливим екологічним фактором існування рослин, оскільки всі фізіологічні та біохімічні процеси протікають лише у певних температурних умовах. Необхідно розрізняти терміни: «тепло» і «температура». **Температура є показником якісним**, вона вказує на ступінь нагрітості (тепловий стан) тіла чи середовища і вживається для позначення рівня молекулярної активності тіла. Температура перебуває в тісному зв'язку з інсоляцією.

**Тепло — показник кількісний**, оскільки для нагріву до однакової температури двох кількостей якої-небудь речовини менше енергії треба витратити на меншу масу. **Інсоляцією** називається приплив сонячної радіації (випромінювання) на земну поверхню. Атмосфера затримує певну частину сонячної радіації, але майже половина її (біля 43%) доходить до ґрунту, спричиняючи його нагрівання. Нагрітий ґрунт, у свою чергу, віддає частину одержаної теплової енергії атмосфері. Атмосфера діє як екран, затримуючи відбиту енергію, але частково спрямовує її назад, до Землі, яка також нагрівається. Вібраційна активність молекул нагрітої сонцем поверхні ґрунту передається приґрунтовим шарам повітря. Крім того, тепла енергія передається з потоком повітря й у горизонтальному напрямку від теплішого до холоднішого місця, тобто відбувається конвекція (від лат. “convectio” — принесення тепла рухомим середовищем: потоками повітря, пару або рідин). Для теплового режиму рослин дуже важливо встановити **альbedo** — відношення кількості променистої енергії Сонця, відбитої від поверхні будь-якого тіла, до кількості енергії, що падає на цю поверхню. В середньому альbedo Землі становить 45%. Показчик альbedo також застосовується до відбиття світлової енергії.

Радіаційний потік променистої енергії на півшляху до поверхні Землі дорівнює приблизно 1 000 ккал. До зовнішньої межі атмосфери доходить близько 250 ккал. З них приблизно 75% променистої енергії Сонця



поглинається земною поверхнею, а 25% — атмосферою. Процес трансформації променистої енергії досить складний. Він залежить від поєднання багатьох факторів, унаслідок чого в різних зонах та підзонах, провінціях і районах у різноманітних умовах рельєфу, підстилаючої поверхні, в кожному типі рослинності складається свій річний, місячний та добовий радіаційний баланс, що визначає розподіл температур у ґрунті та приземних шарах повітря. Радіаційний (тепловий) баланс являє собою суму надходження та витрат променистої (теплової) енергії, котра поглинається і випромінюється підстилаючою поверхнею, атмосферою, або системою земна поверхня— атмосфера за різні проміжки часу. Радіаційний баланс може бути позитивним, якщо надходження тепла до підстилаючої поверхні перевищує його витрати, або від'ємним, якщо витрати тепла більші, ніж його надходження. На земній кулі, крім центрального арктичного басейну, річні суми радіаційного балансу позитивні (у центральному арктичному басейні вони близькі до нуля). Взимку від'ємні місячні показники радіаційного балансу спостерігаються в помірних та високих широтах. При цьому період з від'ємними показниками радіаційного балансу закономірно зростає від екватора до полюсів. Великою мірою на радіаційний баланс впливають умови зволоження, хмарність та інші фактори. Тепловий обмін біля поверхні Землі вдень відбувається шляхом інсоляції, а вночі — за рахунок випромінювання. Нічне вихолодження — це наслідок випромінення тепла земною поверхнею. Спочатку знижується температура ґрунту, потім — температура приземного шару повітря. Найбільші витрати тепла і найменша температура повітря відзначаються біля поверхні ґрунту. Ще складніші зміни відбуваються, коли ґрунт покритий рослинністю, котра являє собою особливу, інколи структурно дуже складну, перехідну зону між атмосферою і ґрунтом. Значення цієї зони настільки велике, що саме рослинний покрив визначає температуру і вологість ґрунту. Навіть низькорослі дерева, вкриті листям, затримують і поглинають частину сонячного проміння і затінюють поверхню ґрунту, створюючи над поверхнею ґрунту шар, що поглинає тепло.

При вивченні впливу лісової рослинності на трансформацію тепла було з'ясовано, що у вічнозелених хвойних лісах Європи хід добових температур має більш або менш плавний характер порівняно з листяними лісами. В дубовому лісі найнижча температура спостерігається під час сходу сонця на рівні крон (на висоті 23 м), тому що вночі тут відбувається найбільш інтенсивна віддача сонячної енергії. Найвища температура в цей час відзначається на рівні лісової підстилки. Після сходу сонця повітря починає прогріватись, і вже через годину його температура над кронами (27 м) приблизно на 5 °C вище, ніж всередині лісу. Далі, коли сонце піднімається вище, температура між кронами поступово наближається до температури під кронами, а потім починає перевищувати її. Приблизно через 3 години після сходу сонця денне тепло починають одержувати нижні яруси дубового лісу. В міру підняття сонця над горизонтом холодне повітря опускається, тому опівдні в просторі крон спостерігається температура найвища і в той же час найбільш нестійка. На висоті 3 м в цей час встановлюється однорідна стійка температура; вона вища, ніж на рівні ґрунту, та нижча, ніж на рівні крон. Удень в лісі прохолодніше і повітря більш вологіше, ніж у полі. Ступінь охолодження лісового повітря залежить головним чином від типу лісу та вологості ґрунту. Чим вологіший ґрунт, тим у лісі прохолодніше.

**Вплив тепла на окремі функції рослин.** Окремі фізіологічні процеси, ідо відбуваються у вищих рослинах (ріст, фотосинтез, дихання тощо), різною мірою залежать від температури, а тому й кардинальні точки цих процесів звичайно не співпадають. У природних умовах місцезростання практично не можна судити про загальний розвиток рослин, спостерігаючи за перебігом окремих фізіологічних процесів, тимчасом як в експериментальних умовах зручно виділити окремі фактори чи результати їхнього впливу.

**Проростання насіння.** Температура може двояко впливати на проростання насіння: по-перше, під впливом низьких позитивних температур насіння виходить зі стану спокою; по-друге, температурою безпосередньо визначається швидкість його проростання. Насіння, в якого стан спокою

порушується під впливом низьких температур, звичайно належить рослинам регіонів, де зими є тривалими та холодними. Наприклад, для одиничного проростання насіння моршки з бореально-циркумпольним ареалом, необхідний вплив на нього низьких температур (4-5°C) протягом п'яти місяців, а для повного проростання — дев'ятимісячна стратифікація. Це запобігає проростанню насіння восени та зимою при відлигах. З іншого боку, проростання насіння деяких видів (наприклад, *Calluna vulgaris* (L.) Hull., *Erica cinerea* L.) можна стимулювати коротким (менше 1 хв) впливом високих температур (обидва види, як правило, багато терплять від пожеж. У деяких видів проростання насіння стимулюється зміною температур. В літературі є відомості про те, що насіння тропічних видів найкраще проростає при температурі 15-30 °С, видів помірної зони — при температурі 8-25 °С, а для насіння високогірних видів оптимальною є температура 5-30 °С. Вплив температур на фотосинтез був частково розглянутий у попередньому розділі. Крива залежності фотосинтезу від температури — це взагалі теж "оптимальна крива", але положення точки оптимуму дуже мінливе, що пов'язано з інтенсивністю освітленості, концентрацією CO<sub>2</sub>, видовою приналежністю, адаптаційними властивостями видів. Мінімальні температури, що визначають процес фотосинтезу, збігаються з температурою замерзання, але вона як відомо, різна для різних видів (табл. 4.1).

Процес дихання — це процес, протилежний фотосинтезу, тобто процес витрати речовин на дихання. Він протікає вдень і вночі. Крива залежності дихання від температури має "оптимальну форму", але для вві характерна гостра вершина й вона різко падає на ділянці високих температур. У картоплі, наприклад, гострий перетин настає при температурі 50° С, а за трохи вищої температури інтенсивність дихання різко знижується.

Таблиця 4.1. **Мінімальні, оптимальні і максимальні температури для проростання насіння і спор**

| Групи рослин                            | Мінімум,<br>°C | Оптимум<br>°C | Максимум,<br>°C |
|---|----------------|---------------|-----------------|
| Спори фітопатогенних грибів             | 0-5            | 15-30         | 30-40           |
| <b>Злаки</b>                            |                |               |                 |
| Лучні злаки                             | 3-4            | 25            | 30              |
| Зернові культури помірної зони          | (0)2-5         | 20-25         | 30-35           |
| Рис                                     | 10-12          | 30-32         | 36-40           |
| Культурні злаки субтропіків, тропіків   | (8) 10-20      | 32-40         | 45-50           |
| <b>Трав'янисті дводольні</b>            |                |               |                 |
| Рослини тундри та гірських районів      | (3)5-10        | 20-30         |                 |
| Лучні трави                             | (1)2-5         | 20-30         | 35-45           |
| Культурні рослини помірної зони         | 1-3 (6)        | 15-25         | 30-40           |
| Культурні рослини субтропіків, тропіків | 10-20          | 30-40         | 45-50           |

|                      |      |       |       |
|----------------------|------|-------|-------|
| Дерева помірної зони |      |       |       |
| Хвойні               | 4-10 | 15-25 | 35-40 |
| Листяні              |      | 20-30 |       |

Листя витримує перегрів лише протягом декількох хвилин, після чого воно гине. При тривалому впливі підвищених температур швидкість дихання поступово знижується. В багатьох видів крива дихання досягає вершини при температурі 20-30° С. Рослини далекої півночі характеризуються підвищеною інтенсивністю дихання, а звідси — й низькою продуктивністю. Дуже низькі втрати на дихання спостерігаються у сукулентних рослин, що пояснюється особливим САМ-циклом метаболізму.

У зимовий період разом з іншими органами дихають також органи запасання (бруньки, бульби, цибулини, кореневища тощо), тому тривалі підвищення температури призводить до втрат маси рослин. З температураю пов'язане надходження поживних речовин з ґрунту через коріння. Підвищення температури до певного рівня збільшує проникність цитоплазми. При пониженні температури від 20°С до 0°С поглинання воді корінням зменшується на 60-70%. Температура ґрунту навколо коренів впливає на надходження мінеральних поживних речовин, що позначається на рості рослин. Весняне похолодання гальмує приріст вегетативної маси трав унаслідок того, що гальмуються процеси нітрифікації, і для кожної фази росту і розвитку, як і для організму в цілому, визначальними є оптимальні температурні умови. Велику роль у життєдіяльності рослин- відіграє зміна денної та нічної температур. Помірні зміни температури стимулюють багато фізіологічних процесів у рослин.

Чим далі на північ, тим більше виражена пристосованість рослин до значних коливань температур. Пойкілотермні рослини не здатні підтримувати постійний термічний режим обмінних процесів, якщо температура нижча від потрібної для перебігу цих процесів, тому інтенсивність останніх змінюється залежно від температури середовища. Безумовно, температура наземної

частини рослин може відрізнятись від температури оточуючого повітря внаслідок енергообміну з оточуючим середовищем (це спостерігається, наприклад, у підсніжника). Завдяки цьому, наприклад, рослини Арктики та високогір'їв, що заселяють місця, захищені від вітру, або ростуть впритул до ґрунту (рослини-подушки), мають більш сприятливіший тепловий режим і можуть досить активно підтримувати обмін речовин і ріст, незважаючи на постійні низькі температури повітря.

Відмінною від температури оточуючого повітря може бути температура не лише рослини або певних її частин, а й фітоценозів в цілому. Так, згідно з даними спостережень проведених одного спекотного дня в Центральній Європі, температура на поверхні крон у лісі була на 4 °С вища ніж на поверхні ґрунту в лісі.

Температурні межі життя та діапазони температур, необхідних для протікання окремих життєвих процесів, дуже різні. Достатня й помірна кількість тепла є основною передумовою життя. Для кожного окремого життєвого процесу існують певні температурні межі та певний оптимум, відхилення від якого спричиняється до зниження продуктивності рослин. З гармонійним зв'язком між усіма цими процесами та з порушенням його при занадто низьких або високих температурах пов'язані характерні для кожного виду і кожної стадії розвитку найголовніші температурні межі ("точки"). Ці межі не є константними, вони можуть зсуватись у рамках генетично зафіксованої норми реакції, в наслідок пристосування до умов довкілля. Наземні листостеблові рослини, як правило, можуть існувати в широкому температурному діапазоні. Це евритермні рослини. Їх життєвий інтервал температур в активному стані становить у більшості випадків 60 °С: від -5 до 55 °С, причому за температури від +5 до +40 °С ці рослини продуктивні. Серед водних рослин (особливо серед галофітів) є стенотермні види, пристосовані до дуже вузьких, інколи екстремальних умов місцезростання. Наприклад, снігові та льодові водорості в полярних льодах ростуть при температурі, близькій до точки замерзання. Стенотермними є також багато які види паразитних

бактерій та грибів. Вони пристосовані до температур, при яких найкраще протікає інфекційне захворювання та розмноження їх в організмі господаря.

Для екологічних висновків необхідно знати такі показники:

1. **Температурні межі життя**, тобто найнижчі та найвищі температури, які витримує дана рослина. При цьому треба відрізнити латентні (приховані) та летальні (смертельні) межі. При переході через латентну межу активні життєві процеси уповільнюються до мінімуму, а протоплазма впадає в теплове чи у холодове оціпеніння. При переході летальної межі виникають необоротні пошкодження, і життя припиняється.

2. **Температурний діапазон для достатнього балансу речовин і оптимум для асиміляції та дисиміляції.**

Сприятлива температура є основною передумовою підвищення конкурентної спроможності рослин. Температурні межі, в яких більшість рослин у стані активної вегетації здатна до фотосинтетичного засвоєння вуглецю, приблизно на 5 °C ширші, ніж температурний інтервал між пошкодженням листків від холоду та загибеллю їх листків від перегріву. Деякі рослини з C4-шляхом метаболізму можуть поглинати CO<sub>2</sub> навіть у граничних температурних ділянках свого життєвого діапазону. Оптимальний температурний діапазон для нетто-фотосинтезу і приросту сухої речовини в більшості видів не ширше 10-15 °C, а для швидкого росту пагонів — 10-20 °C. Для приросту пагонів у довжину рослин помірної зони найсприятливішою є температура 15-25 °C, а для рослин тропіків й субтропіків — 30-40 °C. Початок росту (розтягування пагонів) у більшості рослин помірної зони починається вже при температурі, на кілька градусів вищій від 0 °C, а в тропічних — тільки при 12-15 °C. У рослин ранньоквітучих видів холодних областей та гірських місцевостей процес росту можна починатися при температурі, близькій до 0 °C. Кардинальні точки росту можуть значною мірою змінюватись залежно від температурної адаптації рослин, фази розвитку, сезону, часу доби. Чергування денної та нічної температур майже завжди корисне для рослин. Рослин континентальних областей, для яких характерний чіткий добовий ритм

температури, краще розвиваються, якщо нічна температура на 10-15 °С нижча за денну; для більшості рослин помірної зони така різниця становить 5-10 °С, а для тропічних та деяких субтропічних рослин — до 3 °С.

**3. Потреби в теплі для репродуктивних процесів.** Для цвітіння й утворення насіння (плодів) часто буває потрібний інший температурний режим, ніж для росту і формування вегетативних органів. Так, цвітіння стимулюється у вузькому температурному діапазоні а розгортання квіток відбувається в ширшому діапазоні. Осимі однорічні та дворічні рослини потребують для нормального цвітіння прохолодного (ранньовесняного) періоду. Це також потрібно брунькам деяких плодових дерев (персик, кизил тощо): вони бувають готові для цвітіння, якщо кілька тижнів зазнавали впливу температур від -3 до +3 °С або від +3 до +5 °С (явище яровизації).

Для досягання плодів і насіння треба більше тепла, ніж для закінчення росту пагонів та коренів. Для збереження виду рослин з коротким вегетаційним періодом, вигідно щоб вони могли розмножуватись вегетативно (шляхом утворення кореневищ — підземних пагонів, кореневих паростків, бульб, цибулин тощо).

**4. Температурний стрес.** Спека і мороз завдають шкоди життєвим функціям рослин та обмежують розповсюдження видів по Землі оскільки воно залежить від інтенсивності, тривалості та періодичності цих факторів, а також від активності та ступеня загартування рослин

Стрес— це стан живого організму, що виникає у відповідь на дію несприятливих внутрішніх або зовнішніх факторів. Стрес виявляється у формі напруження або специфічних пристосувальних реакцій. Відрізняють антропогенний, шумовий, тепловий стрес та інші його види. Стадії спокою (сухі спори, пойкилогідричні (змінні щодо вологи) рослини, що висохли) не зазнають стресу. На початку стресового стану організму протоплазма різко посилює метаболізм. Подальше підвищення інтенсивності дихання при перегрівих є спробою виправити дефекти, що вже з'явилися, й створити на



ультраструктурному рівні передумови для пристосування організму до нової ситуації.

Стрессова реакція — це боротьба механізмів адаптації з деструктивними процесами, які відбуваються у протоплазмі і можуть спричинити її загибель.

*Загибель клітин від перегріву та холоду.* Якщо температура переходить критичну точку, клітинні структури і функції можуть раптово пошкоджуватись і протоплазма в ту ж саму мить відмирає (наприклад, за пізніх заморозків навесні). Але пошкодження можуть поглиблюватися й поступово, коли окремі життєві функції виводяться з рівноваги та пригнічуються до тих пір, поки клітина не загине.

*Стійкість рослин до перегрівів та холоду.* Крайні температури, спричиняючи обмеження фізіологічних функцій, можуть призвести до загибелі всіх особин даної популяції або частини їх, тобто може повністю або частково зникнути з даного місцезростання внаслідок зниження конкурентоздатності виду у фітоценозі. Стійкість рослин до низьких та високих температур без виникнення необоротних пошкоджень (термостійкість) може бути обумовлена двома причинами: стійкістю (витривалістю, толерантністю), яка проявляється у жаро- чи морозостійкості цитоплазми як такої (внаслідок її фізичних властивостей); або наявністю в рослин механізмів (пристосувань), які відвертають ушкодження дуже низькими або високими температурами. Більш ефективним засобом "запобігання", мабуть, є захищеність бруньок поновлення ззовні (снігом, підстилкою, ґрунтом тощо), які, як відомо, враховував Раункієр при побудові системи життєвих форм рослин. Дуже ефективним слід вважати механізм "запобігання" дії високих температур в ефемерів та ефемероїдів.

Холодостійкість та морозостійкість (до певного мінімуму температур) забезпечується тим, що рослини переходять у стан спокою. Однак подальше зниження температур (перехід через крайню нижню точку) і призводить до вже незворотних процесів, змін у протоплазмі тощо. **Під холодостійкістю розуміють здатність рослин тривалий час переносити плюсові низькі**

температури (1-10 °С); під морозостійкістю — витривалість рослин при дії від'ємних температур. Холодостійкість притаманна рослинам помірної смуги. Тропічні та субтропічні рослини не витримують впливу (навіть плюсових) температур і пошкоджуються або відмирають при температурі нижче 0 °С (Табл. 4.2.). Деякі рослини не замерзають, поки в тканинах не утворюється лід. Пошкодження рослин холодом супроводжується втратою тургору листям, зміною забарвлення внаслідок розкладання хлорофілу

**Таблиця 4.2. Термостійкість рослин**

| Рослини й угруповання   | температура, при якій настають пошкодження, °С |         |
|---|--|---------|
|   | низька   | висока  |
| Вічнозелені рослини (дерева й чагарники) прибережних районів з м'якою зимою | -6...-15                                       | 50-55   |
| Літньозелені дерева та чагарники з широким ареалом (помірної зони)          | -20...-40                                      | біля 50 |
| Трав'янисті рослини помірної зони   | -10...-20                                      | 40-52   |
| Вічнозелені хвойні зони Тайги   | -40 та нижче                                   | 44-50   |
| Альпійські чагарники  | -20...-70                                      | 48-54   |
| Трав'янисті рослини високогір'їв та Арктики                                 | -30...-96                                      | 44-54   |

Слід відзначити, що загартовування сприяє підвищенню скороспілості та врожайності рослин. Морозостійкість пов'язана з життєвими формами рослин. Мороз може також спричинити механічні пошкодження (тріщини стовбурів взимку).

**Сніговий покрив.** Встановлено, що при висоті снігового покриву 65 см і температурі повітря до  $-33\text{ }^{\circ}\text{C}$ , під снігом температура на поверхні ґрунту була на декілька градусів нижче  $0\text{ }^{\circ}\text{C}$ , а коріння перебувало в стані спокою у "зоні тепла".

**Жаростійкість.** Високі температури висушують рослини та порушують баланс асиміляції, тобто під впливом їх посилюється дихання та знижується фотосинтез. Крім того, високі температури можуть спричинити пошкодження клітини і навіть загибель цитоплазми. *Під жаростійкістю розуміють здатність; організму виносити значні підвищення температури довкілля або свого тіла.* При підвищенні температури понад максимальну для певного виду рослини гинуть. Рослини пустель, наприклад, для захисту від спеки, впадають у стан спокою. Жаростійкість” рослин багато в чому залежить від тривалості дії високих температур. За ознаками жаростійкості рослини поділяють на три групи:

- нежаростійкі — здатні ефективно знижувати свою температуру ; рахунок транспірації (це в основному м'яколисті наземні рослини);
- жаровитривалі — це рослини сухих, сонячних місцезростань; вони можуть витримувати нагрівання до  $60\text{ }^{\circ}\text{C}$ ;
- жаростійкі — головним чином нижчі рослини, наприклад термофільні бактерії та синьо-зелені водорості.

Жаростійкість досить тісно корелює зі стадією розвитку рослин (наприклад, молоді, активно ростучі, тканини менш стійкі, ніж старі та ті, що перебувають у стані спокою). Відомо також, що рослина тим більше жаростійка, чим менше вона оводнена (винятком є лише сукуленти).

*За вимогами до тепла розрізняють такі групи рослин, або термоморфи: мегатермофіти (MgT), мезотермофіти (MsT) та оліготермофіти (OgT).*

**Ботаніко-географічне значення теплового фактору.** Для географічного уявлення про розподіл тепла звичайно застосовують **метод ізотерм** — ізоліній температури повітря, води, ґрунту тощо. Лініями з'єднують географічні пункти з однаковими середньодобовими, середньомісячними, середньорічними або максимальними та іншими температурами. У гірських умовах при врахуванні розподілу тепла беруть до уваги градієнт зниження температури з підняттям у гору (0,55 °C на кожні 100 м). Вивчення ходу різних ізотерм на Землі показало, що в цілому температури знижуються в напрямку від екватора до полюсів. Однак існує чіткий пояс найвищих температур, або так званий "тепловий екватор", що лежить трохи на північ від географічного екватора, між ним і тропіками. Північна півкуля, більшу частину якої займає суша, дещо тепліша від південної.

Рівномірний хід ізотерм по поверхні Землі порушується під впливом різних холодних та теплих течій. Океанічні течії, що йдуть в напрямку до полюсів, несуть теплі маси води у високі широти, де їхнє тепло передається повітрю (наприклад, течія Гольфстрім). Холодні течії, що йдуть у бік екватора, навпаки, несуть холодні маси води. І теплі, і холодні течії значною мірою впливають на розподіл температур та рослинності, особливо прибережної. Таким чином, середньорічні ізотерми наближено характеризують тепловий режим будь-якої області, однак цього не досить, щоб скласти за ними картину розподілу рослинності. Наприклад, середньорічна ізотерма +10 °C в Європі проходить від Ірландії через Відень і Одесу до Аральського моря, тим часом рослинний покрив цих регіонів значно відрізняється, що пояснюється різними середньомісячними, а також максимальними та мінімальними температурами в місцях проходження ізотерми. Крім того, на Євразійському континенті в міру просування на схід посилюється континентальність клімату, що накладає свій відбиток на розподіл рослинного покриву та межі ареалів рослин.

***На земній кулі виділяють п'ять теплових зон (поясів):***

*\*екваторіальну (протягом усього року спостерігається майже рівномірний хід температур; середньомісячні температури лежать у межах 24-28 °С);*

*\*тропічну (вона знаходиться поблизу обох тропіків; тут річні амплітуди збільшуються, але зима ще безморозна, або з дуже рідкими морозами);*

*\* субтропічну, або помірно-теплу (амплітуди температур у цій зоні значні, морози взимку трапляються часто, але звичайно вночі і несильні; до цієї зони належать також місця з найвищими температурами повітря, або "полюси жару", як наприклад, "Долина смерті" в Каліфорнії (США) з температурою в тіні до 56,6 °С та Тріполі (Лівія) — до 57,7 °С);*

*\*помірну (тут чітко виражений холодний період року, причому його тривалість (з морозами) збільшується в напрямку до півночі та в міру віддалення від морів у глиб континентів);*

*\* полярну (тут більшу частину року температура нижче 0 °С, а середні температури найтепліших місць — нижче 10 °С).*

Питання теплових зон тісно пов'язано з розробкою клімадіаграм. Як узагальнив І.О. Спірін (Спірін, 2012), дослідивши у 40-х–50-х роках минулого сторіччя умови існування рослинних угруповань у Середземномор'ї, французький учений Анрі Госсен дійшов висновку, що умови сухості (посухи) для рослин устанавлюються тоді, коли місячна кількість опадів у міліметрах стає меншою за подвійну середньомісячну температуру у градусах Цельсія, тобто 10°С відповідає 20 мм опадів (омбротермічний індекс) (Gaussen, 1955; цит. за Дажо, 1975). Застосувавши таке мірило ( $T : P = 1 : 2$ ) до запропонованих Г. Бремером ще у 1928 р. омбротермічних діаграм, Госсен отримав графічно, що посушлива частина року характеризується кривою опадів, розташованою нижче температурної кривої. Таким чином за допомогою емпіричного коефіцієнта вдалося пов'язати два найважливіші кліматичні чинники в їхньому спільному впливі на рослини. Температурна крива може слугувати показником річного ходу випаровування. Вона відображає витрати вологи, а

крива опадів – її надходження; обидві криві дають уяву про характер водного балансу на певній території. Безпосередньо виміряні величини випаровування існують лише для невеликої кількості станцій, тому в більшості кліматичних формул, щоб схарактеризувати умови зволоження, використовують співвідношення між температурою й опадами. Величина такого співвідношення, що визначає посушливі та вологі умови, згідно з даними різних авторів, не відрізняється помітно від співвідношення 1:2, запропонованого Госсеном. До того ж необхідно враховувати, що різкої межі між посушливою та вологою порами року не існує. Тому будь-яке прийняте емпіричне співвідношення до певної міри довільне, важливо лише, щоб правдиво відображалися дійсні умови. У подальшому великий внесок у розвиток методу клімадіаграм зробив німецький вчений Гайнріх Вальтер. Саме він і запропонував термін „клімадіаграма” та уклав і обґрунтував низку правил, за якими клімадіаграми складаються. Цих правил тепер дотримується більшість дослідників і практиків. Гайнріх Вальтер також надав приклади широкого практичного застосування методу (Спірін, 2012).

Вертикальні зміни температур, що мають місце в гірських районах у кожній тепловій зоні відбуваються специфічно, що впливає на вертикальну поясність рослинності. Географічні зміни температур визначаються трьома важливими факторами: географічною широтою місцевості, довготою і відстанню від великих водних басейнів. Велике значення можуть мати наявність та напрямок гірських пасом, які можуть служити захистом (як екран) від холодних полярних вітрів (наприклад, Кавказькі гори, гори на Чорноморському узбережжі Кавказу). Тільки під водою та глибоко в ґрунті температури завжди лишаються в межах 0- 25 °С, безпечних для рослин та сприятливих для їх життєдіяльності. Приблизно на 23% усієї суші можна очікувати середньорічного максимуму температури повітря понад 40 °С; при середній радіації це означає, що рослини можуть там нагріватися до 50 °С і вище. Поза цими жаркими регіонами можливий сильний перегрів рослин (до 60 -70 °С) насамперед на скелях та інших місцях, відкритих для сонячного

випромінення. Найжаркіші місця — це гейзери, в яких температура води сягає 92-95 °С (при температурі 90 °С можуть виникати колонії бактерій). Найнижча температура на Землі зареєстрована в Антарктиді (біля 90 °С), в Гренландії та Східному Сибіру дещо тепліше (-68 °С). Відносно сильні морози (середній річний мінімум температури повітря нижче -20 °С) звичайні на 43% поверхні Землі. Тільки на 1/3 суші температура не буває нижче 0 °С.

Для проходження всіх фенофаз росту і розвитку протягом вегетаційного періоду, рослини потребують певної кількості ефективного тепла, або певної суми ефективних температур. Тому для помірних широт за вегетаційний період приймається той період, коли щоденні середні температури перевищують +10 °С, а сума всіх добових ефективних температур протягом вегетаційного періоду рослин (тобто вищих +10 °С) визначається сума ефективних температур за вегетаційний сезон. Вченими запропоновано відрізнити на земній кулі п'ять зон, найбільш сприятливих (за сумарною кількістю тепла протягом вегетаційного сезону) для вирощування різних культур. Згідно з цим поділом в першій зоні (1000-1400 °С) можна вирощувати деякі овочеві культури, коренеплоди; у другій (1400-2200 °С) — зернові культури, картоплю, льон, кормові трави; у третій (2200 -3500 °С) — кукурудзу, соняшник, сою тощо; в четвертій (3500-4000 °С) — однорічні субтропічні культури (бавовну, тютюн, каву); у п'ятій (понад 4000 °С) — багаторічні субтропічні культури (чай, цитрусові, лавр тощо). Спостереження показали, що фенологічні явища весною та на початку літа чітко контролюються температурним режимом, а отже, теплові умови можуть бути виражені математично.

Фенологія (від грец. «pheno» - з'являюся і «logos» - вчення) в загальному розумінні є наукою про сезонні явища в неживій та живій природі. Фенологія ж рослин є розділом біології, який вивчає періодичні явища в розвитку органічної природи, обумовлені зміною пір року, наприклад, строки розпускання бруньок, цвітіння рослин тощо. Це порівняльне вивчення настання певних фаз розвитку рослин у часі.

### *Залежність температурних вимог рослин від кліматичних.*

У 1874 р. А. Декандоль поряд зі схемою теплових зон визначив особливі групи, або типи, рослин, пов'язані з кліматичними поясами, а саме:

- мегатерми — рослини, які потребують високої температури та постійної вологості. Вони не витримують морозів (вони пов'язані з вологими тропіками та субтропіками із середньою річною температурою вище 18 °С);
- ксеротерми — рослини пустель. Вони пристосовані до клімату сухих субтропіків з високими температурами та бездошовим періодом протягом кількох місяців, а отже, витримують, високі температури і низьку вологість;
- мезотерми — рослини помірно теплого клімату з холодним періодом, що не перериває вегетації; чутливі до морозу, не витримують суворих зим. Це звичайно вічнозелені рослини Середземномор'я або рослини з великими незахищеними бруньками;
- мікротерми — рослини полярного поясу та альпійських високогір'їв, здатні існувати в умовах мінімального тепла. Серед них немає деревних порід, вони характеризуються коротким вегетаційним періодом.

У минулому столітті Еленберг (Ellenberg, 1974) запропонував шкалу для виділення шести груп рослин за вимогами їх до тепла (переважно помірної зони):

- T1 — надзвичайно морозостійкі види;
- T2 — холодостійкі рослини, що рідко виходять за північну межу лісу;
- T3 — середньо-холодостійкі. Види, в основному, зони мішаних лісів;
- T4 — теплолюбні рослини південних схилів і "теплих" ґрунтів;
- T5 — дуже теплолюбні рослини, надто чутливі до морозів;
- T8 — рослини, індіферентні (байдужі) до тепла, внаслідок чого вони можуть рости в широкому діапазоні температур.



**Вплив рослинності на формування теплового режиму.** Теплообмін з навколишнім повітрям відбувається шляхом конвекції. Цей процес ефективніший осінню і ранньою весною, коли листя на деревах мало.

При великому надходженні радіації біля поверхні рослини утворюється перегріта повітряна оболонка з утворенням прикордонного шару, з якого перегріте повітря помалу піднімається догори, оскільки тут воно легше, ніж у віддалених шарах. Тому над поверхнею, що нагрівається, повітря весь час перебуває в турбулентному русі, чим забезпечується інтенсивний газообмін. Вітер зносить прикордонний шар з поверхні рослин і таким чином прискорює тепловіддачу. Випаровування рослин має охолоджуючий ефект. Величина негативна, якщо відбувається транспірація, і стає позитивною, коли на листі конденсується роса або іній. Охолоджуючу дію випаровування можна вирахувати з рівняння теплового режиму, або інтенсивності транспірації. Разом з випаровуванням води втрачається енергія, яка мала бути витрачена на випаровування. Охолоджуючий ефект випаровування особливо важливий при високій температурі, низькій вологості повітря і доброму водозабезпеченні рослин.

Температурні межі життя і діапазони температур, за яких можуть відбуватися окремі життєві процеси, дуже різні. Достатня і розмірна кількість тепла є основною передумовою життя.

#### **Питання для самоконтролю:**

1. Чим відрізняються поняття температура й тепло?
2. Що таке альbedo. Яка величина характеризує альbedo Землі?
3. Як змінюється температура повітря у лісах різних типів протягом доби?
4. Що таке радіаційний (тепловий) баланс і як він змінюється у напрямку від екватора до полюсів?
5. Які фактори впливають на радіаційний баланс протягом року?

6. Як впливає тепло на основні фізіологічні процеси рослин (фотосинтез, дихання) а також на різні фенофази (проростання насіння, ріст, цвітіння тощо) рослин?
7. Назвіть теплові зони Землі за Г Вольтером.
8. Назвіть екологічні групи рослин за відношенням до тепла (за А. Декандалем)
9. Назвіть екологічні групи рослин за відношенням до тепла за Еленбергом (Ellenberg, 1974)
10. Назвіть екологічні групи рослин за ознаками жаростійкості
11. Поясніть, що таке вегетаційний період з точки зору температурного режиму.
12. Як використовують метод ізотерм для географічного уявлення про розподіл тепла?

## ТЕМА 5. ВОДА ЯК ЕКОЛОГІЧНИЙ ФАКТОР

Живі організми не можуть існувати без води. Життя виникло у воді і все живе пов'язане з нею. Біохімічні процеси відбуваються у водному середовищі. Тільки у насиченому водою стані протоплазма виявляє життєдіяльність. Якщо вода висихає, протоплазма гине, або (в кращому випадку) переходить у стан анабіозу. Більшу частину маси рослин складає вода. Протоплазма містить у середньому 85-90% води. Навіть такі багаті ліпідами клітинні організми, як хлоропласти і мітохондрії, містять 50% води. Особливо багаті на воду плоди (85-95%) та коріння (70-95%: сухої речовини), а також м'яке листя (80-90%) рослин. Сира деревина містить біля 50% води. Найбідніше на воду достигле насіння (10-15%), а деяке (так зване олійне), насіння містить лише 5-7% води. Однак обводненість рослин неоднакова. Найменш обводненими є рослини пустель та сухих степів (30-65%), більше води містять рослини вологих місцезростань, наприклад, види високотрав'я Камчатки (71-94%), ранньовесняні ефемероїд» (78-91%). У наземних рослин, що знаходяться у повітряному середовищі та постійно використовують воду, врівноважений водний баланс є передумовою їхньої нормальної життєдіяльності.

Головним резервуаром води на земній кулі є океан. Він містить понад 97% усього запасу води (близько  $1,4 \times 10^{18}$  води). Біля 2% водних запасів перебуває в замороженому стані (лід та сніг полярних шапок і льодовиків). Вода континентів (трохи більше 0,6%) — це в основному ґрунтова вода, тільки 1% якої розміщений так близько до поверхні, ще є досяжним для коренів рослин, а решта її сягає на глибину сотень метрів. Нарешті, вода, яка циркулює над сушею і Світовим океаном у вигляді хмар, туману та водяної пари становить зовсім малу частку - не більше 0,001% від запасів усієї води на Землі. Останні перебувають у стані рухомої рівноваги. Загальний об'єм води на земній кулі становить приблизно 1500 млн. км<sup>3</sup>. Більша частина її зосереджена в південній півкулі. Сумарне випаровування води врівноважується кількістю опадів, однак відповідність між опадами і

випаровуванням має місце тільки для Землі в цілому, тобто для суші та Світового океану разом узятих, тобто протягом року на нашу планету потрапляє у вигляді опадів стільки ж води, скільки її випаровується з поверхні Світового океану і транспірується рослинами.

Над океанами і морями кількість опадів буває дещо менша, ніж випаровується води з них (відповідно 107-114 см і 116-124 см на рік). Ця різниця врівноважується річковим стоком. Тим часом над сушею середньорічна сума опадів становить 71 см, а випаровується 47 см. За 2 млн років приблизно 1,5 млрд. км<sup>3</sup> води розщеплюється в хлоропластах зелених рослин. Таким чином, за цей період відбувається повний кругообіг води.

Н. Висоцький ввів поняття загального балансу вологості будь-якого місця на Землі, котрий може бути представлений у вигляді прибутку та витрат і запропонував формулу для його розрахунку. Прибуток вологості складається з: опадів + снігових наметів + припливу вологи з поверхні ґрунту + припливу вологи від ґрунтових вод.

Витрати вологи складаються з: змочування наземних предметів + знесення та здування снігу + стоку по поверхні ґрунту + випаровування з ґрунту + всмоктування вологи корінням рослин + витрат на внутрішній стік.

Отже, формулу балансу вологості можна записати так: опади = стік + випаровування ± П,

де П — деяка кількість води, що утримується ґрунтом у більш вологі роки і витрачається у більш посушливі, тобто П — це деякий буфер, здатний розширюватись та скорочуватись.

Співвідношення опадів і випаровування в різних точках земної кулі нерівномірне, а іноді — контрастне. В полярних країнах у зв'язку з низькими температурами, а в пустелях у наслідок сухості повітряних має випаровування незначне. В екваторіальних і тропічних зонах (особливо поблизу океанів) воно досягає значних величин показників. **Області, які характеризуються недостатньою сумою опадів, унаслідок чого рослини зазнають нестачу вологи, називаються аридними, а області, де рослини достатньо**

**забезпечені вологою — завдяки тому, що в них опади переважають над випаровуванням, називаються гумідними.** Внаслідок перенесення водяної пари в атмосфері на великі відстані, а також під впливом інших факторів кількість опадів у різних районах дуже різна. В Українських Карпатах, зокрема у верхів'ї річки Шопурки – притоки Тиси – зафіксовано 2400 мм/рік. У більшій частині степової зони Східної Європи в середньому випадає 500-600 мм. Однак ліси ростуть у цілому в межах більшого діапазону опадів: від 150 мм (у деяких районах Якутії) до 2000-2500 мм (у Закавказзі на Чорноморському узбережжі). Найменша кількість опадів спостерігається в північно-східній частині Сибіру (100-200 мм) та в Середньоазіатських пустелях (200-100 мм і менше).

На розподіл опадів великою мірою впливають так звані місцеві фактори: рельєф місцевості, характер підстиляючої поверхні, особливості циркуляції повітря, експозиція схилів тощо. Наприклад, у горах в міру збільшення висоти кількість опадів зростає, потім, досягнувши певного рівня, починає зменшуватись. Теплі морські течії спричиняються до збільшення дощів на узбережжях. А на узбережжях, які омиваються холодними морськими течіями опадів менше, але частіше опускаються тумани.

У наш час унаслідок забруднення вод планети і масового вирубування лісів у багатьох регіонах світу відчувається гостра нестача прісної води. Забруднення вод загрожує, зокрема, росту і розвитку рослин, збереженню рослинності взагалі. Вода життєво-необхідна для росту і розвитку рослин, для фотосинтезу, транспірації, внутрішньо-організмowego транспорту речовин тощо. Урожай сільськогосподарських культурі обсяг та біомаси всіх рослин великою мірою залежить від кількості легкодоступної для коріння рослин вологи.

Основним джерелом води для наземних рослин є атмосферні опади. В регіонах, багатих на опади, рослинний покрив густий і високий, Він, як правило, рівномірно розподілений по поверхні ґрунту. У дуже посушливих умовах рослинний покрив зріджений, травостій низький, рослини по площі

розподілені нерівномірно, внаслідок чого кількість усієї біомаси сильно знижується.

### **Вплив різних форм води на рослини та рослинний покрив.**

Рослини поглинають лише крапельно-рідку воду, однак інші форми води також впливають на їхній ріст і розвиток. Наприклад, лід завжди негативно впливає на рослини (льодяна кірка й ожеледь спричиняються до випрівання озимини, град пошкоджує наземну частину рослин, а заморожування рослин призводить до розкривання міжклітинників та загибель клітин. Сніг, що тане, забезпечує вологою рослини ранньої весни, а взимку утеплює їх. Щоправда, сильний снігопад може спричинитися до пошкодження крон деревних рослин. Дощ і сніг є основним джерелом вологості для рослин. Тому дуже важливо, виходячи з рельєфу місцевості, характеру підстиляючої поверхні, напрямку панівних вітрів тощо, вжити відповідних заходів для снігозатримання.

Для окремих рослин і рослинних угруповань велике значення поряд із загальною кількістю вологи, яка випадає у вигляді дощу, має частота (або періодичність) опадів, характер дощів та супутні фактори (тепло, вітер тощо). На відкритих (безлісних) просторах тривалі дощі краще зволожують ґрунт, ніж короткочасні сильні зливи. Внаслідок так званих мрячних дощів у ґрунт всмоктується до 90% вологи, а з короткочасних зливних лише 30-40% вологи, решта ж її марнується, стікаючи по поверхні ґрунту в понижені форми рельєфу; при цьому нерідко розмиваються та зносяться пласти дерну. Волога, що проникає в ґрунт, використовується корінням (для поповнення води, витраченої на транспірацію та створення органічної речовин їй) та мікроорганізмами; деяка її частина випаровується з ґрунту або, проходячи в ґрунт, поповнює ґрунтові води. Досить багато опадів затримується кронами дерев, кущів, ґрунтопокривними рослинами та лісовою підстилкою. Найбільше вологи затримують ліси, створені вічнозеленими породами. У Швеції протягом 1938-1942 рр. ялинові ліси в літні місяці затримували своїми кронами в середньому 57,3% опадів, а в осінні — 52,3%. Крім того, моховий

покрив і лісова підстилка цих лісів додатково затримують ще 18,5% літніх дощів та 9,3% опадів, які випадають в інші пори року. Менш густі ліси затримують своїми кронами значно меншу кількість опадів: соснові — 13-16%, а більш освітлені березові — 8-10%. Грунт відкритих місць краще зволожується мрячними дощами, а лісовий — зливами (бо в лісі від злив кронами затримується менше вологи, а більша частина її досягає ґрунту і лісової підстилки). Кількість води, що йде на стік, залежить від структури й типу ґрунтів, форми рельєфу, сили дощу, швидкості танення снігу, насиченості ґрунту водою, типу рослинності тощо. В період вегетації випадає роса. Вночі, особливо перед сходом сонця, поверхня рослин, що транспірують вологу, сильно охолоджується, і водяна пара, яка в надлишку оточує рослини, конденсується у вигляді роси на траві, листях дерев та чагарників. Частина роси збігає з поверхні рослин та зволожує ґрунт (за рахунок цього він одержує 10-30 мм за вегетаційний сезон). У сухих та жарких пустелях утворюється так звана ґрунтова роса (вдень по капілярах вода піднімається зі значних глибин підґрунтя і поблизу поверхні сухого, нагрітого ґрунту перетворюється в пару, яка, охолоджуючись уночі, переходить у росу. Своєрідною формою опадів є туман, який поступово переходить у мрячний дощ. Такі тумани, що з'являються звичайно над океанами, морями та їхніми берегами, відносять до так званих адвентивних туманів, котрі весь час пересуваються в повітряному просторі. Деякі тумани переносять порівняно мало крапельно-рідкої вологи, але часті тумани над пустелями дають на рік загальну кількість опадів 40-50 мм, а над сильно нагрітою пустелею Наміб — 200-300 мм. У Перу, поблизу зони жорстколистяних лісів існує так званий "ліс туманів". Незважаючи на те, що цей ліс знаходиться в умовах незначної кількості опадів (приблизно 150 мм/рік), його флористичний склад приблизно такий самий, як у лісів вологого півдня Чілі (Вальтер, 1974). Велике значення такі тумани мають для росту і розвитку стеблових сукулентів з поверхневою кореневою системою. Часто над Землею виникають так звані радіаційні тумани випромінювання, причому над сушею вони спостерігаються головним чином восени та взимку, а над морем

та морським узбережжям — влітку і навесні. Причина утворення радіаційних туманів — нічне охолодження земної поверхні та приземного шару повітря. Тумани, як і хмари, збільшують надходження розсіяного світла з довгохвильовим випроміненням.

Велике екологічне значення має дефіцит вологи повітря, або відносна вологість повітря (ВВП), котра обчислюється (у %) за відношенням пружності водяної пари, що знаходиться у повітрі, до пружності насиченої пари при тій самій температурі. Чим вище відносна вологість повітря, тим менше її дефіцит. На відносну вологість повітря найбільшою мірою впливають морські басейни, температура повітря та кількість опадів. Достатньо висока середньорічна ВВП у зоні вологого тропічного клімату поблизу гирла р. Амазонки (89%); у пустелях вона нижча (33%, а в літні місяці — 15% і менше). У м. Нукусі (р. Амудар'я) в спекотні дні ВВП досягає 5%, а в Каїрі під час панування вітрів, що дують з пустелі, — 2%. В Арктиці й Антарктиді, особливо на островах серед морів, відзначена максимальна ВВП. У лісі внаслідок безперервного надходження водяної пари з ґрунту та транспірації рослин вологість повітря вища, ніж над лісом та прилеглими до нього безлісними просторами. У трав'янистих фітоценозах ВВП змінюється по вертикалі.

На вирубках у травостої ВВП поверхні ґрунту становить — 98%; на висоті 10 см — 94, 50 см — 59 і 100 см — 56%. ВВП змінюється протягом доби, досягаючи максимуму перед ранком, а мінімуму — після полудня.

**Випаровування вологи рослинами.** Протягом життя рослина використовує та випаровує крізь продихи (транспірує) велику кількість води. Один посів кукурудзи на площі 1 га за вегетаційний сезон транспірує біля 3 млн. 600 тис. літрів води. З усієї води, що проходить крізь рослину! тільки 0,5-1,0% йде на синтез рослинної маси. На утворення 1 г сухої речовини рослина витрачає від 200 до 1000 мл води.

Кількість води в мілілітрах, що витрачається на синтез 1 г сухої речовини, називається *транспіраційним коефіцієнтом*.



Чим сухіший клімат, тим більше потрібно рослині води для створення органічної речовини, підтримання тургору, тим більше води вона випаровує. При визначенні кількості води, що поглинається рослинами з ґрунту, використовується поняття осмотичного тиску клітинного соку (ОТКС). ОТКС відбиває водовіднімаючу силу рослини. Його виражають у паскалях  $1 \text{ атм} = 10^5 \text{ Па}$ .  $1 \text{ Па} = 10^2 \text{ кПа}$ ). Залежно від типу рослин та екологічних умов місцезростання ОТКС коливається від 500 до 10 000 кПа і більше. Інтенсивність транспірації або витрати води, яка поглинається рослиною з ґрунту, також залежать від типу рослин та зовнішніх факторів (температури, освітленості, вологості повітря, сили вітру тощо). Вона визначається кількістю води, яка випаровується за 1 годину з  $1 \text{ дм}^2$  поверхні листка або з г сирої маси листка. Дорослі дерева мають високу транспіраційну поверхню. В сонячні дні, особливо опівдні, пори листків закриті, або майже закриті, внаслідок чого тимчасово скорочуються витрати вологи. Коли висота сонцестояння знижується, пори відкриваються і інтенсивність транспірації на деякий час знову зростає. Рослини випаровують воду не лише у вегетаційний період крізь листя, але й протягом усього року крізь перидерму, листкові рубці тощо. Крім терміну транспірація, ще вживається термін евапорація (лат. "evaporatio" — випаровування).

Низькі врожаї злакових культур найчастіше спричиняє атмосфера та ґрунтова посуха. За атмосферної посухи на рослину негативно впливають сухість повітря й високі температури, котрі ще більше посилюються так званими суховіями. При цьому спостерігається висихання зерна хлібних злаків (захват), перегрів цитоплазми (запал), руйнування хлорофілу тощо. Ґрунтова посуха настає внаслідок сильного зменшення доступної для рослин гравітаційної вологи, тобто рухомої води, яка заповнює проміжки між частинками ґрунту, просочується вниз під дією сили тяжіння капілярної води, що заповнює найтонші проміжки між частинками ґрунту і утримується силами капілярного натягу (зчеплення). Коли в ґрунті залишається тільки недоступна для коренів рослин гігроскопічна волога (так званий мертвий запас

вологи в ґрунті, тобто води фізіологічно недоступної для рослини), рослина в'яне. Кількість вологи, із якої починається необоротне в'янення рослини, називається *коефіцієнтом в'янення*. До нестачі атмосферної і ґрунтової вологи рослини особливо чутливі в критичний період їхнього росту і розвитку. Для «хлібних злаків таким є період від моменту виходу рослин в трубку до кінця цвітіння. Пшениця більш чутлива до ґрунтової посухи за 5-7 днів до колосіння, тобто в період утворення генеративних органів.

**Посухостійкість та її екологічне значення.** Посухостійкість — це здатність тканин і цитоплазми витримувати сильне обезводнення та розвивати високу всмоктуючу силу, інакше кажучи, посухостійкість — це терпимість, витривалість (толерантність) до висушування. Під час посухи, яка посилюється, у рослин починають діяти різні пристосування, які мають запобігати висиханню. За пристосуванням до короткочасних коливань умов водозабезпечення та випаровування наземні рослини поділяють на пойкилогідричні (з непостійним вмістом води у тканинах) та гомеогідричні (здатні підтримувати відносну постійність гідратації тканин). Одним з механізмів захисту від посухи є запасання і збереження води при замиканні продихів (як до відбувається в посухостійких сукулентів) тощо. Для всіх гомеогідричних рослин характерна наявність великої центральної вакуолі. Завдяки внутрішньому водяному середовищу (запасу води у вакуолі) протоплазма стає менш залежною від змінних зовнішніх умов.

**Екологічні групи рослин за вимогами до вологи.** Рослини не однаково здатні переносити надмірне зволоження та його дефіцит. Є рослини, котрі віддають перевагу засушливим місцевостям, а є й такі, що за вимогами до вологи, займають проміжне положення. Виходячи і цього, рослини поділяють на три екологічні групи: гігрофіти, ксерофіти та мезофіти.

*Гігрофіти* — це *суходільні рослини, що ростуть лише в умовах великого зволоження*. До цієї групи відносяться рослини боліт, берегів річок, озер, сирих і вологих лісів, лук. Гігрофіти не переносять водного дефіциту, оскільки вони не пристосовані до обмежень у витрачанні води. Найтипівіші

гігрофіти — це трав'янисті рослини та епіфіти вологих тропічних лісів. Повітря в цих лісах у край насичене водяною парою, тому тропічним гігрофітам нетреба регулювати інтенсивність транспірації (продихи в них завжди відкриті, транспірація майже дорівнює фізичному випаровуванню, зайва вода виходить крізь особливі утворення — гідатоци. Листки гігрофітів цього типу великі, але пластинки (особливо у нижніх листків) тонкі; нижні листки складаються з одного або кількох шарів клітин; вони не витримують навіть невеликого зниження вологості повітря. **Це тіньові гігрофіти** (наприклад, папороті з роду *Neuraphyllum*). Значна кількість тіньових гігрофітів ростуть у вологих лісах помірної зони Європи (представники родів *Circea*, *Impatiens*, *Chenopodium*).

Крім тіньових гігрофітів, у вологих тропіках зустрічаються і світлові, що ростуть на відкритих місцях. Повітря над ними достатньо вологе, але сухіше, ніж повітря під пологом тропічних вологих лісів. До світлових гігрофітів належить рис, болотні пальми, папірус, а також представники родів *Scirpus*, *Phragmites*, *Caltha*, *Carex*, *Potentilla* що ростуть на болотах та берегах водойм і водотоків.

У гігрофітів добре розвинена система міжклітинників у листках, стовбурах і коренях, що пов'язано з перенасиченням ґрунту водою а відтак з дефіцитом кисню. Часто такі рослини розвивають дихальні корені (пневматофори). Гігоморфна структура листків та стовбурів, слабка продихова регуляція транспірації спричинює швидке ув'янення гігрофітів при зниженні вологості ґрунту повітря. Є гігрофіти, в яких листя сильно редуковане і фотосинтез відбувається в зелених пагонах чи стовбурах (хвощ річковий (*Equisetum fluviatile*) тощо).

**Гідрофіти — це рослини, що живуть у воді.** Одні з них прикріплені до ґрунту занурені у воду лише нижньою частиною, інші цілком занурені у воду, і тільки під час цвітіння над нею з'являються їхні квіти (водний жовтець, валіснерія, деякі види рдесника). Є гідрофіти, які навіть цвітуть під водою (види куширу, різухи тощо).

***У процесі еволюції гідрофіти виробили ряд пристосувань, які дозволяють їм жити у водному середовищі:***

1. Оскільки освітлення у воді сильно послаблене, хлоропласти у листках водних рослин знаходяться не тільки в мезофілі, як у наземних рослин, але й у епідермі.

2. У воді міститься значно менше кисню, ніж у повітрі, тому повітряних порожнин і міжклітинників у гідрофітів більше, ніж у гігрофітів. У деяких водних рослин міжклітинники та повітряні порожнини складають 70% об'єму їхнього тіла і більше, що надає цим рослинам легкості і плавучості. Об'єм листків, занурених у воду, збільшується завдяки тому, що ці пластинки листка розсічена на дрібні частки.

3. У водних рослин нерідко спостерігається різнолистість (гетерофілія): листки, що плавають на поверхні води, й ті, що піднімаються над нею, за формою і величиною різко відрізняються від листків, занурених у воду, а також мають складнішу будову.

4. Як відомо, щільність води, більша ніж щільність повітря, тому у водних рослин механічні тканини слабо розвинені і розташовані ближче до центра стебла, а в сухопутних рослин — вони знаходяться ближче до периферії стебла, що надає йому гнучкості.

5. У таких рослин прикріплених до дна водойм, як глечики жовті (*Nuphar lutea*) та латаття біле (*Nymphaea alba*), розвивається (хоча й спрощена за будовою) досить міцне кореневище. Тим часом у занурених у воду та плаваючих на її поверхні водних рослин корені частково або повністю редуковані, а вода поглинається крізь тонкі пластинки листків.

6. Вода під час вегетації має нижчу за повітря температуру, тому у водних рослин переважає вегетативне розмноження. Багато з них утворюють особливі зимуючі бруньки, так звані «туріони», які є видозміненими пагонами з великим запасом поживних речовин. У наслідок цього туріони важкі, вони занурюються на дно і там зимують.

7. Багато водних рослин вкриті слизом, який запобігає вимиванню з клітин солей, необхідних для їхньої життєдіяльності.

**Ксерофіти** — рослини, що живуть у засушливих місцевостях, вони здатні виносити тривалу атмосферну і ґрунтову посуху, лишаючись при цьому фізіологічно активними. У типових ксерофітів вегетативні органи мають характерну будову, а саме:

1. Листки щільні, тверді, жорсткі, з товстою кутикулою, багат шаровим товстостінним епідермісом і з великою кількістю механічних тканин; тому навіть при великій втраті води листя не губить пружності й тургору.

2. Листки часто згортаються вздовж так, що продиховий бік їх опиняється всередині трубки. При сильній посузі краї пластинки листка можуть сходитись. У вологу погоду пластинки листків знову стають плоскими, або майже плоскими. Такі листки мають ковила, типчак та інші злаки.

В багатьох ксерофітів листки редуковані, завдяки чому зменшується транспіраційна поверхня рослин. Багато ксерофітів густо опушені, від чого вони здаються сіро-повстистими (наприклад, шавлія ефіопська (*Salvia aegyptiaca*), що росте в наших степах) або сріблястими (срібне дерево (*Leucadendron argenteum*), що росте у Південній Африці).

5. Поверхня листків у деяких ксерофітів, наприклад, у волошки степової (*Centaurea ruthenica*), маренки дзвоникоподібної (*Asperula campanulata*), вкрита восковим нальотом, від чого рослини мають сизуватий відтінок).

6. Листки справжніх ксерофітів мають дуже багато продихів (наприклад, у пробкового дерева їх 700-1100 на 1 мм<sup>2</sup>), сильно розвинуту провідну систему (в пустельного чагарника (*Rosa persica*) загальна довжина жилок на 1 см<sup>2</sup> площі досягає 3128 мм). На думку деяких фізіологів, кількість продихів, їхня довжина і довжина сітки жилок залежать від суми опадів, що випали в поточному та попередньому роках.

7. У листках ксерофітів стовпчаста паренхіма верхнього боку листка розташовується двома шарами і більше. В багатьох рослин вона розвивається

на нижньому боці листка. Клітини губчастої паренхіми і міжклітинники невеликих розмірів.

8. Осмотичний тиск клітинного соку (ОТКС) у ксерофітів дуже високий — до 10 000 кПа (100 атм.). Теплові ксерофіти поряд з обмеженням транспірації можуть витратити вологу значно більше, якщо ґрунт на якому вони ростуть, у даний час достатньо зволожений, або завдяки тому, що їхня коренева система проникає в ґрунт на значну глибину, ці рослини можуть використовувати вологу з верхньої кайми ґрунтових вод. Таким чином, ксерофіти не тільки економно витрачають вологу, але й інтенсивніше, ніж інші рослини, добувають її з ґрунту. М.А. Максимов вважав, що саме недоступність вологи в сухому ґрунті є основною причиною посиленого росту корневих систем багатьох видів рослин. Загальна довжина коренів однієї рослини, наприклад, жита може досягати 600 км, а середньодобовий приріст — майже 5 км. Якщо до цього додати кореневі волоски, то довжина всієї всмоктуючої системи жита становить 10 000 км. Ще потужнішу кореневу систему мають фреатофіти, тобто рослини, що існують за рахунок вологи ґрунтових вод. Вони мають кореневу систему, яка проникає глибоко в ґрунт, досягаючи рівня прісних вод, або вологої капілярної кайми. Так, коренева система саксаулу чорного може проникнути на глибину 30-40 м. Деякі ксерофіти мають двоярусну кореневу систему. Зокрема, у фісташки справжньої (*Pistacia vera*) верхні корені залягають на глибині до 80 см (вони забезпечують рослину вологою у весняно-літній період), а нижні — досягають глибини 160-180 см (ці корені забезпечують рослину вологою у другий період вегетаційного сезону). Завдяки такому повному використанню вологи всіх горизонтів ґрунту та підґрунтя на схилах і передгір'ях Паміро-Алая — гірської країни в Середній Азії, фісташки створюють ліси у посушливих умовах при середньорічній сумі опадів 250-350 мм, літній температурі 40-43 °С та відносній вологості повітря 10-13%.

Міцні, дуже розгалужені корені ксерофітів, що проникають глибоко в ґрунт, витягують вологу з глибини, коли у верхніх шарах її замало. В цьому полягає суть посухостійкості ксерофітів.

Виходячи з цього було зроблено висновок, що ксерофіти типу склерофітів потенційно можуть випаровувати значно більше вологи, ніж мезофіти, якщо ґрунт достатньо вологий.

Навіть найтипівіші ксерофіти не є сухолюбними, а лише посухостійкими рослинами, здатними переносити нестачу води з меншими| втратами для життєдіяльності, ніж мезофіти.

Влітку, в період сильної посухи, ксерофіти припиняють ріст, частково або повністю скидають листя. У весняні місяці, будучи забезпеченими вологою, вони досягають найбільшого росту і розвитку і витрачають вологи більше, ніж мезофіти.

Було відзначено, що цитоплазма клітин ксерофітів містить підвищену кількість так званої зв'язаної води, тобто тієї частини води, яка міцно утримується колоїдами клітин. За характером пристосувань ксерофітів до сухих місцезростань їх поділено на дві групи: сукуленти і склерофіти.

**Сукуленти** бувають стеблові (кактусові, молочайні) та листові (агава, алое, види родів *Sedum*, *Sempervivum*). Це соковиті, м'ясисті рослини з дуже розвиненою паренхімою, в клітинах якої міститься багато води.

**Склерофіти** є повною протилежністю сукулентам. Це рослини з жорсткими листками, що мають товсту кутикулу і дуже розвинені механічні тканини. Вони порівняно мало обводнені, здаються сухуватими і навіть при втраті води до 25% не втрачають тургору.

ОТКС склерофітів дорівнює 4000 -10000 кПа (40-100 атм) і більше. Вони утворюють міцну кореневу систему, здатну швидко подавати воду в листя.

Місцезростання з недостатнім зволоженням зустрічаються не тільки в жарких країнах, але й у місцях з холодним кліматом у північних широтах та високо в горах. Тому в північних і високогірних рослин також наявні ознаки ксероморфної структури.

Рослини холодних і вологих ґрунтів, що мають ксероморфні ознаки, називаються *психрофітами*, а рослини високогір'їв — *кріофітами*, однак слід зауважити, що а у психрофітів ксероморфна структура поєднується з гігроморфною.

*Мезофіти* — це рослини, що ростуть на середньозволожених ґрунтах. Вони вимогливіші до вологи, ніж ксерофіти, і менш вимогливі, ніж гігрофіти.

Мезофіти ростуть за середніх умов зволоження, теплового та повітряного режимів й мінерального живлення. Між типовими гігрофітами та мезофітами є багато перехідних груп. Це переважно злаки і осоки, які тяжіють до більш-менш вологих місцезростань. Ряд учених відносять їх до гігромезофітів або до мезогігрофітів.

Мезофіти зустрічаються як у тропіках, так і в холодних областях, але домінують у середніх умовах зволоження і теплового режиму на помірно родючих та добре аерованих ґрунтах. За своєю морфологією ш фізіологією мезофіти сполучають різні ксероморфні та гігроморфні ознаки, тому іноді їх поділяють на мезоксерофіти (якщо вони ближчі до ксерофітів), мезогігрофіти (якщо вони ближчі до мезофітів) та еумезофіти (так називають типові мезофіти). До типових мезофітів належить багато рослин, що культивуються. Це, зокрема, зернові, плодово-ягідні, овочеві, лучні трави, листяні дерева. Вони, як правило, швидко ростуть та дають високі урожаї, але в посушливі роки їхня врожайність дуже сильно знижується. Мезоксерофіти заходять далеко на південь (*Quercus robur*) у степову зону. З трав'янистих рослин ними є *Medicago falcata*, *Tzifolium montanum*, тощо.

### **Питання для самоконтролю**

1. Дайте коротку характеристику розподілу водних ресурсів на нашій планеті.
2. Як впливають різні форм води на рослини та рослинний покрив
3. Що називають транспіраційним коефіцієнтом?



4. Поясніть суть поняття осмотичного тиску клітинного соку (ОТКС). У яких одиницях вимірюють цю величину?
5. Що таке інтенсивність транспірації і від яких факторів вона залежить?.
6. Поясніть, що називають коефіцієнтом в'янення?
7. В чому полягає суть явищ посухостійкості й жаростійкості?
8. Назвіть екологічні групи рослин за вимогами до вологи.
9. Дайте коротку характеристику пристосувань рослин до дефіциту вологи.
10. Дайте коротку характеристику пристосувань рослин до надмірного зволоження.
11. Охарактеризуйте різні екологічні групи ксерофітів
12. Поясніть різницю між екологічними особливостями рослин психрофітів та криофітів.

## ТЕМА 6. ПОВІТРЯ ЯК ЕКОЛОГІЧНИЙ ФАКТОР

Атмосфера — газоподібна оболонка Землі — вкрай важлива для життя. Вона запобігає різким коливанням температури і надходженню ультрафіолетового випромінювання від Сонця на поверхню Землі, є джерелом постачання рослин вуглекислим газом для фотосинтезу та живих істот киснем для дихання, виявляє побічний вплив на рослини, змінюючи розподіл тепла і світла над поверхнею ґрунту, є середовищем для розповсюдження пилку, спор, насіння, плодів. Газовий склад атмосфери досить постійний. Сухе повітря містить 78,1% азоту, 21% (за об'ємом) — 23% (за масою кисню), 0,32% вуглекисню, 0,9% Arg, сліди — водню, неону, криптону, ксенону та ін. Містяться в повітрі також більш-менш постійні домішки: аміак, двоокис сірки, газоподібні ароматичні виділення рослин, пил, частки диму, мікроорганізми, спори, пилок рослин, дрібне насіння, індустриальні гази тощо. Крім того, повітря завжди містить деяку кількість водяного пилу, котра великою мірою змінюється в різних районах Землі в різний час. З газів атмосфери найбільше значення для життя рослин мають кисень та вуглекисень.

### *Кисень ( $O_2$ )*

У біосфері кисень знаходиться у вигляді молекулярного ( $O_2$ ), атмосферного (O) та озону ( $O_3$ ). Озон утворюється з  $O_2$  на висоті 30-40 км, основна маса його розміщується у вигляді шару — озоносфери. Цей шар забезпечує живі організми на Землі від шкідливого впливу короткохвильової УФ радіації Сонця. За даними В.І. Вернадського (1954), озоновий екран постійно формується з молекулярного й атмосферного кисню, захищає життя у біосфері та є її верхньою природною межею.

Молекулярний кисень, що знаходиться у формі газу та у водних розчинах, відіграє виключно велику роль у житті всіх організмів та протіканні всіх хімічних реакціях на Землі. Основним джерелом вільно- і о кисню на Землі є фотосинтез — біохімічна реакція глобального масштабу й значення. Як відомо, ця реакція протікає в хлоропластах зелених рослин.

В.І. Вернадський вважав, що в атмосфері знаходиться що найменше  $1,2 \times 10^{15}$  т, що найбільше  $2,1 \times 10^{15}$  т вільного кисню. Крім того цільний кисень розчинений у прісній воді на суші, в снігах і льодах, солоній воді морів та океанів. В наш час унаслідок посилення виробничо-технічної діяльності людини щорічно спалюється величезна кількість вугілля, нафти та інших видів палива, при цьому в атмосферу надходить біля 20 млрд. тон вуглекисню, а для спалювання витрачаються мільярди тон вільного кисню. Це призводить до того, що вміст кисню в атмосфері зменшується, а вуглекисню — збільшується. Зараз лише в процесі роботи промислових підприємств витрачається 23% того кисню, що продукується надземною рослинністю. Для прогнозу можливого зниження питомої ваги кисню в атмосфері слід також враховувати катастрофічне скорочення на Землі площі лісів — легенів нашої плати и. (1 га тропічної сельви (дощові ліси) виділяє біля 60 т  $O_2$  за рік).

Рослинний світ є стабілізатором вуглекисло-кисневого балансу повітряного басейну і Світового океану, що сприяло розвитку якісно нових форм органічного життя на Землі. В наш час у повітряний басейн спорадично надходить 1300 млн. тон вуглекислого газу індустріального походження, а ще 1080 млн. тон видихає населення Землі. Концентрація вуглекислого газу в повітрі щорічно збільшується на 0,2% до наявного рівня. Лісовий фітоценоз при продукуванні  $1 \text{ м}^3$  деревини виділяє в атмосферу 1,4 т кисню.

У ґрунт кисень проникає на порівняно невелику глибину, причому його концентрація із глибиною швидко зменшується через поглинання ґрунтовими організмами та окислювальні процеси. У морській воді кисень і азот повітря поглинається тільки в поверхневих шарах, де знаходиться основна маса фотосинтезуючих водних рослин. Завдяки останнім в цій же зоні зосереджена й найбільша кількість кисню.

У біосфері відбувається постійний кругообіг кисню. Вільний кисень ] виділяється при розщепленні води променевою енергією Сонця в хлоропластах зелених рослин під час фотосинтезу. Приблизно за 2000] років майже увесь кисень атмосфери проходить крізь живі організми біосфери в

процесі дихання (горіння, розкладання).  $O_2$ , що виділяється при диханні рослин і тварин, входить в атмосферу й знов поглинається хлоропластами рослин. Зелені рослини в процесі фотосинтезу підвищують відношення  $O_2$  до  $CO_2$  в атмосфері. Для насіння і коренів, а також для мікроорганізмів, котрі знаходяться в ґрунті, кількість кисню часто є лімітуючим фактором, а його нестача дуже пригнічує життя рослин.

Важливе значення для життя рослин має аерація ґрунту. Через нестачу кисню посилюється токсична дія продуктів розкладання рослинних решток, підвищується кислотність ґрунту і синтез шкідливих для рослин закисних сполук (сірководню, метану та ін.).

За нестачі  $O_2$  знижується дихання насіння, у зв'язку з чим уповільнюється стан спокою, й подовжуються строки проростання насіння. Спостерігаються значні морфологічні зміни в будові рослин — розростання рихлих тканин у їхній базальній частині, клітинні стінки в коренях стають тоншими, корені погано розгалужуються, гальмується утворення корневих волосків, збільшується об'єм міжклітинників, утворюються нові додаткові корені біля основи стебел тощо.

#### *Вуглекисень ( $CO_2$ )*

Біосфера являє собою складну суміш сполук вуглецю (C), котрі безперервно виникають,, змінюються, розкладаються. Основний шлях кругообігу вуглецю — з двоокису вуглецю атмосфери в живу речовину, й з неї назад, у двоокис вуглецю. Починається цей процес з фіксації атмосферного  $CO_2$  під час фотосинтезу. Зелені рослини щорічно зв'язують біля 67%  $CO_2$  атмосфери. Біля 30% асимільованої речовини витрачається на дихання рослин, а майже 70% її є джерелом живлення гетеротрофних організмів. Певна частина фіксованого  $CO_2$  споживається тваринними організмами. Весь  $CO_2$  атмосфери проходить повний кругообіг приблизно за 3000 років. Концентрація його, за даними К. Блека (1973), становить 0,03%, або 0,57 мг на 1 л повітря. Але вміст його в повітрі гумусового горизонту в середньому 0,2 -1% від загальної

кількості ґрунтового повітря. Вночі, у зв'язку з припиненням асиміляції рослин, концентрація  $\text{CO}_2$  в повітрі завжди вище, ніж удень.

Восени концентрація  $\text{CO}_2$  у повітрі підвищується внаслідок зниження асиміляційної діяльності рослин та посилення ґрунтового дихання мікроорганізмів, а влітку, навпаки, фотосинтетична активність рослин посилюється, а концентрація  $\text{CO}_2$  зменшується і т.д. При підвищенні концентрації  $\text{CO}_2$  у повітрі до певної межі (більше як у 5 разів), інтенсивність фотосинтезу посилюється, але за надмірної його концентрації спостерігається отруєння рослин.

### *Азот (N)*

Газоподібний азот більшістю вищих та багатьох нижчих рослин не засвоюється, тому його прийнято вважати інертним газом. Але це не зовсім точно, якщо врахувати роль азоту як біогенного елемента. Відомо, що азот входить до складу протоплазми, є джерелом утворення протейну (рослинного білка). За звичайних умов вміст азоту в атмосфері становить 78,6% за об'ємом або 75,5% за масою. У біосфері міститься лише 2% всього азоту на Землі. Вільний азот проникає в атмосферу з кори вивітрювання та надр Землі під час вулканічних вивержень — з розплавленої магми, бо магма — це і є природна розплавлена силікатна маса, гарячих джерел, де його значно більше, ніж у атмосфері. Звичайно, багато азоту та кисню міститься в газах, які оточують гниючі органічні рештки, багато його у вибухонебезпечному кам'яновугільному газі та в повітрі торфових покладів (до 53,7%); він постійно проникає з літосфери та ґрунту.

Азот у формі аміаку ( $\text{NO}_3$ ) — утворюється не тільки як продукт розкладу органічних сполук, які розкладаються мікроорганізмами, але й при окисленні вільного азоту в присутності води. Він також може утворюватися з азоту і водню у повітрі, при електричних розрядах (наприклад, під час грози). Отже, в природній обстановці постійно йдуть реакції виділення вільного азоту та зв'язування його в різні сполуки.

Кисневі сполуки азоту є одним з найголовніших джерел живлення рослин, при збільшенні кількості кисневих сполук азоту відповідно збільшується органічна маса рослин, а при зниженні — зменшується.

Після відмирання органів рослин та мінералізації їх, кисневі сполуки азоту, що накопичується в тілі організму, розкладаються з виділенням вільного азоту або мінералізуються за участю певних мікроорганізмів у нітратні та аміачні солі, котрі є незамінними джерелами живлення рослин.

### **Забруднення повітряного басейну та його вплив на рослини.**

Атмосферне повітря. В сучасному промисловому місті загрозливих розмірів досягло забруднення повітряного басейну пилом та газами. Дев'ять десятих речовин, що забруднюють повітря в США, складаються з невидимих, але дуже шкідливих газів, серед яких переважають оксид вуглецю, що потрапляє в повітря з викидами автотранспорту, та оксид сірки, який виділяється при спалюванні на електростанціях та заводах вугілля і нафти. Підраховано, що лише в Нью-Йорку щодня в атмосферу потрапляє більше 4000 т оксиду вуглецю, понад 3000 т двоокису сірки та близько 300 т промислової пилюки. Особливо великих масштабів набуло забруднення повітря в Лос-Анджелесі.

За останні кілька років у Японії кожен третій житель отримував якесь захворювання внаслідок забруднення повітря відходами промислового виробництва. В столиці Японії Токіо полісмен-регулювальник повинен час від часу залишати свій пост для того, щоб у спеціальному приміщенні подихати киснем.

Суттєву загрозу для здоров'я людини становить безперервне скидання на великі промислові міста мільйонів кубометрів шкідливих газів, великої кількості пилу та золи, котрі не пропускають сонячне ультрафіолетове проміння. У 1952 р. «великий лондонський туман» — «смог», протягом одного тільки тижня забрав життя 4000 чоловік, ще декілька тисяч загинули в наступні три місяці. В грудні 1962 р. катастрофа повторилась. Цього разу загинуло 750 лондонців

У книзі “Зникаюче повітря”, що вийшла в США, учений Джон Експозито пише: «Надії людей на чисте повітря наштовхуються на обман, на зговір промислових корпорацій, котрі використовують свій вплив на державних діячів...».

В теперішній час методи очистки промислових викидів значно удосконалюються. Для знезараження їх і для вловлювання цінних компонентів з промислових відходів створена спеціальна галузь промисловості. В місцях будівництва заводів мають споруджуватись очисні установки, без яких жодне підприємство не буде введено в експлуатацію. На вже існуючих заводах будуються потужні фільтри і пилеуловлювачі. Зважаючи на те, що потужності заводів, які виробляють очисні споруди, ще не достатні, поставлене завдання інтенсивного розвитку цих заводів і разом з тим і подальшого вдосконалення технології самої очистки.

Одним з найнебезпечніших джерел забруднення атмосферного повітря, збіднення його на кисень є автомобіль. Зараз світовий автомобільний парк налічує понад 250 млн. машин. У США 100 млн. автомашин “поглинають” у два рази більше кисню, ніж його тут створюється. Приблизно те ж відбувається в Японії, ФРН та інших промислово розвинутих країнах.

Щоб попередити шкідливий вплив автотранспорту на екологічне середовище сучасного міста, слід здійснити цілий комплекс технічних, містобудівничих та організаційних заходів.

У 1984-1985 рр. світова преса широко коментувала деякі катастрофічні випадки небезпечного забруднення оточуючого середовища у промислово розвинутих країнах, яке сталося з вини транснаціональних кампаній. Так, у м. Бхопал (Індія) внаслідок витоку високотоксичних газів на хімічних підприємствах американського концерну «Юніон карбайд» загинуло близько 2 500 чоловік і захворіло близько 40 000 чоловік.

«Юніон карбайд — вбивця!» — цей лаконічний напис точно передає те, що тут відбулося, хто несе відповідальність за страшну біду, яка неочікувано, серед ночі звалилась на жителів міста. Страшні масштаби трагедії. За самими

останніми офіційними даними, загинуло 3150 чоловік. Стали повними інвалідами ще 20 тисяч, страждають від наслідків отруєння високотоксичними газами більш ніж 200 тисяч чоловік. Неофіційні дані набагато вищі. За підрахунками, наприклад, індійської ради медичних досліджень, у смертельній газовій хмарі “згоріло” 10 тисяч бхопальців. Так, численними експертизами причина трагедії встановлена незаперечно — ігнорування адміністрацією транснаціонального гіганта правилами безпеки, який хвилювався тільки примноженням прибутків. З грудня 1984 р. із ємкості № 610 відбулася витік 43 тон смертельного газу метилізоціанату. І як з’ясувалося, не тільки його. Подальші дослідження, проведені радою по наукових і промислових дослідженнях, показали, що, крім цього газу, в резервуарі містилося не менш, ніж 12 токсичних хімікатів. Місцева влада немало зробила для допомоги бхопальцям. Сім’ї всіх загиблих, а також близько 80 тисяч потерпілих сімей отримали одноразову допомогу. Відразу ж після катастрофи 14 тисяч отруєних газом були поміщені у лікарню, 158 тисячам була надана амбулаторна допомога. 1300 людей вже отримали роботу, 2500 оволодівають на курсах іншими спеціальностями. Багато людей отримують невелику пенсію, діти та вагітні жінки отримують додаткове харчування.

У Бразилії в районі м. Кубатау концентрація токсичних газів в атмосфері становила  $2 \text{ мг/м}^3$ , при максимально допустимій нормі  $0,625 \text{ мг/м}^3$ . Це призвело до різкого зростання серед дорослого населення захворювань серцево-судинної системи і органів дихання, а також дитячої смертності. Було оголошено надзвичайну ситуацію по боротьбі з забрудненням оточуючого середовища. Це — наслідок господарювання транснаціональних компаній, які не побудували відповідних очисних споруд.

У жовтні 1984 р. у заплаві р. Амазонки на північному сході Бразилії, де проживають в основному індійці, Американський концерн по виготовленню отруйних хімічних речовин зробив дослідження нових дефоліантів, (аналогічних тим, що колись використовувались під час війни у В’єтнамі). В



результаті чого померло більш ніж 5 тис. людей місцевого населення і загинула рослинність на великих площах.

### **Питання для самоконтролю**

1. Роль кисню у житті рослин. Форми кисню у повітрі.
2. Роль вуглекислого газу у житті рослин та його вплив на фізіологічні процеси.
3. Азот та його вплив на розвиток рослин.
4. Джерела забруднення повітря та його вплив на рослинний покрив.
5. Екологічні катастрофи, що привели до забруднення повітряного басейну

## ТЕМА 7. ҐРУНТИ ЯК НАЙВАЖЛИВІШИЙ КОМПЛЕКСНИЙ ФАКТОР ЖИТТЯ РОСЛИН

Ґрунт — це особливе органо-мінеральне природньо історичне утворення, яке сформувалося внаслідок впливу живих організмів на мінеральний субстрат та розкладу мертвих організмів, впливу природних вод і атмосферного повітря на поверхневі горизонти гірських порід у різноманітних умовах клімату та рельєфу в гравітаційному полі Землі. Ґрунт характеризується родючістю.

За визначенням В.І. Вернадського, ґрунт є біокосним тілом біосфери: в ньому 93% складають мінеральні частини і лише 7% — органічні. Ґрунт як природно-історичне тіло являє собою поверхневу родючу частину земної кори. Середня товщина цієї частини — 18-20 см, хоча в різних районах земної кулі вона може дорівнювати від кількох сантиметрів до 1,5-2,0 м. Для утворення родючого шару ґрунту потрібні були тисячоліття взаємодії світла, води, тепла, повітря, рослинних і тваринних організмів (особливо мікроорганізмів) з ґрунтоутвірною гірською породою.

В.І. Вернадський відзначав, що ґрунт — це найскладніший, майже живий організм (біокосне тіло), нерозривно пов'язаний з водою і повітрям, з якими він утворює триєдину систему, що є основою біосфери — обрисом Землі. Тому: «коли людина надзвичайно сильно порушує природні місця зростання та ґрунти, вона приводить в дію справді пекельний механізм, дія якого відбивається на всьому, навіть на атмосфері, що необхідна для існування людей на Землі». Під родючістю ґрунту розуміється її здатність забезпечувати рослини водою, поживними речовинами, повітрям, теплом. Розвитку та набуттю цих якостей ґрунту сприяють живі організми (рослини, тварини та мікроорганізми), котрі зв'язані з ґрунтом і складають разом з ним екологічні системи — *біогеоценози*. Родючість ґрунтів значною мірою також залежить від діяльності людини. Ґрунт — першоджерело всіх матеріальних благ (багатство Землі), тому збереження ґрунтів є найважливішою проблемою сучасності.

**Розвиток ґрунту**— це результат взаємодії п'яти головних факторів ґрунтоутворення: материнської гірської природи, клімату, рельєфу, живих організмів та віку країни.

Материнська гірська порода служить фізичним та хімічним середовищем для ґрунотвірного процесу. Механічний і мінеральний склад її повністю визначають всі фізичні (включаючи водні та водно-динамічні) властивості і хімічний склад мінеральної частини ґрунту. Внаслідок фізичного вивітрювання монолітні скельні гірські породи перетворюються на осипи, котрі мають уже зовсім нові фізичні якості -- рихлий склад, пористість та інфільтраційну здатність. Глина й суглинки, які при цьому утворюються, поряд з водопроникністю мають вологоємність, і завдяки чому можуть забезпечувати рослини вологою — найважливішим фактором життя.

При хімічному вивітрюванні одночасно відбувається перехід біогенних елементів з нерозчинного (недоступного) в рухомий (доступний) для рослин стан.

Клімат впливає на формування гідротермічного режиму, який справляє вирішальний вплив на інтенсивність, характер вивітрювання та динаміку біологічних процесів, що складають малий біотичний кругообіг речовин.

Так, з переходом від північної частини лісової зони до лісостепу за рахунок потепління клімату покращуються гідротермічні умови розкладання лісової підстилки. Тому під лісом підвищується інтенсивність дернового процесу ґрунтоутворення та уповільнюється власне підзолистий процес.

Особливо важливе значення в ґрунтоутворенні має взаємодія гірської породи та рослинності, що обумовлює синтез органічних речовин. Унаслідок цього в ґрунті накопичуються біогенні елементи, утворюється структура та розвивається основна його якість — родючість.

Рослинний, або біогеоценотичний покрив залежно від специфіки створюваного ним кругообігу речовин, енергії та характеру його впливу на процес ґрунтоутворення, поділяють на лісову, лучну, степову, пустинну формації. Кожна з них — це поєднання автотрофної та гетеро-, тріфної

рослинності, що обумовлює характерну стадію процесу ґрунтоутворення і в результаті приводить до утворення окремого характерно-1 го типу ґрунтів.

Так, під лісовою формацією протікає підзолотвірний процес, унаслідок якого утворюються дерново-підзолисті ґрунти; під лучною рослинністю — дернові та лучні; під степовою — чорноземи та каштанові ґрунти тощо.

Процес ґрунтоутворення відбувається не тільки в просторі, а й у часі: накопичується перегній, утворюється структура, вилуговуються мінеральні сполуки. З часом невідмінно змінюються ознаки ґрунтів та рівень їхнього розвитку. Тому вік ґрунтів(час, протягом якого на даній : ділянці суші протікає його розвиток) виділяється як один з ґрунтовірних факторів (вік місцевості або географічної області).

Роль орографічних факторів у ґрунтоутворенні. До орографічних факторів належать: висота місцевості над рівнем моря, рельєф місцевості, кут нахилу та напрямок (експозиція) схилів; географічні координати місцевості. Рельєф ґрунту(місцевості) — сукупність форм земної поверхні, що має певний геологічний склад та зазнає постійного впливу як внутрішніх (ендогенних), так і зовнішніх (екзогенних) сил Землі — атмосфери, літосфери, гідросфери, біосфери. Рельєф — це та основа, на якій мешкає та займається господарською діяльністю людина. Різні форми рельєфу утворюють перепади висот, гори, круті схили, річкові долини, плакорні ділянки або плато. За цих умов розвиваються осипи, обвали, зсуви, а при надмірному та різкому зволоженні, що настає після тривалого посушливого періоду, можуть виникнути грязеві (брудно-кам'яні) потоки — селі. Повільні гравітаційні процеси діють переважно на пологих схилах, що заліснені або задерновані.

Рельєф, як фактор ґрунтоутворення, впливає на перерозподіл тепла, вологи та твердих мас. З історією розвитку рельєфу та змінами клімату пов'язана історія ґрунтів. На різних елементах рельєфу утворюються різні гірські породи, а внаслідок наступного фізичного та хімічного вивітрювання останніх — різні ґрунти. Родючість цих ґрунтів формується залежно від характеру рослинності, яка з'являється на різних елементах рельєфу. Таким

чином, найважливіше значення в процесах ґрунтоутворення мають рельєф, клімат та рослинність.

Висота місцевості над рівнем моря у високогірних районах чітко позначається на характері рослинності та основних рисах ландшафту. На високих горах простежується зміна смуг (поясів) рослинності у зв'язку зі зміною кліматичних умов. Так, підіймаючись у гори, розташовані в кліматичному поясі пустель Середньої Азії, ми спостерігатимемо таку послідовну зміну поясів (знизу догори): пояс степів, лісів, безлісних альпійських просторів.

У зв'язку з рельєфом рослини та рослинні угруповання розташовуються за так званим екологічним рядом (наприклад, за вимогами до вологості: чим нижче по рельєфу, тим вологість буде більшою, а рослини утворюють ряд зі збільшенням гігрофітності (вологолюбності). Велике значення мають також кут нахилу та експозиція схилів. Так, за В.В. Альохініним, рослинність південних схилів несе елементи південних плакорних просторів, а північних — більш північних плакорних місць зростають. Рельєф впливає на зріст і форму дерев та на частоту плодоношення. У горах, йдучи знизу вгору, ми начебто пересуваємося з півдня на північ. Метеорологи розрізняють клімат: низовин, височин та гірських місцевостей.

Найважливіша якість ґрунту — його структура, котра обумовлюється сукупною дією органічних та мінеральних ґрунтових колоїдів, які склеюють елементарні частки ґрунту та сприяють утворенню грудочок — структурних агрегатів, різних за формою та розміром.

Структура ґрунту має вирішальне значення у розвитку його фізичних і водно-фізичних властивостей. Структурні ґрунти завдяки своїй пухкості добре опановуються кореневою системою рослин та забезпечують їх водою, повітрям, елементами мінерального живлення. Структура ґрунту визначається за його механічним складом. Співвідношення різних механічних фракцій у даному ґрунті визначає його пористість та щільність.

**Мікробне населення ґрунту.** Хоча маса мікробів становить лише незначну

частину органічної речовини ґрунту, велика активна поверхня мікроорганізмів визначає їх найважливішу роль у ґрунотвірних процесах. Виходячи з розмірів живих ґрунтових організмів, їх поділяють на такі групи:

- 1) мікробіота — бактерії, гриби, ґрунтові водорості та найпростіші;
- 2) мезобіота — нематоди, кліщі, найдрібніші личинки комах тощо;
- 3) макробіота — корені рослин, великі комахи та дощові черв'яки.

Найбільше екологічне значення мають безхлорофільні мікроорганізми ґрунту, особливо бактерії, гриби (актиноміцети) та різні найпростіші (інфузорії, амеби, корененіжки тощо). Численні організми, що живуть у ґрунті (від мікроорганізмів до великих ссавців, що риють ґрунт, створюють сприятливі умови для зростання зелених рослин (автотрофів). Велику роль відіграють ґрунтові мікроорганізми в мінералізації органічних і неорганічних речовин, а після відмирання самі стають основою для створення гумусу. Дуже велике значення мають ґрунтові організми для процесів амоніфікації, нітрифікації, фіксації вільного азоту атмосфери тощо. Їх можна поділити на дві групи: рослинні організми (бактерії, актиноміцети, водорості, гриби, коріння та ризоїди зелених рослин тощо) і тваринні (нематоди, кліщі, комахи (мурашки, жуки, терміти), кільчасті черви; з хребетних — різні землерийки).

Кількість живих бактерій у шарі ґрунту 0,25 см досягає 3-7 т/га, що складає 0,1-0,2% від маси самого ґрунту, а сумарна поверхня всіх бактерій з 1 га гумусового горизонту може досягати 500 га. Зв'язування азоту повітря починається з відновлювального розщеплювання молекули  $O_2$ . Ця реакція каталізується нітрогеназною системою.

В ґрунтів усіх типів самий верхній шар, або гумусовий горизонт (Н), може бути прикритий органічними рештками, які поступово розкладаються, степова повсть тощо

Лісова підстилка відіграє дуже важливу екологічну роль у лісових біогеоценозах: вона позитивно впливає на природне насіннєве розмноження (відновлення) деревних порід, сприяє накопиченню вологості та поживних речовин у ґрунті; впливає на тепловий режим ґрунтів тощо (Травлєєв, 1972;

1973 та ін.).

Важливіше значення має міцність ґрунтового покриву (від поверхні до материнської породи). Вся його товщина пронизана корінням рослин та найбільш заселена мікроорганізмами. Цей шар краще за інші утримує вологу та поживні речовини, тому рослини на таких ґрунтах мають більшу життєвість; деревні породи краще витримують вітровали, ніж ті, що ростуть на молодих ґрунтах.

Для ґрунтів усіх типів найбільше екологічне значення мають: водний, повітряний, тепловий і сольовий режими. Поглинання з ґрунту коренями рослин води та розчинених у ній поживних речовин залежить від аерації і температури; разом з тим значення останніх факторів (крім кліматичних) великою мірою залежить від структури та щільності ґрунтів (табл. 9). Піщані і супіщані ґрунти мають більше пор і порожнин, ніж глинисті. Крізь пори в ґрунт проникають вода, повітря і тепло. В порожнинах оселяються мікроорганізми, у них проникає коріння рослин. Отже, кількість пор і порожнин, їхні розміри та форма впливають на водний, тепловий та повітряний режим ґрунтів, їхні біологічні якості. Ґрунти, що відповідають середнім показникам, належать, як правило, до чорноземних або середньо-суглинкові. Близькі до цих показників темно-сірі лісові слабопідзолисті ґрунти, лучні чорноземи та ін.

Механічні елементи ґрунту склеюються різними виділеннями мікроорганізмів та вищих рослин, утворюючи агрегати і структурні елементи (окремоті). Ці агрегати різної величини, форми і щільності в сукупності створюють характерну для кожного типу ґрунтів структуру. Водотривкість агрегатів посилюється внаслідок зчеплення механічних елементів ґрунту продуктами гумусної та ульминової кислот, що утворюються при бактеріальному розкладі рослин. Якщо названі вище кислоти взаємодіють з іонами кальцію (Ca), утворюються особливо водотривкі агрегати. Крім того, міцелій грибів та нитки водоростей посилюють водотривкість ґрунтових агрегатів, переплітаючи мінеральні частки і обплітаючи гранули навколо.

### **Сольовий режим ґрунтів, потреба рослин у зольних елементах та азоті.**

Окремі рослини або групи їх по-різному поглинають з ґрунтового розчину мінеральні макро- та мікроелементи. Останні містяться у ґрунтовому розчині у дуже малих кількостях, тому їх важко виявити шляхом звичайного хімічного аналізу. Крім основних поживних елементів (N, P, K, Ca, S, Mg) для нормального росту і розвитку рослин необхідні також мікроелементи. До них належать марганець (Mn), бор (B), мідь (Cu), цинк (Zn), кобальт (Co) тощо. Мікроелементи стають отруйними, якщо знаходяться в ґрунті в доступній формі і у великій кількості (тому їх вносять у низьких дозах) — кілька грамів, а інколи й 1 г/га.

Багато які мікроелементи є каталізаторами, що прискорюють перебіг фізіологічних процесів у рослинах або впливають на хід мінерального живлення тощо. Наприклад, підвищений вміст мікроелементів мають рослини з родин жовтецевих і складноцвітих. В астрагалах накопичується отруйний для тварин селен. У хвої ялини та смереки міститься в підвищених дозах марганець. У морській воді виявляються лише сліди йоду та бромю, однак багато водоростей накопичують їх у великих кількостях. Так, концентрація йоду в золі лімонарії досягає 0,1-0,5%, а в морській воді — лише 0,000005%. У рослинах з родини капустяних і зонтичних міститься сірки в 5-10 разів більше, ніж у рослинах інших родин. Є рослини, що накопичують алюміній (плауни), кальцій (буряк, картопля, смерека), магній (модрина), соду (солянка) тощо.

Деревні породи поглинають з ґрунту мінеральних речовин у 10-15 разів менше, ніж трав'янисті рослини. Особливо мало деревні породи потребують фосфору і калію, тому ліси можуть зростати на більш бідних ґрунтах. У той же час лісова рослинність створює більше органічної маси на одиницю площі, ніж трав'яниста.



**Роль мінеральних елементів у житті рослин.** До складу рослин входять вуглець (С), кисень (O<sub>2</sub>), водень (H), азот (N), сірка (S), фосфор (P), калій (K), кальцій (Ca), магній (Mg), залізо (Fe), бор (B), марганець (Mn), мідь (Cu), цинк (Zn), молібден (Mo) тощо.

Вуглець, кисень і водень - це основні елементи, що входять до складу органічних речовин рослин. Вони становлять біля 90% усієї маси сухої речовини біосфери. З органічних речовин та різних сполук у складі рослин переважають вуглеводні. Тому співвідношення С:О:Н у рослинах дуже близьке до співвідношення цих елементів у вуглеводнях.

До основних речовин рослин належить також азот, що входить до складу білків, амінокислот, нуклеїнових кислот і фосфатидів; фосфор містять нуклеїнові кислоти і фосфати; сірка є в усіх рослинних білках; магній входить до складу хлорофілу тощо. Вуглець, кисень, водень, азот, фосфор, калій, сірка та магній є основним будівельним матеріалом, з якого рослини створюють свій організм. Решта хімічних елементів необхідна для нормального обміну речовин у рослинах. Функції кожного елемента суворо спеціалізовані і жоден з них не може бути замінений іншим. Нестача будь-якого з цих елементів спричиняє порушення життєдіяльності рослинного організму та призводить до руйнування його органів і тканин. З усіх зольних елементів у найбільшій кількості рослини поглинають калій, вміст якого у молодих рослинах становить біля 5% у перерахунку на суху речовину. Вміст кальцію в аналогічних умовах приблизно в 10 разів менший. Вміст у рослинах таких елементів, як Mg, B, Cu, Zn, не перевищує тисячних і навіть десятитисячних долей відсотка.

У звичайних умовах рослини містять також натрій, хлор, кремній. У незначних кількостях виявляються також титан, алюміній, фтор, йод, миш'як, кобальт, нікель, літій, барій, радій тощо.

**Мінеральне живлення рослин.** Мінеральні речовини надходять у рослини в розчиненому вигляді, оскільки саме в такій формі їх можуть всмоктувати з ґрунту корені рослин і тільки в такій формі вони можуть переміститися до листків. Для нормального живлення рослин необхідне збалансоване оптимальне співвідношення окремих поживних елементів. Азот, фосфор, калій вважаються найважливішими (біогенними) хімічними елементами, які рослини поглинають з ґрунтового розчину. Вони потрібні їм у великій кількості. Ці елементи є основними макроелементами, від нестачі яких найчастіше терплять рослини. Азот потрібен для росту всіх рослин, бо він входить до складу всіх рослинних білків; нуклеїнових кислот; гормонів, що стимулюють ріст та розвиток рослин, обмін речовин; є складовою частиною хлорофілу. За нестачі в ґрунті азоту в доступній для рослини формі їхнє листя набуває світлого забарвлення.

Важливим джерелом азоту для рослин є нітрати та солі амонію ( $\text{NH}_4$ ), які утворюються в ґрунті у процесі амоніфікації та нітрифікації під час розкладу органічних речовин. Крім того, азот повітря зв'язують та переводять у доступний для рослин стан азотфіксуючі бактерії, що живуть у ґрунті. До них належать дві групи мікроорганізмів: бульбочкові бактерії (рід. *Rizobium*), відкриті у 1886 р. російським вченим М.С. Вороніним та бактерії, які живуть у ґрунті, але фіксують вільний азот повітря за рахунок енергії мертвих органічних залишків, що ними розкладаються. Це аеробний азотобактер (*Azotobacter chlorococum*), відкритий голландським ученим М. Бейєрінком у 1901 р., та анаеробний клостридій (*Clostridium parterianum*), який відкрив російський вчений Виноградський у 1893 р.

Нині доведено, що вільний азот зв'язують та накопичують у ґрунті також автотрофні синьозелені водорості. На рисових полях Краснодарського краю, найбільш розповсюджені окремі водорості які досить швидко зв'язують вільний азот повітря.

Основним шляхом надходження азоту до рослин є розклад органічних сполук (залишків рослин, тварин та мікроорганізмів) у ґрунт та утворення

солей амонію й натрію. Внаслідок мінералізації органічні сполуки розкладаються на прості мінеральні сполуки, в тому числі на аміак та нітрати (солі азотної кислоти). В процесі окислення аміаку до азотної кислоти (нітрифікації) азотні сполуки переходять у форму, доступну для живлення рослин. Нітрифікація потребує доступу повітря, а тому (але не надлишкової) вологості, температури (найкращою є температура +25-30 °C) та реакції середовища. Схематично цей процес описується реакцією:

$\text{NH}_3 + 2\text{O}_2 = \text{HNO}_3 + \text{H}_2\text{O}$ , в результаті якої лужний аміак переходить в азотну кислоту.

Нітрифікація продовжується при наявності основи для натуралізації кислоти. Такою основою в ґрунтіє кальцій (вуглекисневий або кальцій поглиненого комплексу). До нітратів належить  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ ,  $\text{NaNO}_3$  — кальцієва та натрієва селітри.

Денітрифікацією називається протилежний нітрифікації процес. Він полягає у відновленні мікроорганізмами (бактеріями, грибами та водоростями) нітратів (солей азотної кислоти) до вільного азоту. В ґрунті денітрифікація призводить до втрат сполук азоту, потрібних рослинам. Відбувається вона лише за певних умов — при наявності певної кількості доступних для мікроорганізмів органічних речовин (неперепрілого гною, свіжої соломи тощо) та нестачі вільного кисню (анаеробні умови). Зникнення нітратів у ґрунті часто пояснюється простотою споживання їх як джерела азоту ґрунтотвірними мікроорганізмами (в такому разі азот зосереджується в тілі мікроорганізмів у формі білка). Утворення з нітратів азоту можливе також у наслідок хімічної взаємодії нітритів (солей азотистої кислоти), які утворюються з них під впливом мікроорганізмів, з аміаком або з аміно- й амідосполуками.

Нестача азоту в ґрунті пов'язана з пригніченням діяльності ґрунтових мікроорганізмів, що обумовлюється низькими або занадто високими температурами, високою кислотністю та поганою аерацією ґрунту, надмірним зволоженням тощо.

Фосфор (P), як і азот (N), належить до найважливіших елементів живлення рослин. Він відіграє основну роль у багатьох ферментативних реакціях, фотосинтезі і метаболізмі рослин, входить до складу нуклеїнових сполук та ядра клітини, необхідний для утворення меристеми. Молоді клітини меристеми, що ростуть, містять фосфору в кілька сотень і навіть тисяч разів більше, ніж старі клітини, поділ яких уже закінчено. Фосфор є також важливим акумулятором високоенергетичних фосфатів — аденозинтрифосфату (АТФ). Причиною нестачі в ґрунті доступного фосфору є його низька розчинність. Він міститься у важкорозчинній формі (ортофосфату) в мінералах (головним чином, апатитах, фосфоритах), у нерозчинних фосфатах, заліза тощо. Розчинність фосфатів вища в нейтральних та лужних ґрунтах, і нижча в кислих. Під впливом корневих виділень деяких рослин (гречки, бобових) збільшується розчинність фосфатів, а отже й доступність їх для рослин. При нестачі фосфору гальмується розвиток рослин, зокрема їхніх вегетативних органів (коренів, стебел, листя). Багато ознак рослин нестачі азоту і фосфору збігаються, однак ознаки нестачі азоту проявляються швидше, ніж фосфору. Фосфор, як і сірка, відіграє важливу роль у процесах дихання, формування плодів та насіння рослин.

Калій (K) тісно пов'язаний з усією діяльністю цитоплазми. Він міститься в усіх органах молодих ростучих рослин; сприяє цвітінню та формуванню насіння, а також припиненню росту рослин, завдяки чому підвищує їх морозостійкість. Калій відіграє велику роль у синтезі амінокислот і протеїну з іонів амонію, він необхідний для нормального перебігу фотосинтезу (зі зменшенням концентрації калію в листках знижується швидкість асиміляції CO<sub>2</sub>). Калій має здатність переходити з відмерлих клітин і тканин у молоді, а відтак він використовується рослинами повторно. Він має низьку радіоактивність, позитивно впливає на якість рослинної продукції. Наприклад, у цукрових буряків під впливом калію підвищується цукристість коренів. До нестачі калію особливо чутливі бульбоплоди (цукровий буряк), плодово-ягідні культури тощо. В ґрунті калій зустрічається як необмінний, обмінний і

водорозчинний. У разі надлишку в ґрунті доступного калію знижується поглинання рослинами інших іонів, що негативно позначається на їхньому рості та розвитку.

Кальцій (Ca) необхідний для росту й розвитку меристеми. Він входить до складу клітинних стінок рослин. Нестача цього елемента живлення найчастіше спостерігається на кислих ґрунтах і спричиняється до недорозвинення коренів. За нестачі кальцію в тканинах рослин у надлишку накопичуються інші іони, внаслідок чого порушується обмін речовин, а за надмірного вмісту кальцію в тканинах знижується поглинання магнію, кальцію та інших елементів. Рослини всмоктують з ґрунту тільки розчинний  $\text{CaCO}_3$ .

Магній (Mg) входить до складу хлорофілу, рибосом; відіграє важливу роль у переміщенні фосфатів у рослинах. Нестача магнію, як і кальцію спостерігається на кислих ґрунтах. Вона виникає також при надмірному внесення в ґрунт калію.

Натрій (Na) накопичується в тканинах рослин і гальмує засвоєння рослинами інших катіонів, головним чином Ca і Mg. На солонцях та солончаках деякі рослини краще ростуть у присутності (солерос європейський, сарзан шишковидний тощо). Натрій, що міститься в клітинах рослин у формі кухонної солі (NaCl), сприяє утриманню в них води, збільшенню м'ясистості та підвищенню посухостійкості. Потрапляючи (внаслідок посипання тротуарів в ожеледицю кухонною сіллю) в пристовбурні лунки дерев, NaCl дуже пригнічує їх ріст.

Залізо (Fe) відіграє важливу роль у фіксації азоту бульбочковими бактеріями, що розвиваються переважно на коренях бобових рослин. В таких азотфіксаторах, як люпин жовтий і соя (*Glycine hispida*), виявлений залізопорфіриновий білок — леггемоглобін (бульбочковий гемоглобін), що транспортує електрони в процесі фіксації азотистих сполук. За нестачі заліза на плодкових деревах, винограді, декоративних деревах та чагарниках з'являються хлорозні листки з блідо- жовтим або пурпуровим забарвленням. Часто рослини терплять від того, що залізо в ґрунті міститься в недоступній

для них формі.

### **Екологічні особливості рослин, що ростуть на засолених ґрунтах.**

Рослини, що ростуть на дуже засолених ґрунтах, називаються галофітами. Засолені ґрунти поділяються на солончаки, солончакові ґрунти, солонці та солонцюваті ґрунти. Засолені ґрунти займають великі простори в пустелях та напівпустелях Середньої Азії та південному сході європейської частини колишнього СРСР, у Південному Сибіру. Засолення ґрунтів відбувається в місцевостях із жарким, сухим кліматом і недостатньою кількістю опадів, оскільки за таких умов легкорозчинні солі не вилужнюються з ґрунту, а висхідними токами засолених ґрунтових вод піднімаються вгору, внаслідок чого підвищується концентрація солей в ґрунті.

Галофіти широко розповсюджені тільки в пустелях, хоча звичайно вони ростуть і по засолених болотах північних морів, океанів, солоних озер (на місцях виходу солоних ключів) та інших подібних місцезростаннях.

Типовими галофітами є рослини солончаків. Найбільше значення серед них мають представники родини Лободових (*Chenopodiaceae*), насамперед м'ясисті солянки. Для мокрих, дуже сильно засолених солончаків характерні солерос європейський та сарзан шишкуватий. За рахунок легкорозчинних солей, що накопичуються в клітинах та тканинах галофітів, створюються високий осмотичний тиск клітинного соку (до 6 000 кПа).

На сухіших солончаках солерос та сарзан замінюються лободою бородавчастою і копитняком, а на ще сухіших місцезростаннях — біюргуном (Рис. 7.1.), листя якого зрослося зі стеблом (елементи ксероморфізму та сукулентності). На солонцях, що межують із солончаками, ростуть камфаросма та інші галоксерофіти. Багато галоксерофітів (з чагарників — тамарикс; з багаторічних трав — кермек Гмеліна, к. опушений; із злаків — прибережниця морська тощо) виділяють крізь спеціальні залози легкорозчинні солі. Будова рослин солонців має більше ознак, характерних для ксерофітів, а не галофітів — вони сухуваті, жорсткі; листя в них опушене, інколи сіро- або біло-молочного кольору; в багатьох листові пластинки розсічені на дрібні

частки; листки в середині літа часто засихають. Більшість дерев і чагарників негативно реагують навіть на незначне (понад 0,05%) засолення ґрунтах сульфатами та хлоридами.



Рис.7.1. Біюргун (*Anabasis salsa* (С.А.Мей.) Benth. ex Volkens *Amaranthaceae*) (<https://www.google.com/search?qesv=597486182&tbm=isch&source=iu&ictx=1&vet=1&fi>)

**Екологічні особливості рослин сфагнових боліт.** На сфагнових болотах сольовий режим зведений до мінімуму. У складному процесі торфоутворення на сфагнових болотах важливу роль відіграють два фактори:

1. Щорічний процес накопичення живої органічної маси рослинами-торфоутворювачами, серед яких насамперед слід назвати сфагнові мохи).
2. Відмирання рослин-торфоутворювачів і неповний розпад їх, що пояснюється дуже високою вологоємністю субстрату, перенасиченістю його застійною вологою та нестачею кисню, внаслідок чого створюється кисле середовище. Оскільки при цьому на болоті залишається частина рослинної маси, яка відмирає набагато повільніше, ніж формується нова рослинна маса, воно постійно (особливо в центральній частині) росте вгору.



Рис.7.2. Кермек Гмеліна (*Limonium gmelinii* (Willd.) Kuntze) (родина *Plumbaginaceae*)



Рис.7.3. Камфаросма (*Camphorosma lessingii* Litv.) (родина *Chenopodiaceae*)(<https://www.google.com/search?>)



Вище свого мінерального ложа болото є випуклим (відбувається утворення так званого верхнього болота). За цих умов мікроорганізми розвиваються менш активно, і рештки рослин, які відмирають, накопичуються майже цілком у вигляді слабо розкладеного торфу. По периферії складаються більш сприятливі умови сольового, водного та кисневого режиму для розвитку мікроорганізмів, котрі обумовлюють появу болотної рослинності іншого видового складу. Приріст торфомаси тут слабкіший, ніж на сфагновому килимі, що постійно потовщується. Тут можуть рости тільки ті рослини, що не відстають від нього в рості.

Як правило до сфагнових боліт приурочені рослини, кореневища яких ростуть вертикально або навкіс, так, щоб верхівка пагону була винесена на поверхню сфагнового килиму. Типовими тут є росичка круглолиста (*Drosera rotundifolia*), осока дрібноквіткова (*Carex pauciflora*), осока багнова (*Carex limosa*), чагарнички: багно болотне (*Ledum palustre*), водянка чорна (*Empetrum nigrum*), андромеда багатоліста (*Andromeda polifolia*), журавлини (*Oxycoccus palustris*, *O. microcarpus*) тощо. Ці рослини, а також верби утворюють придаткові корені. Ріст сосни на сфагнових болотах дуже пригнічується. Більшість рослин сфагнових боліт, належать до оліготрофів.

**Екологічні особливості рослин сипучих пісків.** Піски далеко неоднакові за своїми екологічними властивостями, сольовим та водним режимом. Внаслідок цього вони різноманітні й у флористичному та фітоценотичному відношенні. Рослини, що пристосувались до життя на пісках, виділяються в окрему екологічну групу — псамофіти.

При заростанні пісків і втраті ними рухомості псамофіти поступаються місцем іншим рослинам, які більше відповідають зміненим екологічним умовам.

У міжбарханних пониженнях при сильному вітрові протягом кількох днів піском засипаються не тільки низькорослі трав'янисті рослини, а й чагарники заввишки до 2-3 м. На навітряному боці барханів, звідки пісок постійно

зноситься, коренева система рослин оголюється. За таких умов можуть існувати тільки псамофіти, які мають різноманітні пристосування для життя на сипучих пісках. Однак при великій рухомості піщаних ланцюгів і барханів їхні вершини і підвітряні схили важко досяжні навіть для псамофітів. Наприклад, такий піонер рухомих пісків, як селін (*Aristida pennata* Trin.), росте головним чином на міжбарханних пониженнях та нижніх частинах навітряних пологих схилів. Селін утворює великі кущі (до 1 м заввишки та до 0,5 м у діаметрі). При засипанні цих кущів з бруньок, розташованих у пазухах листків, розвиваються кореневища з довгими міжвузлями та гострими кінцями пагонів, що спрямовані скісно вгору. Вони швидко проростають, пронизуючи шар піску, що лежить над ними, і, досягнувши поверхні, розвивають новий пучок листків та підземні пагони. В піску у вузлах кореневища розвиваються довгі придаткові корені, які ростуть горизонтально. Особливо численні такі корені біля поверхні. Вони одягнуті суцільним чохлам з піску та зв'язані кореневими волосками, а пізніше цей чохол цементується кореневими виділеннями. Такі піщані чохла оберігають корені від засушення, особливо при видуванні піску.

Інші піонери пісків це види роду Джузгун (*Callidonium*), серед них насамперед слід назвати *Callidonium polygonoides* L. (Рис. 7.4.) , *Calligonum arborescens* Litv., *C. elatum* Litv., які майже завжди здіймаються над поверхнею піску, завдяки тому, що їх верхівки ростуть тим швидше, чим сильніше засипає їх пісок. Здатність утворювати додаткові корені властива й іншим рослинам сипучих пісків, таким, зокрема, саксаулові білому (*Haloxylon persicum* Bunge ex Boiss. & Buhse) солянці Ріхтера (*Salsola richteri*) тощо. У піщаній пустелі можуть існувати лише рослини, які мають добре розвинену кореневу систему та інші ознаки ксерофітів, або ефемери (однорічні рослини з коротким періодом розвитку) та ефемероїди (багаторічні трав'янисті рослини, наземні частини яких живуть лише протягом кількох тижнів, а решту року перебувають у стані спокою у вигляді бульб, цибулин чи кореневищ), тобто рослини, які проходять цикл розвитку за короткий час, коли пустеля достатньо зволожена.



Рис. 7.4 . Джузгун (*Callidonium polygonoides* L. ) (родина *Polygonaceae*) (<https://www.google.com/search?q.&oq>)

В таких рослин, як еremosперма (*Eremospharton flassidum*), акація піщана (*Amonodendron conollyi*), смірновія туркестанська (*Smirnovia turcestanica*), крім додаткових коренів, на коренях є додаткові бруньки, з яких після загибелі материнського куща розвиваються кореневі паростки. Плоди псамофітів також пристосовані до вітру і рухомості пісків.

У зв'язку з нестачею вологості у псамофітів виробилися такі пристосування:

1. Дуже розвинена коренева система, здатна всмоктувати вологу з великих площ, засвоювати конденсаційну вологу короткочасних опадів, які швидко просочуються в пісок.

2. Зниження транспірації за рахунок редукції листків до мало-помітних лусочок (саксаул піщаний, солянка Ріхтера, види джизгуна). При цьому функції фотосинтезу і транспірації виконують зелені гілки. :

3. Під корою пагонів є шар безхлорофільних клітин, в яких зосереджені жироподібні речовини, котрі захищають внутрішні тканини пагонів від надмірного перегрівання.

4. Високий осмотичний тиск (до 8 000 кПА). Однак, у тому рази коли пісок дуже вологий, в псамофітів, що мають розгалужену кореневу систему, посилюється транспірація, особливо в осоки здутої).

*За вимогами до родючості ґрунтів рослини поділяють на такі екологічні групи:*

1. Мегатрофи (Mgtr) — рослини, що ростуть переважно на родючих ґрунтах, зокрема чорноземах, які містять усі необхідні елементи мінерального живлення та достатню кількість гумусу.

2. Мезотрофи (Mstr) — рослини, що ростуть на ґрунтах середньої родючості (сірі лісові, дернові лучні, вилужені чорноземи тощо).

3. Оліготрофи (Ogtr) — рослини, що ростуть на неродючих ґрунтах (бідні піщані та супіщані дерново-підзолисті тощо).

Рослини, що добре розвиваються на ґрунтах, багатих на вапно (кальцій), називаються кальцефілами, а ті, що негативно реагують на наявність солей кальцію в ґрунті і тяжіють до кислих ґрунтів, у поглинальному комплексі яких міститься мало іонів Са, називаються кальцієфобами. Рослини, які надають перевагу ґрунтам з високим вмістом азоту (особливо в його нітратній формі), називаються нітрофілами і т. д.

Охорона ґрунтів та підтримання їхньої родючості є глобальною загально-людською проблемою.

Розораність земель в Україні дуже висока, в середньому сільськогосподарські угіддя займають 80% її території, а подекуди (наприклад, у Білоцерківському р-ні Київської обл.) вона становить 99,3%. Для порівняння у Франції — 48, Угорщині — 37, США — 25.

Важливим резервом збільшення площ сільськогосподарських угідь є меліорація. В Україні під зрошення до 1979 р. було освоєно 1,9 млн. га, осушені землі займали 2,4 млн га. Нині споруджуються осушувально-

зрошувальні системи (особливо ефективні при освоєнні заплав річок) з подвійним регулюванням вологості ґрунтів.

Перспективним є впровадження природно-ландшафтних методів землекористування, коли встановлюється (залежно від ґрунтового-кліматичних та історичних умов) певне (оптимальне) співвідношення між ріллею, випасами та прогонами, водоймами, лісовими та болотними ділянками. При цьому створюється так званий мозаїчний ландшафт з більшим біологічним різноманіттям та вищою антропоотолерантністю.

Ґрунтовий покрив — один з найважливіших природних ресурсів нашої планети, основний засіб виробництва у сільському господарстві, об'єкт прикладання (застосування) праці, основне джерело одержання продуктів харчування, найцінніше національне надбання будь-якої країни. Це — гігантська екологічна система, яка справляє (поряд зі Світовим океаном) визначальний вплив на всю біосферу. В гумусі та внутрішньоґрунтових речовинах і організмах утримується приблизно такий самий запас зв'язаної енергії, як у наземній фітомасі. Ґрунтовий покрив — практично непоправний природний ресурс, оскільки знищений шар родючого ґрунту практично не відновлюється природним шляхом.

Ґрунтовий покрив — найважливіший біологічний адсорбент і нейтралізатор забруднення, а мікроорганізми, що в ньому живуть, відіграють важливу роль у мінералізації залишків органічних речовин, підтриманні самоочищувальної здатності біосфери, забезпеченні кругообігу речовин та енергії в природі.

### **Питання для самоконтролю**

1. Дайте визначення поняття «ґрунт» за В. І. Вернадським
2. Поясніть явище родючості ґрунту.
3. Як формується ґрунт? Які фактори мають визначальну роль у ґрунтоутворенні?
4. Поясніть терміни «мікробіота», «мезобіота», «макробіота» та їх роль у

процесі ґрунтоутворення.

5. Чим забезпечується міцність ґрунтового покриву (як склеюються механічні частинки ґрунту)?

6. Які поживні елементи та мікроелементи забезпечують родючість ґрунту.

7. Поясніть роль мінеральних елементів у житті рослин (вуглець (C), кисень (O<sub>2</sub>), водень (H), азот (N), сірка (S), фосфор (P), калій (K), кальцій (Ca), магній (Mg), залізо (Fe), бор (B), марганець (Mn), мідь (Cu), цинк (Zn), молібден (Mo)).

8. Що є джерелом азоту для рослин?

9. Поясніть роль фосфору та азоту в житті рослин.

10. У чому полягає суть явищ нітрифікації та денітрифікації?

11. Поясніть екологічні особливості рослин, що ростуть на засолених ґрунтах.

12. Поясніть екологічні особливості рослин, що ростуть на оліготрофних болотах.

13. Поясніть екологічні особливості рослин, що ростуть на рухливих пісках.

14. У чому полягає проблема охорони ґрунтів?

## ТЕМА 8. ПОПУЛЯЦІЯ ТА ЇЇ ОСНОВНІ ХАРАКТЕРИСТИКИ

Популяцією в екології називають сукупність особин певного виду організмів, які взаємодіють між собою і сумісно населяють певну територію. При статевому розмноженні внаслідок обміну генами популяція перетворюється у відносно цілісну генетичну систему.

За будь-яких обставин у популяціях діють закони, які дозволяють використовувати обмежені ресурси середовища таким чином, щоб маги змогу залишити потомство. Досягається це переважно за рахунок кількісних змін, оскільки популяції багатьох видів мають механізми, які дозволяють їм регулювати свою чисельність, підтримувати її відносну сталість (гомеостаз популяції). Таким чином, популяції як групові об'єднання мають ряд специфічних властивостей, якими не володіє окрема особина.

*Групові особливості* — це основні характеристики популяцій. До них належать:

1. Чисельність — кількість особин будь-якого виду на досліджуваній території.
2. Щільність популяції — середнє число особин на одиницю площі чи об'єму, який займає популяція в просторі.
3. Народжуваність — число нових особин, які з'явилися за одиницю часу в результаті розмноження.
4. Смертність — кількість особин, що загинули в популяції за певний відрізок часу.
5. Приріст популяції — різниця між народжуваністю і смертністю.
6. Темп росту — середній приріст за одиницю часу.

Популяції властива певна організація. Розподіл особин по території, співвідношення груп за статтю, віком, морфологічними, фізіологічними, поведінковими і генетичними особливостями відображає структуру популяцій. Вона формується, з одного боку на основі спільних біологічних властивостей виду, а з другого — під впливом абіотичних факторів середовища і популяцій інших видів. Отже, структура популяцій має

приспосувальний характер. Таким чином, крім адаптивних можливостей окремих особин, популяція виду на певній території володіє ще й приспосувальними рисами групової організації, і це є властивостями популяції як надорганізмової системи.

Адаптивні можливості виду в цілому (як сукупності популяцій) значно ширші, ніж в окремої особини даного виду.

**Популяційна структура виду.** Кожен вид, займаючи певну територію (ареал), представлений на ній системою популяцій. Чим більш розчленована територія, котру займає вид, тим більше можливостей для відособлення окремих популяцій. Однак не меншою мірою популяційну структуру виду визначають його біологічні особливості (наприклад, рухомість складових особин, ступінь їхньої приуроченості до території, життєві форми особин, здатність долати природні перешкоди тощо).

**Ступінь відособлення популяцій.** Сукупності особин певного виду, що розташовані на такій відстані, яка не дозволяє обмінюватися генетичним матеріалом (пилком, насінням, спори), вважаються окремими популяціями. Бар'єрами для потоку генів можуть бути різні висотні пояси в горах, гірські хребти тощо.

Надто тривала і повна ізоляція популяцій призводить звичайно до утворення нових підвидів і навіть видів. Різниця між окремими популяціями зумовлена в основному природним доббором, пристосуванням кожної популяції до конкретних умов її існування.

### **Класифікація популяцій.**

Наприклад, за способом розмноження і ступенем генетичної цілісності популяції поділяються на панміктичні (з перехресним заплідненням), клональні і клонально-панміктичні.

За здатністю до самовідтворення розрізняють постійні і тимчасові популяції.

За обсягом розрізняють карликові, звичайні, локальні і мегапопуляції. Останні займають великі території і складаються з великої кількості особин.



Популяції можна кваліфікувати також за їхньою просторовою і віковою структурою, за постійною приуроченістю чи зміною середовища існування й іншим екологічним критеріям.

Територіальні межі популяцій різних видів не збігаються.

Поряд з видами, в яких більш чи менш чітко вирізняються локальні популяції (мишоподібні гризуни та інші дрібні ссавці, деякі немігруючі комахи, молюски тощо), існують види з ширшими популяційними межами. Наприклад, територія, заселена однією популяцією лосів охоплює більше конкретних ділянок з різноманітною рослинністю: ліси з пануванням різноманітних порід, поля, луки, яри, долини річок і т.п. Популяції багатьох птахів, крупних ссавців, а також ряд дрібних організмів з ефективними способами розселення не обмежені місцевими межами.

**Біологічна структура популяцій.** *Основні показники структури популяцій* — чисельність і розподіл організмів у просторі та співвідношення різноякісних особин.

Індивідуальні риси кожного організму залежать від особливостей його спадкової програми (генотипу) й від того, як ця програма реалізована в ході онтогенезу. Кожна особина має певні розміри, стать, відмінні риси морфології, особливості поведінки, свої межі витривалості і пристосування до змін середовища.

Розподіл цих ознак у популяції також характеризує її структуру, яка не є стабільною.

**Ценопопуляція** – це сукупність особин одного виду, що займають певну територію, знаходяться у межах одного й того ж фітоценозу (угруповання чи синтаксону), розвиваються під впливом однорідних еколого-фітоценотичних умов.

Ріст і розвиток організмів, народження нових особин, загибель з різних причин, зміна оточуючих умов, збільшення чи зменшення чисельності ворогів — все це спричиняє зміни співвідношень всередині популяцій.

**Статевая структура популяцій.** Співвідношення особин за статтю має велике значення для подальшого росту її чисельності. В рослинному світі така структура визначається лише для дводомних рослин. Серед квіткових рослин є багато дводомних видів, у яких чоловіча і жіноча особини просторово роз'єднані (осока Девеллова, осока дводомна, верба, тополя, щавель малий, будяк польовий тощо). Так, наприклад у популяціях осоки Девелової (*Carex davalliana* Smith.) у сприятливих умовах переважає кількість куртин з жіночими особинами а куртини з чоловічати особинами становлять лише 30 % від загальної чисельності куртин. Однак, при порушенні гідрологічного режиму екотопу і виникненні дефіциту вологи відбувається зникнення жіночих куртин і поступово популяція включає лише чоловічі куртини, які теж поступово скорочують чисельність і згодом зникають із місцезростання. Також наводяться відомості про вплив засухи на статеву структуру популяцій. Під час засушливого 1975 року в Заураллі різко зменшилось число жіночих особин у шавлії степової (в 10 разів) і спаржі лікарської (в 3 рази).

Таким чином, співвідношення статі в популяції встановлюється не лише за генетичним законом, але й певною мірою під впливом середовища (темпи росту, строки статевого дозрівання, стійкість до зміни температури, голодування і т.п.).

**Вікова структура популяцій.** З віком вимоги особини до середовища і стійкість до окремих факторів середовища зазнають закономірних і досить суттєвих змін. Нерідко вікові екологічні відмінності в межах виду виражені значно більше, ніж відмінності між видами. Наприклад, багато видів комах з повним циклом розвитку не живляться на стадії імаго.

Вікові відмінності в популяціях суттєво підсилюють їхню екологічну неоднорідність.

*У рослин вікова структура ценопопуляцій визначається співвідношенням вікових груп (наприклад, Р - проростки, і - ювенільні рослини, ім іматурні, V— віргінільні, G<sub>1</sub>, — молоді генеративні, G<sub>2</sub> — середньовікові генеративні, G<sub>3</sub> — старі генеративні, Ss — субсинільні, S — синільні) (Рис. 8.1.).*

**Розподіл особин ценопопуляцій за віковим складом називається віковим спектром.** Він відображає кількісне співвідношення різних вікових груп. Наприклад, велика кількість старих, генеративних, субсинільних і синільних особин у складі ценопопуляцій вказує на те, що популяція затухає чи вимирає.

**Просторова структура популяції.** Простір, що займає популяція надає можливості до життя; при цьому на кожній території може прогнудуватися лише певна кількість особин. Природно, що повнота використання наявних ресурсів залежить не лише від загальної чисельності популяції, але і від розміщення особин у просторі (в цьому проявляється важливе значення життєвих форм у рослин). Однак найчастіше члени популяції розподіляються в просторі нерівномірно, що обумовлюється, по-перше, неоднорідністю зайнятого простору, а по-друге, деякими особливостями біоморфології видів, котрі сприяють виникненню скупчення індивідів. У рослин така агрегованість виникає, наприклад, при вегетативному розмноженні, недостатньому розповсюдженню насіння і проростанню його безпосередньо біля материнської особини. Нерівномірність розміщення особин популяції може проявлятися у двох крайніх випадках (варіантах) з різними переходами між ними:

1) у разі різко вираженої мозаїчності з незайнятим простором між скупченням окремих особин;

2) за розповсюдження випадкового дифузного типу.

Способи, якими досягається початковий характер розміщення, визначаються системою взаємовідносин між членами популяції та їх пристосуванням до едафотопу або структурою життєвих форм рослин.

Реакція рослинних організмів на умови життя реально виражається в утворенні локальних популяцій, які є вихідним матеріалом мікроеволюції видів: чим ширший ареал видів і чим контрастніші умови існування організмів, тим гетерогенніший цей вид за своєю структурою. (Під гетерогенною неоднорідністю видів слід розуміти наявність внутрішньовидових таксонів різного рангу).

**Гомеостаз популяцій.** Підтримання певної чисельності отримало назву гомеостазу популяцій.

Механізм його залежить від екологічної специфіки, рухливості виду, ступеня впливу на нього хижаків і паразитів тощо. В одних видів він може проявлятися в жорсткій формі, призводячи до загибелі надлишку особин, в інших — у більш м'якій формі, наприклад, у зниженні плодючості на основі умовних рефлексів.

До жорстких формул внутрішньовидової конкуренції у рослин слід віднести, наприклад, самозрідження, яке відбувається, якщо навіть висіяне насіння генетично однорідне.

В пажитниці багаторічної та інших видів трав'янистих рослин основною екологічною одиницею стає не особина, а пагін. Встановлено, що за різних норм висіву насіння (від 6 до 180 кг/га) спочатку густина пагонів варіює в межах 30-1070 шт/100 см<sup>2</sup>, але потім в усіх випадках стає рівною приблизно 500 шт/100 см<sup>2</sup>, тобто в рідших посівах з'являються нові пагони, а в густіших частина їх відмирає.

У загущених посівах рослини мають меншу кількість листя і меншу кількість пагонів. Загальна маса їх при збільшенні густини посівів спочатку зростає пропорційно кількості висіяного насіння, а потім залишається на постійному рівні, тим часом як середня маса окремих особин відповідно зменшується. В цьому випадку стабілізується кількість особин у популяції і загальна площа листової фотосинтезуючої поверхні рослин.

Динаміці розвитку популяцій у сучасній екології надається визначальне значення.

**Життєвість особин в ценопопуляціях.** При вивченні причин рідкості виду (зміна еколого-ценотичних умов, антропогенний вплив тощо), встановленні екологічного і фітоценотичного оптимуму, розробці заходів щодо збереження видів у природних місцях зростання, в культурі, шляхом репатріації) насамперед слід оцінити життєвий стан особин. Для цього нині застосовують такі критерії, як повнота і регулярність проходження рослинами

великого життєвого циклу, темпи розвитку особин, потужність розвитку дорослих особин, насіннева продуктивність, віковий склад популяції, чисельність і біологічна продуктивність популяцій. Таким чином, оцінка життєвого стану видів потребує глибокого вивчення їхніх еколого-біологічних особливостей.

Значний інтерес з наукової і практичної точки зору являє вивчення життєвого циклу рослин. Морфологічні закономірності в процесі формування особини можуть дати багатий матеріал для з'ясування шляхів еволюції в межах конкретних філогенетичних рядів. З'ясування морфологічних особливостей, які послідовно проявляються в індивідуальному розвитку рослин, дозволяє згрупувати особини видової популяції за віковими рівнями з метою визначення її вікового складу. Знаючи віковий склад популяцій, тривалість окремих вікових етапів, успішність вегетативного і насінневого розмноження рослин, можна оцінити життєвий стан виду, можливості його збереження як у місцях природного зростання, так і в агроценозах, скласти прогноз щодо успішності його інтродукції, репатріації тощо.

**Онтогенез рослин, вікові періоди і стани особин.** В онтогенезі рослин виділяють чотири періоди: латентний; прегенеративний (він включає такі вікові стани особин: проростки, ювенільні, іматурні і віргінільні особини), генеративний (у ньому розрізняють вікові групи молодих, середньовікових і старих генеративних особин) та постгенеративний період (у ньому виділяють субсенільні і сенільні вікові стани особин). Цей методичний підхід був розроблений у зв'язку з формуванням в фітоценології популяційно-онтогенетичного напрямку (вивчення вікової динаміки популяцій як механізму їх самовідновлення і функціонування), який у наш час швидко розвивається. Онтогенетична частина вивчає ембріональні явища (утворення зиготи, формування зародка і насіння), вона відіграє допоміжну роль й при визначенні періодів розвитку не береться до уваги. Отже, вікові періоди розвитку рослин прийнято визначати з моменту відділення плодів від материнської рослини при дозріванні.

**Латентний період – насіння в стані спокою.** Морфологічні особливості насіння вивчають, застосовуючи такі показники: розмір частин зародка (зародкового корінця, стебельця, сім'ядолей, брунечки), співвідношення розмірів зародку й ендосперму, об'єм брунечки (кількість листкових примордіїв і листкових горбочків), розвиток зародка при набряканні насіння, черговість розвитку органів зародка і темп їхнього розвитку. Біологічні особливості насіння вивчають за такими показниками: температурний діапазон і оптимальний температурний режим проростання насіння в лабораторних умовах; наявність і глибина стану спокою насіння, вплив холодної стратифікації на проростання насіння; з'ясування причин, які гальмують проростання насіння (причини екзогенної, ендогенної, чи комбінованої природи) вплив передпосівної обробка насіння, яка має низьку схожість, розчинами різних мікроелементів і хімічних мутагенів на їхнє проростання; сезонна динаміка схожості насіння в річному циклі; довговічність насіння залежно від походження зразка й умов зберігання; зміна схожості насіння, зібраного в різні роки; здатність насіння до вторинного проростання; вплив зовнішніх умов на польову схожість насіння (строки посіву, глибина закладання насіння в ґрунт тощо). Життєздатність, масу 1000 насінин, лабораторну схожість і енергію проростання визначають за загальноприйнятою методикою, зокрема закарпатського дослідника В.І Вайнагія

**Прегенеративний період — від проростання до утворення перших генеративних органів.**

*Методика проведення спостережень за перебігом морфологічних змін рослин.*

**Проростки.** Індикаторними ознаками стану проростків вважаються наявність змішаного живлення (за рахунок насіння і власних асимілюючих перших листків) і таких структур, як сім'ядолі, зародковий корінець і пагін. Стан проростків визначається з моменту появи сім'ядолей до відмирання їх у тому випадку, коли сім'ядолі зберігаються на рослині нетривалий час (кілька

тижнів) і лише після відмирання і опадання їх відбуваються помітні зміни структури наземних і підземних органів. У тому випадку, коли рослини несуть сім'ядолі протягом тривалого періоду (більше одного місяця) і в них, незважаючи на те, що збереглися сім'ядолі, відбуваються помітні зміни структури наземних і підземних органів, до проростків відносять особини, які несуть сім'ядолі лише до появи перших листків (Рис. 8.1.).

Рослин описують за такою схемою: проростання насіння (звичайно спостереження за цим процесом проводять при пророщуванні насіння на фільтрувальному папері в чашках Петрі і одночасно в ґрунті — в горщиках); черговість початку розвитку частин зародка при проростанні; динаміка розвитку гіпокотилію (довжина, діаметр), забарвлення, опушення; зміна форми гіпокотилію в період від проростання насіння до фази сім'ядолей; тип проростання насіння; система головного кореня (довжина, діаметр, початок і кінець росту в довжину, динаміка потовщення, порядок галуження); бічні корені (напрямок росту, розміри, консистенція, наявність всмоктуючих коренів); система додаткових коренів (місце їх утворення, число, забарвлення, галуження); сім'ядолі (зміна їх розмірів і форми від появи на поверхні ґрунту); форма сім'ядолей в обрисі пластинок, краю, форма верхівки і основи пластинки, черешок, консистенція, жилкування, забарвлення, опушення. Приблизно за такою ж схемою описують перші листки. Відзначають початок росту конуса наростання чи брунечки, особливості листорозміщення, відмирання листків, тривалість життя листків, тип головного пагона (за наявністю прикореневої розетки), зміну довжини меживузлів у акропетальному напрямку, втягування основи пагонів у ґрунт. Для встановлення послідовності листків, що розгортаються, їх позначають різнокольоровими нитками, масляною фарбою, шматочками пластирю тощо.

**Ювенільні особини.** Ювенільним особинам притаманна простота організації, несформованість ознак і властивостей, характерних для дорослих рослин; наявність листків іншої форми і розташування, ніж у дорослих рослин, інший тип наростання і галуження (чи брак галуження пагонів); можливо,

зміна типу кореневої системи, збереження деяких зародкових структур (кореня, пагону). В них частіше спостерігається втрата зв'язку з насінням (відсутність сім'ядолей).

**Іматурні рослини** характеризуються наявністю властивостей і ознак, перехідних від ювенільних рослин до дорослих; розвитком листків і корневих систем перехідного (напівдорослого типу); появою окремих дорослих рис у структурі пагонів (наприклад, початок галуження, поява плагіотропних пагонів тощо). В цьому віковому стані відзначають особливості галуження головного пагону, послідовність розвитку брунечок у пагін (акропетальне, базипетальне, дивергентне, зони сплячих брунечок), розміри бічних пагонів, динаміку потовщення стебла, базальної частини головного кореня та ін.

Віргінільні (дорослі вегетативні) рослини характеризуються наявністю характерних для виду дорослих листків, пагонів і кореневої системи за відсутності генеративних органів. У деяких рослин дуже важко виділити окремо іматурний і віргінільний вікові стани, в такому разі їх об'єднують в один віковий стан.

**Генеративний період** — від першого до останнього цвітіння. Цей період характеризується низкою морфологічних ознак: наявністю квітки, стеблових листків низової, серединної і верхівкової формації, заміною моноподіальних поліциклічних пагонів на симподіальні чи моноподіальні, більш складної структури.

Циклічність монокарпічних пагонів визначають за схемою, запропонованою І.Г. Серебряковим (1952). Моноциклічними є пагони, в яких цикл розвитку від розпускання брунечок до завершення плодоношення протікає за один вегетаційний період. Ди- і поліциклічні пагони перебувають у вегетативному стані протягом двох і більше років.

Малий життєвий цикл рослин (розвиток монокарпічного пагону від його закладки до відмирання) вивчають, користуючись методичними розробками І.Г. Серебрякова. Проводять детальне вивчення розвитку брунечок і пагонів відновлення з фіксацією часу закладання низових і зелених листків, пагону,



зачатків суцвіття і квітки. Стан брунечок і пагонів відновлення відзначають не рідше одного разу на місяць. Відзначають лінійне розміщення брунечок і пагонів відновлення, тип брунечок (відкритий, закритий, біологічно відкритий), загальне кількість зародків у них, починаючи з листків, включаючи брунькові луски, зародки зелених листків суцвіть і квіток. Обробку брунечок зручно проводити під біноклем зі збільшенням 60-90. Протягом вегетаційного періоду кожного тижня відзначають стан пагонів (висоту, кількість вузлів на них, число низових та зелених листків і динаміку їх відмирання). У генеративній сфері фіксують початок і закінчення цвітіння, дозрівання й опадання плодів та насіння, відмирання тканин стебла.

Протягом генеративного періоду в рослин вивчають зміну циклу розвитку монокарпічних пагонів та їхніх морфологічних особливостей (структури вегетативної і репродуктивної підземної та надземної частин тощо), зміну числа порядків пагонів, з яких будується надземна частина, з віком рослини; зміну частки реалізації органів відновлення в репродуктивні пагони; зв'язок між кількістю репродуктивних пагонів у межах рослини і потужністю їхнього розвитку залежно від віку рослини. Відзначають періодичність цвітіння і плодоношення особин, тривалість інтервалів між цвітінням. При вивченні підземних органів рослини відзначають такі показники: співвідношення між системою головного кореня і системою додаткових коренів (число коренів, їхні розміри, галуження); тривалість життя системи головного кореня; глибина розташування кореневої шийки; довжина підземних частин пагонів, діаметр і довжина кореня; послідовність розвитку додаткових коренів (на гіпокотилі, стеблі, вегетативній частині головного пагону і пагонів наступних порядків); зміна структури додаткових коренів, зв'язок з розмірами вегетативної частини пагонів, на яких вони розвиваються, і процесами відмирання тканин; відмирання генерації додаткових коренів; напрямок відмирання коренів (базипетальний, акропетальний).

Великий інтерес з наукової та практичної точки зору має вивчення цвітіння і запилення рослин в еколого-біологічному аспекті (як процесу, який готує і

забезпечує запліднення і є основою для формування насіння). При цьому вивчають морфологічну структуру квітки, розподіл статі в ній, взаємне розташування маточки і тичинок, визначають одночасно чи різночасно дозріває маточка і тичинки; тривалість цвітіння однієї квітки; походження квітки, жіночої і чоловічої фаз; способи запилення (ксеногамія, гейтоногамія, автогамія); апоміксис; способи перенесення пилку (анемофілія, ентомофілія тощо), життєздатність маточки, пилку; сезонну та добову ритміку розпускання квіток тощо.

Велике значення має вивчення насінневої продуктивності — важливого показника біологічних особливостей виду та його життєздатності в тих чи інших умовах існування. Методика визначення насінневої продуктивності розроблена С.С. Харкевичем (1966), та В. І. Вайнагієм (1979).

Молоді генеративні рослини характеризуються появою генеративних органів, переважанням процесів новоутворення над відмиранням, а в деяких випадках спостерігається кінцеве формування дорослих структур. Кінцеве становлення життєвої форми може затримуватися до середини чи навіть до кінця генеративного періоду, якщо на протязі його можливі новоутворення, які змінюють габітус особини (наприклад, формування плагіотропних пагонів розростання, перехід до партикуліції тощо). Для молодих генеративних особин характерна невелика кількість квіткових пагонів, незначний діаметр куща й утворення великої кількості бруньок відновлення, що спричиняється в подальшому до збільшення кількості генеративних пагонів.

Середньовікові генеративні рослини. Для цього вікового періоду характерна рівновага процесів новоутворення і відмирання. На цьому етапі максимального розвитку досягають не лише особини, але й окремі пагони (розмір, порядок цвітіння), а також біологічна і насіннева продуктивність. Починається руйнування підземних частин пагонів, утворення внутрішніх порожнин, унаслідок чого відбувається розпад рослини на окремі партикули.

Старі генеративні рослини характеризуються переважанням процесів відмирання над процесами новоутворення, різким зниженням генеративної

функції, послабленням процесів корене- і пагоноутворення, а в деяких випадках і спрощенням життєвої форми (втрата здатності до утворення пагонів розростання).

У цей період онтогенезу відзначають ритмічність розвитку рослин (унаслідок процесу відмирання тканин), партикуляцію, характер партикуляції й будову партикул залежно від життєвої форми (структура, кількість бруньок відновлення, тривалість життя партикул); відмирання рослин до партикуляції (воно властиве рослинам з коротким життєвим циклом), закінчення процесу геофілії.

**Постгенеративний період** (постгенеративна вегетація аж до повного відмирання особини) поділяється на два вікові стани: субсенільний та сенільний.

У *субсенільних рослин* зовсім немає плодоношення (можлива наявність абортівних квітів чи суцвіть, процеси відмирання чітко переважають над процесами новоутворення; можливе спрощення життєвої форми, яке проявляється в зміні способу наростання чи втраті здатності до галуження, повторно з'являються листки перехідного (іматурного) типу.

На цьому етапі можуть з'явитися придаткові корені в рослин, яким вони були не властиві протягом попередніх етапів життєвого циклу; зміщення порядку розташування пагонів (відновлення у зворотному порядку від вищого до нижчого); оголення центральної частини куща та ін.

*Сенільні рослини* характеризуються накопиченням відмерлих частин (тих, які завершили свій ріст), граничним спрощенням життєвої форми, повторною появою деяких ювенільних рис організації (форма листків, характер пагонів тощо), в деяких випадках у них зовсім немає брунечок відновлення та інших новоутворень. Онтогенез пізньоцвіту осіннього (*Colchicum autumnale* L.) представлено за результатами власних досліджень одного з авторів і зображено на рис. 8.1. (Felbaba-Klushyna, 2001)

Вікову структуру ценопопуляцій, їхню динаміку і тип (інвазійна, нормальна, старіюча (регресивна) визначають на постійних і тимчасових пробних ділянках.

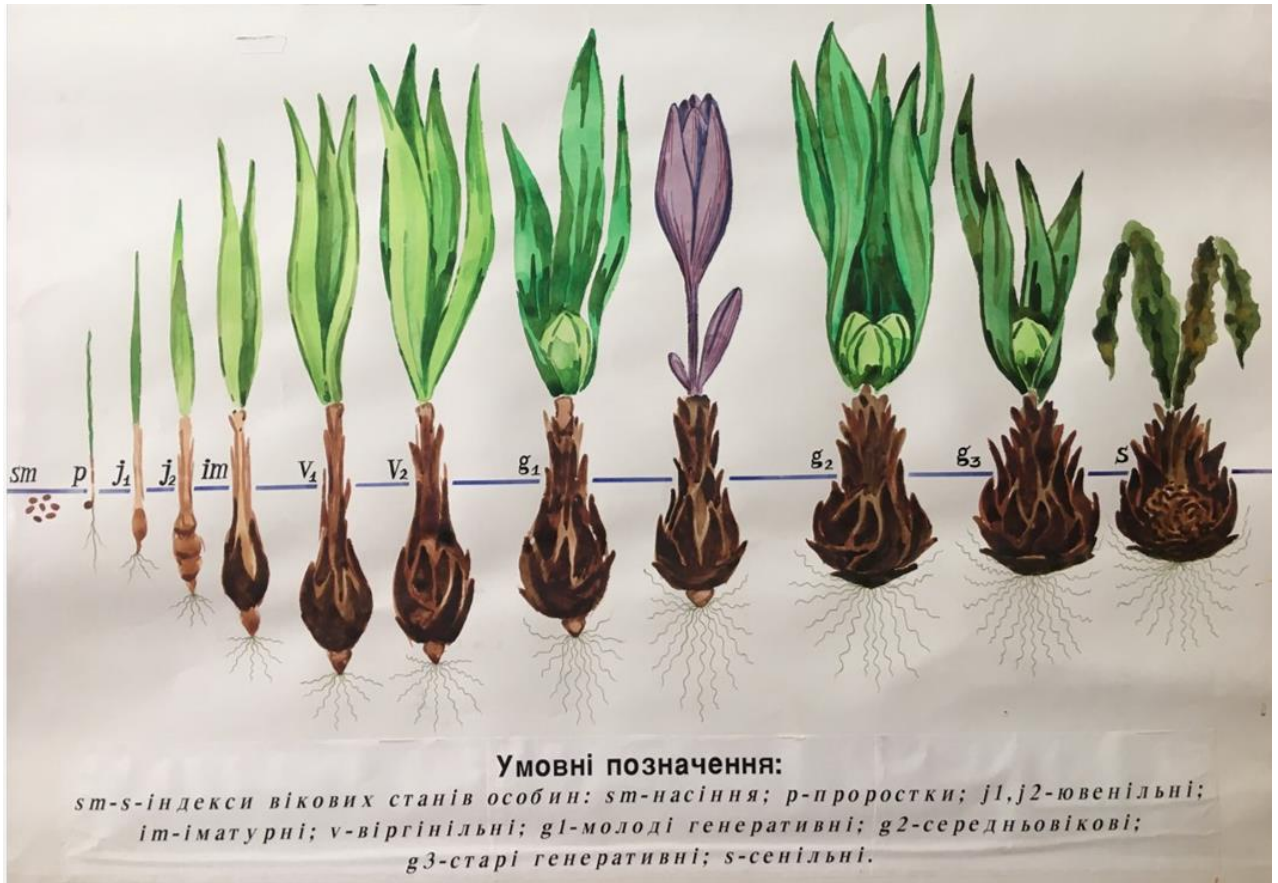


Рис. 8.1. Етапи онтогенезу пізньоцвіту осіннього (*Colchicum autumnale* L.) (Felbaba-Klushyna, 2001)

У випадку коли популяція представлена лише особинами прегенеративної групи або ж особинами прегенеративної групи і незначною кількістю молодих генеративних особин – популяція належить **до молоді або інвазійної**. Якщо у популяції представлені особини усіх вікових груп – популяція **визначається як нормальна**. Якщо у популяції відсутні особини прегенеративного періоду й вона складається з особин генеративного та постгенеративного періоду – популяція належить **до старіючих або регресивних**.

### **Питання для самоконтролю:**

1. Дайте визначення популяції.
2. Яка різниця між поняттями «популяція» і «ценопопуляція»?
3. Поясніть основні групові характеристики популяцій.
4. Як співвідносяться адаптивні можливості популяції й окремої особини?
5. Чим зумовлена різниця між окремими популяціями?
6. Поясніть основні показники структури популяцій.
7. Що таке великий життєвий цикл виду?
8. Які періоди і вікові стани чергуються протягом великого життєвого циклу квіткових рослин?
9. За якими ознаками виявляється вікова структура популяції та які типи популяцій розрізняють на основі їх вікової структури?
10. За якими ознаками виявляється життєва структура популяції?
11. Які фактори впливають на статеву структуру популяції?
12. Як використовують дані популяційної біології у справі охорони біорізноманіття?

## ТЕМА 9. ВЧЕННЯ ПРО ЖИТТЄВІ ФОРМИ РОСЛИН

За весь період еволюції у рослинному покриву Землі в результаті розселення рослин у різні екологічні умови виникла значна кількість варіантів будови рослинних організмів. Вони різняться перш за все за формами пристосування до різних екологічних умов і перенесення несприятливих періодів, а отже, різняться за зовнішнім виглядом, за тривалістю життєвого циклу (одно-, дворічники, багаторічники) та багатьма іншими ознаками.

Першим звернув увагу на ландшафтну (фізіономічну) роль "основних форм" рослин видатний німецький вчений та мандрівник, "батько географії рослин" О. Гумбольдт (1806). Він розділив усі рослини на 16 "форм", назви яких часто збігаються з назвами великих систематичних груп (форма пальм, мімозових, алое). При цьому він мав на увазі не родинні зв'язки, а конвергентну схожість вигляду рослин (зовнішнього габітусу). Він відзначив, наприклад, що до "форми алое" треба віднести не тільки види алое та деякі інші лілійні, але й багато бромелієвих (наприклад, ананас), котрі мають такі ж соковиті, загострені листки, скручені на верхівці стебел; до "форми казуарин" — не тільки своєрідні австралійські дерева казуарини (*Casuarinaceae*) з безлистими зеленими гілочками, але й безлисті великі африканські хвощі (*Equisetaceae*), ефедри, середньоазіатський джужгун тощо.

До «форми кактусів» О. Гумбольдт відніс також дуже на них схожі зовні африканські молочаї. Природно, що в створенні ландшафту або «фізіономії» рослинного покриву тієї чи іншої країни вирішальну роль відіграють форми наземних органів рослин, величина та галуження стовбурів, форма крони, напрямок росту стебел, розмір та форма листя тощо. Однак важливе значення мають також підземні органи рослин. Габітус рослин визначається формою та розміром їхніх вегетативних органів (надземних та підземних пагонів). Саме вегетативні органи забезпечують живлення, ріст, усе індивідуальне життя рослин. Вони постійні і необхідні, тимчасом як генеративні (репродуктивні) органи — суцвіття, квітки, плоди, насіння, шишки, спорангії — у деяких

випадках можуть не утворюватися на рослинах, а при появі – помітно впливають на їхній габітус, тим більше, що існування таких органів тимчасове. Форма пагонової та кореневої системи (наслідок росту, форма росту) — синонім загального габітусу рослин. Іноді, коли форми росту та габітусу не зовсім рівноцінні, життєві форми рослин називають по-іншому: біоморфа тощо.

Термін «життєва форма» був введений у 80-х р. XIX ст. відомим датським ботаніком Є. Вармінгом — одним із засновників екології рослин. Під життєвою формою Вармінг розумів «форму, в котрій вегетативне тіло рослин (індивід) перебуває в гармонії із зовнішнім середовищем протягом усього життя, від коліски до труни, від насіння до відмирання»

За Вармінгом визначення життєвої форми видно, що важливу роль у її становленні та всіх її змінах відіграє зовнішнє середовище. Наприклад, доросла особина ялини звичайної в лісовій зоні має вигляд стрункого дерева з загостреною верхівкою, а на крайній півночі (на межі ареалу) вона росте горизонтально, утворюючи щільно притиснутий до субстрату стелюх. Так, наприклад, було виявлено сланкі форми реліктового виду – бузку угорського в Українських Карпатах. Зазвичай - це кущ, котрий, як і бузина чорна, калина звичайна, горобина звичайна, ліщина звичайна і багато інших видів формують класичний габітус. Однак в умовах надмірного зволоження і затінення у зрілому клейковільховому лісі цей вид утворює стелюхову форму, де довжина окремих лежачих пагонів може досягати до 10 м, а бічні гілки піднімаються вгору не більше як на 1 м.

Але гармонія рослин із зовнішнім середовищем, безумовно, не означає, що життєва форма будь-якої рослини нескінченно пластична, залежить тільки від безпосередньо діючих на неї в даний час умов. Кожен вид рослин реагує на вплив зовнішніх факторів у межах “норми реакції генотипу”, тобто в межах своїх спадково закріплених ознак, запрограмованих генетичним кодом. Зауважимо, що не кожен вид дерева може в екстремальних умовах набути

сланкої форми або форми дерева-подушки (крім ялини, туркестанського ялівцю, кедрового сланцю та ін.).

Тому гармонію рослин із зовнішнім середовищем треба розуміти так, що в усьому ході формоутворення, особливо в типовій життєвій формі дорослої особини, що склалась, виявляються ознаки спадкової, історично виробленої в процесі природного добору пристосованості рослини до того комплексу зовнішніх факторів, котрий панує в області його розповсюдження (ареалу). Слід, однак, мати на увазі, що історичний процес формування триває й у наш час.

Зміни життєвих форм як еколого-біоморфологічних пристосувальних вегетативних структур рослин відбуваються під впливом факторів зовнішнього середовища (особливо на околицях ареалів) з одночасним (паралельним) розвитком та зміною їхніх генотипів унаслідок дії генетичного тиску, мінливості, рекомбінації генів, мутацій під впливом природного добору, що веде до виникнення нових популяцій, життєвих форм, підвидів і навіть видів (Дубинин, 1976; Майр, 1974; Хохряков, 1975; та інші).

У трактування та визначення терміну “життєва форма рослин”, від часів Вармінга безперервно вносяться зміни в міру розширення знань про відповідність її структурних особливостей умовам життя, про адаптивне (пристосувальне) значення тих чи інших габітуальних ознак тощо.

Підсумовуючи різні погляди на поняття «Життєва форма» було прийнято рішення вважати, що життєва форма це результат довготривалого пристосування рослин до місцевих умов існування, що відображено у їх зовнішньому вигляді. І.Г. Серебряков (1962 р.) називає життєвою формою рослин своєрідний габітус певних груп рослин, що виникає в онтогенезі внаслідок росту та розвитку в певних умовах середовища та деяких ґрунтово-кліматичних умовах, які історично склались, як прояв пристосування до цих умов. Або ж «особливості життєвих форм рослин – це специфіка їхнього загального і сезонного розвитку, а також щорічного наростання й відновлення». Життєва форма рослин (або екобіоморфа) являє собою



історично встановлену пристосувальну структуру рослинного організму, котра завдяки цьому здатна внаслідок своєї життєдіяльності на даному етапі розвитку та в певних умовах до максимальної продуктивності і розмноження".

***Біоморфологічна еволюція покритонасінних (в основному своєму руслі) відбувалась від дерев до трав.*** За М.Г. Поповим (1948) та Галлієром (Hallier, 1955), цей редукований за морфологією і прогресивний в еволюційному відношенні ряд включає такі ланки: дерево — ліана (чагарник) — напівчагарник — багаторічна трава — дворічник — однорічник. А.Л. Тахтаджян (1948) приймає такий ланцюг еволюції життєвих форм рослин: дерева — чагарники — напівчагарники — багаторічні трави — однорічники. І.Г. Серебряков вважає, що життєві форми еволюціонували в такому напрямку: високостовбурні дерева — небагатостовбурні дерева — чагарники — чагарнички — трав'янисті багаторічники і однорічники.

Слід відзначити, що роль життєвих форм рослин у формуванні біоценозів посилюється, оскільки залежно від цього рослини, різні в систематичному плані, займають одні й ті ж екологічні ніші. Тут треба підкреслити, що питому вагу в будові фітоценозів тих чи інших популяцій та життєвих форм визначають по-різному: частку окремої популяції у фітоценозі встановлюють за систематичними ознаками з підрахуванням кількості особин, а частку окремих життєвих форм — за кількістю пагонів кожної з них, бо саме кількість і структура пагонів визначають можливість утворення найбільш щільного травостою (наприклад у степах ) або багатоярусного густого деревостану (у лісовій зоні). Відповідність життєвих форм рослин певному місцезростанню можна продемонструвати на багатьох прикладах. Так, ліанова форма росту є одним з можливих шляхів пристосування рослин до життя у вологому тропічному лісі, крім того вона виявляється екологічно вигідною, бо допомагає ліанам подолати нестачу освітлення в густому тропічному лісі; полягання і горизонтальний ріст пагонів арктичних чагарників обумовлені комплексом кліматичних факторів тундри, зокрема підвищеною вологістю субстрату в поєднанні з низькими температурами повітря і ґрунту, нестачею

мінерального живлення, сильними вітрами тощо, а шпалерна форма крон є пристосуванням, завдяки якому підвищується стійкість рослин в умовах суворої малосніжної зими з постійними холодними, посушливими вітрами; щільно-дернистий тип степових злаків сприяє збереженню вологи під час літньої посухи. За цих самих умов виявляється не менш біологічно вигідною цибулинна форма пагону (наприклад, у степових тюльпанів, степового тонконога та ін.).

Структурні пристосування до однакових умов середовища можуть бути різними у різних видів рослин, а також схожими в рослин різних систематичних груп. Так, одні рослини (однорічні ефемери) при настанні засухи гинуть, залишаючи по собі тільки жаростійке насіння; другі (ефемероїди) зберігають тільки підземні багаторічні органи (кореневища, цибулини, бульбоцибулини, кореневі бульби тощо); треті — влітку частково або повністю скидають листя, суцільні зелені безлисті гілочки і навіть зелену асимілюючу кору, зберігаючи над землею надійно захищені покривними тканинами системи багаторічних стебел з бруньками поновлення. Всі ці форми габітуальні, бо визначають зовнішній вигляд рослин, і динамічні, бо відображають сезонну змінність життєвої форми кожної особини.

На цих прикладах можна пояснити чітку різницю між життєвою формою рослин та екологічною групою. Екологічна група рослин виділяється за їхньою реакцією на будь-який (один) екологічний фактор, а життєва форма — це результат пристосування рослин різних систематичних груп протягом життя багатьох поколінь до певного біотопу, тобто до всього комплексу екологічних умов у даному місцезростанні. Наприклад, усі посухостійкі рослини за вимогами до вологи можна віднести до однієї екологічної групи — ксерофітів, але за життєвою формою вони неоднакові: серед них можуть бути дерева, чагарники, багаторічні трави і тощо.

Таким чином, життєві форми, як тип пристосувальних структур доводять, з одного боку, різноманітність шляхів пристосування різних видів рослин навіть до однакових умов середовища, а з другого — свідчать, що можливість

збігу цих шляхів у рослин, які належать до різних видів, родів, родин. Тому класифікація рослин за життєвими формами не може співпадати із звичайною класифікацією, котра базується на будові репродуктивних органів і відбиває спільність походження рослин.

Класифікації життєвих форм рослин побудовані з урахуванням структури вегетативних органів дорослих, нормально розвинених особин; вони відбивають паралельні і конвергентні шляхи екологічної еволюції.

**Класифікація життєвих форм рослин.** Ознаки, на яких базуються класифікації життєвих форм рослин, різноманітні.

**Класифікація І.Г. Серебрякова** базується на морфологічних та онтогенетичних ознаках (тривалість життя всієї рослини і її скелетних пагонів, ступінь здерев'яніння стебел, тривалість життя і характер зміни скелетних пагонів в загальній системі пагонів). Під життєвою формою, як основною таксономічною одиницею, автор розуміє сукупність дорослих особин певного виду в певних умовах зростання, які визначають властиві цим особинам своєрідний вигляд

*І. Г. Серебряков виділив шість життєвих форм рослин:*

- дерева;
- чагарники;
- чагарнички;
- напівчагарники;
- напівчагарнички;
- трав'янисті рослини.

Разом з тим дерева класифікують за висотою на такі групи:

- першої величини – висотою 26 – 40 м (бук, ялиця, дуб, явір);
- другої величини – висотою 15 – 25 м (вільха, граб, горобина);
- третьої величини – висотою від 7 до 15 м (ліщина, яблуня, клен татарський);
- низькі дерева – висотою 5 – 7 м (тис ягідний, ялівець звичайний).

Тривалість життя дерев коливається від декількох десятків до декількох тисяч років. Дерево, як життєва форма, найбільш поширене у сприятливих для існування умовах. Найбільший відсоток дерев спостерігається у флорі вологих тропічних лісів (близько 85%) А в тундрі, пустелях та на високогір'ї дерева практично відсутні. У тайзі помірної холодної зони дерева складають 10 – 12 % від загальної кількості видів. В посушливих регіонах, зокрема у Середземномор'ї, розвиваються дерева з низькими стовбурами. Деякі з них трапляються й у Карпатах. Так, наприклад, на Вулканічному хребті Українських Карпат, де спостерігається значний вплив клімату Середземномор'я, ростуть деякі низькорослі види дуба: дуб Далешампе (*Quercus dalechampii*, 6-16 м), дуб бургундський (*Quercus cerris*, 10-18 м), дуб багатоплідний (*Quercus polycarpia*, 18-20 м). В умовах посушливого клімату розвиваються дерева, які часто майже не галузяться. У багатьох таких рослин на верхній частині стовбура утворюється м'яке листя (юкка, алое, пальми). В подібних умовах сформувалися види дерева з недорозвинутими листками і м'ясистими стовбурами або з бочкоподібними стовбурами (баобаб).

**Чагарники** мають деревну надземну частину, але у них відсутній головний стовбур. Пагоноутворення у чагарників починається від землі, тому утворюється декілька тонких стовбурців. По мірі відмирання стовбурців на периферійній частині чагарника з'являються нові. Тривалість життя чагарника може сягати декількох сотень років, але кожен окремий стовбурець живе 10 – 40 років. Висота куща не перевищує 4 – 6 м (барбарис, ірга, шипшина, смородина). Дана життєва форма сформувалася у процесі еволюції в кліматичних умовах, для яких характерні зимові дощі та сухе і жарке літо. Найбільш значну роль чагарники відіграють у створенні фітоценозів у аридному кліматі тропічних зон і тепло-помірних зон Північної та Південної півкулі. У цих регіонах вони виступають як едифікатори рослинних угруповань. Чагарники більш поширені у природі, ніж дерева і значно різноманітніші за зовнішнім виглядом. У деяких видів з сухих місцезростань чагарникова форма створюється лише за рахунок бокових пагонів, що

найчастіше відходять від нижньої наземної частини стовбура (терен, степова вишня). У великої групи видів чагарник формується шляхом галуження стовбура у підземній частині рослини (шипшина, калина, бузина, бруслина, ліщина). Таким чином, різноманіття місцезростань чагарників визначило відмінності у зовнішньому вигляді цих рослин, у способах наростання і формування крони.

**Чагарнички** – це мініатюрні чагарники, які характеризуються таким же способом утворення пагонів, що й чагарники, але вони більш низькорослі і мають меншу тривалість життя скелетних пагонів – від 5 до 10 років. Зазвичай висота чагарничків не перевищує 20 – 30 см, лише зрідка вони можуть підніматися над поверхнею ґрунту на 60 – 80 см. Завдяки низькорослості чагарнички взимку повністю покриваються снігом, що захищає їх від вимерзання. Це надає їм певних переваг – чагарнички можуть рости у тундрі та на високогір'ях. Їх ареали виходять за межі ареалів дерев та чагарників. Ця життєва форма поширена серед рослин тундри, гір, на сфагнових болотах, під наметом хвойних порід (водянка, андромеда, журавлина, чорниця, бруслиця, лохина, верес).

**Напівчагарники та напівчагарнички** за розмірами подібні до чагарників та чагарничків, але відрізняються від них тим, що здерев'янілими і багаторічними у них є лише нижня частина пагонів. Верхня частина пагонів однорічна і взимку відмирає. Тривалість життя скелетних пагонів у напівчагарників та напівчагарничків становить 5 – 8 років. Така життєва форма широко представлена у флорі пустель (полин, солянки).

**Трав'янисті рослини** не мають здерев'янілих пагонів, їх надземна частина, зазвичай, відмирає під кінець вегетаційного періоду. **За тривалістю великого життєвого циклу трави поділяють на такі групи: однорічні, дворічні, багаторічні.**

У однорічних трав розвиток з насіння до насіння відбувається протягом одного року (пшениця, бобові, лобода). Після дозрівання насіння такі рослини відмирають. Дворічні рослини завершають життєвий цикл за два роки.

Протягом першого року формується розетка листків, протягом другого – пагін, який несе квітку (морква, буряк, редька, лопух, капуста). У багаторічних трав'янистих рослин надземний пагін живе один вегетаційний період. Після дозрівання насіння він відмирає, але бруньки відновлення зберігаються або на рівні землі, або під землею декілька років (пирій, осот, мати-й-мачуха). Однорічні, дворічні та багаторічні трави широко представлені у найрізноманітніших фітоценозах.

Трав'янисті рослини неоднорідні за здатністю до повторного плодоношення. Тому Г.І. Серебряков поділяє їх на дві групи: **полікарпіки**, тобто ті, що здатні до повторного плодоношення (більшість багаторічних трав) і **монокарпіки** – одно- і дворічники, а також деякі багаторічні трави, які кілька років ростуть, але після першого цвітіння і плодоношення відмирають. Такими видами багата родина зонтичних (кмин, дягель).

*Найбільшу популярність завоювала класифікація життєвих форм рослин, запропонована визначним датським вченим ботаніком К. Раункієром (1934)*

З усієї сукупності ознак життєвих форм він вдало виділив одну надзвичайно важливу ознаку, яка характеризує пристосування рослин до перенесення несприятливого періоду року — холодного або сухого. Цією ознакою є розташування бруньок відновлення на рослині відносно рівня субстрату і снігового покриву. Ж. Раункієр пов'язує цю ознаку із захистом бруньок у несприятливий період року. Таким чином, за Раункієром, життєві форми рослин поділяються на п'ять найголовніших типів (рис. 7): **фанерофіти** (від грец. «phaneros» — явний та «phyton» — рослина), **хамерофіти** (від грец. «chames» — низький, приземкуватий), **гемікриптофіти** (від грец. «hemi» - префікс, що означає “напів” та «kryptos» — таємний, прихований), **криптофіти і терофіти** (від грец. «teros» — літо).

**Фанерофіти (Ph)** — рослини, в яких бруньки зимують або переносять посушливий період "відкрито", досить високо над поверхнею ґрунту (*дерева, чагарникові, дерев'янисті ліани, епіфіти* тощо). Тому бруньки в них

звичайно захищені спеціальними бруньковими лусочками, що мають ряд пристосувань, призначених головним чином для запобігання втратам вологи конусом наростання і молодими зародкам листків.

**Хамерофіти (Ch)** - в цих рослин бруньки розташовані майже на рівні ґрунту або на 20-30 см вище нього (*чагарнички, напівчагарнички, сланкі рослини* та ін.). У холодному і помірному кліматі ці бруньки, крім власних брунькових лусок, захищені також сніговим покривом, рослинним опадом тощо.

**Гемікриптофіти (Hk)** - звичайно *трав'янисті рослини*, в яких бруньки відновлення знаходяться на рівні ґрунту або трохи занурені в нього, але найчастіше — в лісову підстилку та опад.

**Криптофіти (K)** -- представлені геофітами (G) (наприклад, цибулинні та бульбоцибулинні ефемероїди (підсніжник звичайний, білоцвіт весняний і б. літній, гадюча цибулька, проліска дволиста, шафран Гейфеля, еритроній собачий зуб, рябчик шахматний), в яких бруньки знаходяться в ґрунті на деякій, або гідрофітами (латаття біле, глечики жовті, усі види рдесників тощо), в котрих бруньки зимують під водою. Терофіти (Th) — це однорічники, які зимують у стані насіння, або зимують чи переносять сухий період на ґрунті або в ньому.

Виділені Раункієром типи (категорії) дуже великі, збірні, тому в межах кожного типу він виділяє за різними ознаками дрібніші групи. Наприклад, фанерофіти поділяються за розміром (на мега-, мезо- та мікрофанерофіти); за характером брунькових покривів, за ознакою вічнозеленості або листопадності; окремо виділяє сукуленти та ліани та ін. Раункієр застосував свою систему життєвих форм рослин для з'ясування залежності життєвих форм від клімату, в результаті чого він одержав досить чітку картину. У так званих біологічних спектрах він показав участь (у %) виділених ним типів життєвих форм рослин в рослинному покриві різних природних зон та країн (табл.9.1., рис. 9.1., 9.2).

Таблиця 9.1. Біологічні спектри рослинності в різних природних зонах Земної кулі (за Раункієром, 1934)

| Природні зони Земної кулі          | Відсоток від загальної кількості досліджуваних видів |    |    |    |    |
|------------------------------------|--|----|----|----|----|
|                                    | Ph   | Ch | Hk | K  | Th |
| Тропічна зона, Сейшельські острови | 61   | 6  | 12 | 5  | 16 |
| Лівійська пустеля                  | 12   | 21 | 20 | 5  | 12 |
| Помірна зона (Данія)               | 7  | 3  | 50 | 20 | 18 |
| Помірна зона (Костромська область) | 7  | 4  | 51 | 20 | 18 |
| Арктична зона (Шпіцберген)         | 1  | 22 | 60 | 15 | 2  |

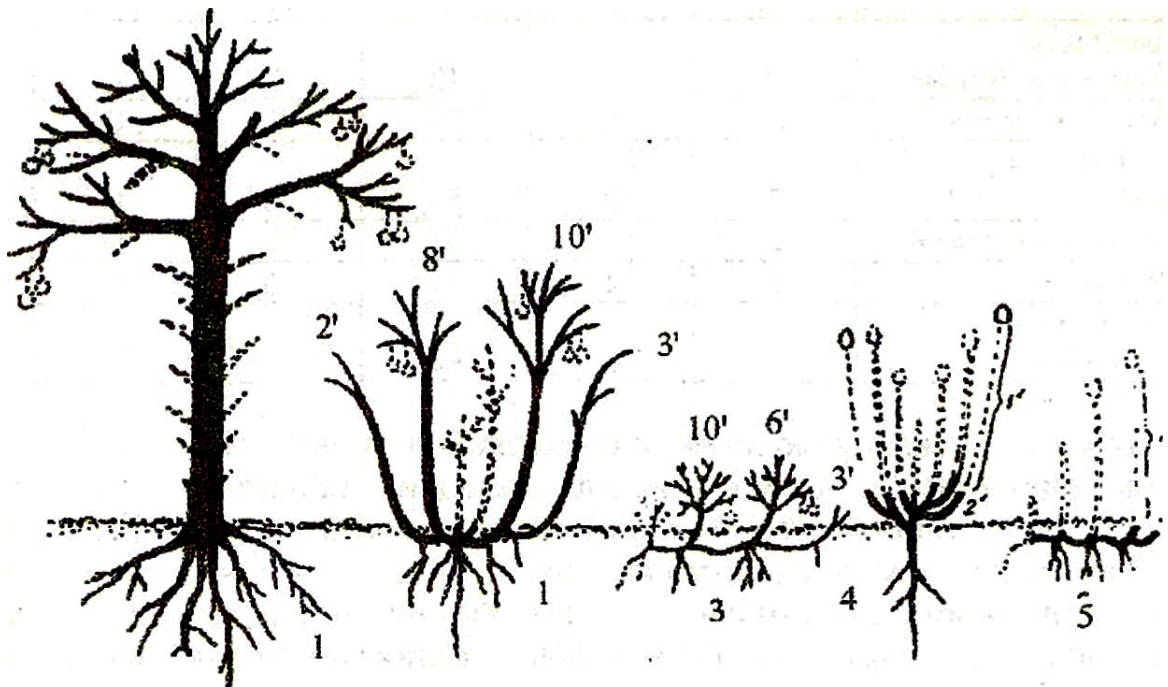
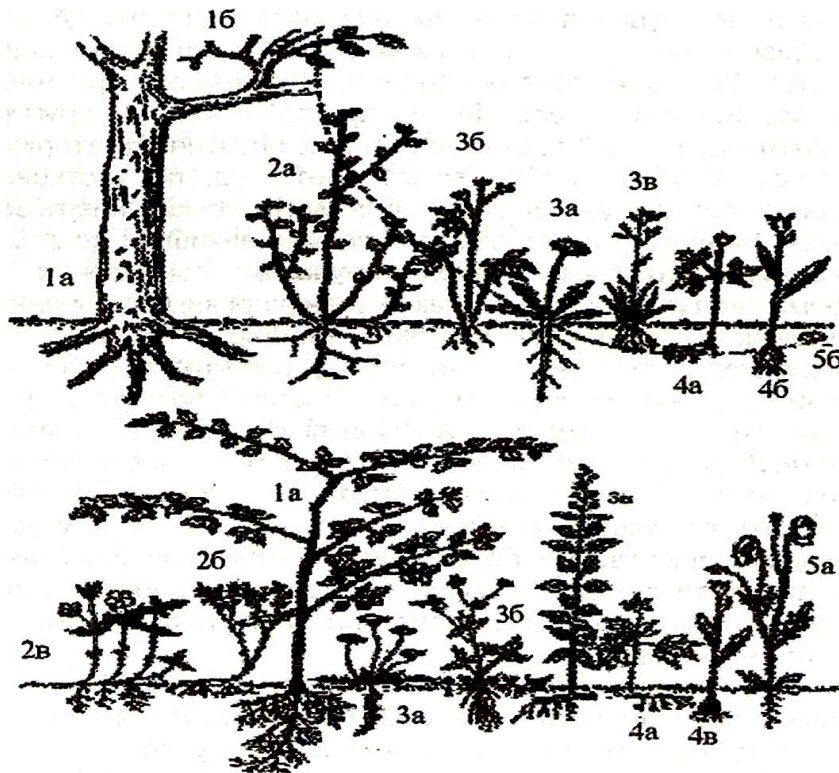


Рис. 9.1. Деревні та трав'янисті життєві форми, співвідношення багаторічних та відмираючих частин (схема):

1 – дерево, 2 – чагарник, 3 – чагарничок, 4 – напівчагарничок, 5 – довгопагонова трава. Багаторічні частини показано чорним, ті, що відмерли раніше, – подвійним пунктиром, цифрами з індексами позначено приблизний вік окремих скелетних осей та їх систем.





**Рис. 9.2. Життєві форми за К. Раункієром (схема):**

1 – фанерофіти (1а - тополя, 1б - омела), 2 – хамефіти (2а – брусниця, 2б чорниця, 2в – барвінок). 3 - гемікриптофіти (3а – кульбаба, 3б – види жовтецю, 3в – кушовий злак, 3г вербозілля лучне), 4 – геофіти (4а – анемона , 4б – тюльпан), 5 терофіти (5а– мак-самосійка, 5б - насінина із зародком). Зверху чорним показано зимуючі бруньки відновлення (пунктиром — лінія їх розміщена).

Виходячи зі складу біологічних спектрів, клімат вологих тропіків буде кліматом фанерофітів; клімат помірно холодних областей — кліматом гемікриптофітів; терофіти виявилися переважаючими в пустелях середноморського типу; а хамефітів доволі багато в тундровій і в пустельній рослинності, що, безумовно, вказує на неоднорідність цієї групи.

Оскільки клімат планети в різні геологічні епохи був різним, з цього випливає що в історичному аспекті групи, або категорії життєвих форм рослин Раункієра будуть різними. Так, у палеогені панували мікрофанерофіти та ліани, в неогені головним чином розвивались нанофанерофіти та гемікриптофіти, наймолодші життєві форми рослин—хамефіти, геофіти та терофіти максимально розповсюдились у четвертинному періоді. Цікаво відмітити, що ознака положення бруньок відновлення завжди більш-менш чітко корелює з комплексом інших (у тому числі фізіологічних) ознак. Отже,

фізіологічні ознаки еволюціонують паралельно з еволюцією генотипу, генофонду та генопласту (М.А. Голубець, 1982; та ін.).

Вивчення життєвих форм рослин дає можливість пізнати екологічну пластичність виду (або видової популяції). Поряд з вивченням їхніх ознак, пристосувань до перенесення несприятливого періоду (зими або тривалої посухи), вікових змін, вегетативного поновлення і розмноження тощо, воно являє не тільки суто теоретичний інтерес, але й має важливе прикладне значення. Саме від цих особливостей залежить збереження та відновлення природної флори, у тому, числі тих видів, що використовуються людиною (наприклад, лікарських рослин), а також успіх інтродукції або переселення та введення в культуру нових цінних видів рослин.

#### **Питання для самоконтролю**

1. Хто і коли вперше увів термін «життєва форма»?
2. Роль Гумбольдта у розвитку вчення про життєві форми рослин.
3. У якому напрямку відбувалася еволюція життєвих форм (які із зазначених форм рослин були початкові (дерева, кущі, кущики, трави)?
4. Поясніть різницю між поняттями «життєва форма» рослин та «екологічна група».
5. Поясніть концепцію підходу І. Г. Серебрякова до виділення життєвих форм рослин і дайте їх характеристику.
6. Поясніть концепцію підходу К. Раункієра до виділення життєвих форм рослин і дайте їх характеристику.
7. Приведіть приклади полікарпічний і монокарпічних видів рослин
8. Приведіть приклади геофітів.
9. Знайте навести приклади рослин до кожної життєвої форми за К. Раункієром
10. Як представлені дерева у рослинному покриві різних природних зон планети.

11. Дайте характеристику біологічних спектрів рослинності (за життєвими формами К. Раункієра) в різних природних зонах Земної кулі.

12. В чому полягає основний біологічний зміст диференціації рослин на різні життєві форми?

## ТЕМА 10. ОСНОВИ ЕКОЛОГІЧНОГО АНАЛІЗУ ФЛОРИ СУДИННИХ РОСЛИН

При накопиченні відомостей про екологічні особливості видів та створенні екологічних шкал виникла можливість аналізу локальних флор або ж флор окремих компонентів рослинного покриву (типів фітоценозів) (боліт, водойм, лук, лісів тощо). Такий аналіз відіграє особливо важливу роль при оцінці сучасного стану рослинного покриву та при вивченні його динамічних тенденцій, що спричинюються глобальними змінами клімату, та різновекторним антропогенним впливом на довкілля. Нами було здійснено екологічний аналіз флори рослин верхів'я басейну р. Тиса, що надають перевагу екотопам з надмірним зволоженням (болота, водойми та їх береги, заплавні й заболочені луки та ліси). На прикладі наших власних досліджень висвітлюємо принципи екологічного аналізу флори на досліджуваного регіону Українських Карпат. Для кращої уяви про підходи до аналізу флори, подаємо відомості про таксономічну структуру флори.

**Таксономічна структура.** У флорі Європи нараховується близько 11 тис. видів судинних рослин. З них понад 2000 таксонів зараховані до категорії рідкісних і вразливих, а близько 100 видів перебувають у критичному стані.

Флора судинних рослин України становить 6086 видів, з яких 4550 – види природної флори. Відповідно у флорі Карпат наявні близько 4000 видів і підвидів судинних рослин, з них у флорі Українських Карпат налічується понад 2400 видів і підвидів. До переліку ендемічних видів флори Карпат включено близько 500, до субендемічних – близько 40 таксонів (приблизно 13% видового складу), з яких у флорі Східних Карпат – 140 таксонів. Кількість рідкісних, реліктових, погранично-ареальних, а також ендемічних видів флори Українських Карпат, згідно з К.А. Малиновським та ін., становлять 408 таксонів, з яких близько 370 ростуть на території Закарпаття.

Флора болотної і водної рослинності України становить близько 600 видів, однак облігатних (вірних) видів, нараховується лише близько 200, або 4%

природної флори. У порівнянні з водною флорою, визначення об'єму болотної флори складає певні труднощі. Це пов'язано з тим, що на болотах часто трапляються види, ценотичний оптимум яких реалізується у фітоценозах інших типів, наприклад, лучних і лісових. З цієї точки зору рослини боліт були розділені на три групи:

1. Облігатні болотні види (палюданти), які в межах усього ареалу трапляються виключно або майже виключно на болотах (включно у заболочених водоймах, заболочених лісах, заболочених луках). До цієї групи були включені рослини двох підгруп: а) рослини, що ростуть лише на болотах (*Eriophorum latifolium* Hoppe, *Carex pauciflora* Lightf., *Oxycoccus palustris* Pers., *O. microcarpus* Turcz. ex Rupr.); б) рослини, що ростуть не лише на торфі, але й на сапропелі, будучи піонерами заболочування (*Menyanthes trifoliata* L., *Calla palustris* L., *Scheuchzeria palustris* L.).

2. Рослини, які є облігатними палюданти в одній або декількох частинах свого ареалу, а в інших проявляють себе як факультативні палюданти. Їх теж розділено на дві підгрупи: а) частина видів на рівнинах лісової зони Євразії та Північної Америки зустрічаються виключно на болотах, а в гірських регіонах трапляються й у інших екосистемах (*Empetrum nigrum* L.), окремі представники роду *Sphagnum*); б) види, що є облігатними палюдантами у континентальній частині Східної Європи і Західного Сибіру, а в частинах Європи з приморським кліматом ростуть на відкритих пісках, пустищах і в світлих лісах (*Rhynchospora alba* (L.) Vahl, *Andromeda polifolia* L., *Drosera rotundifolia* L., *Calluna vulgaris* (L.) Hull).

3. Рослини, які в жодній частині свого ареалу не приурочені лише до болотних екосистем. Вони поділені на дві підгрупи: а) види, які широко розповсюджені на болотах, хоч і часто знаходяться у пригніченому стані (*Pinus sylvestris* L., *Vaccinium myrtillus* L., *V. vitis-idaea* L., *Picea abies* (L.) H. Karst. та інші); б) види, які ростуть на болотах відносно рідко і лише у сприятливих умовах (*Festuca rubra* L., *Agrostis canina* L., *Poa pratensis* L. та інші). У зв'язку з цим важливим елементом аналізу флори боліт і водойм є

ценоморфологічний аналіз

Досліджувана вибірка флори боліт і водойм в українських карпатах включає 545 видів судинних рослин, серед яких 2 раніше невідомих для флори Закарпаття (*Wolffia arrhiza* (L.) Horkel ex Wimm., *Rumex hydrolapathum*). Кількість видів становить 25,7 % видового різноманіття флори Закарпаття і 24,2 % - видового різноманіття флори Українських Карпат (Фельбаба-Клушина, 2010, Felbaba-Klushyna, 2017). Такий об'єм флори є близьким до об'єму болотних флор північних регіонів Європи та Євразії. Так, наприклад, на північному заході Росії, де загальне флористичне різноманіття становить 1300 видів, «болотна» фракція становить 357 видів судинних рослин, або 27,4 %. Таке ж співвідношення в межах 25-28 % характерне й для інших регіонів північної Європи.

**Таблиця 10.1. Провідна частина родинного спектру флори боліт і водойм верхів'я р.Тиса**

| №                                   | Родина           | Кількість видів | Частка видів, % |
|-------------------------------------|------------------|-----------------|-----------------|
| 1                                   | Суперaceae       | 75              | 13,8            |
| 2                                   | Asteraceae       | 51              | 9,44            |
| 3                                   | Poaceae          | 35              | 6,55            |
| 4                                   | Ranunculaceae    | 34              | 6,36            |
| 5                                   | Orchidaceae      | 24              | 4,44            |
| 6                                   | Juncaceae        | 17              | 3,15            |
| 7                                   | Salicaceae       | 16              | 2,96            |
| 8                                   | Scrophulariaceae | 14              | 2,59            |
| 9                                   | Ariaceae         | 13              | 2,41            |
| 10                                  | Lamiaceae        | 13              | 2,41            |
| 11                                  | Polygonaceae     | 13              | 2,41            |
| 12                                  | Rosaceae         | 12              | 2,28            |
| Разом від загальної кількості видів |                  | 317             | 58,8            |

Судинні рослини належать до 99 родин й до 280 родів. На першому місці

за чисельністю видів знаходиться родина *Cyperaceae* (75 видів, 13,8 %) (табл. 10.1.). Наступні позиції займають родини *Asteraceae* (51 вид, 9,44 %), *Poaceae* й *Ranunculaceae* (35 і 34 види, 6,5 і 6,3 %), *Orchidaceae* (24 види, 4,4 %), *Juncaceae*, *Salicaceae* (16 (2,96 %)), *Scrophulariaceae*, *Polygonaceae*, *Lamiaceae*, *Ariaceae* і *Rosaceae* 12 (2,28 %). Таким чином, провідна частина родинного спектру включає 58,8 % видового різноманіття болотної і водної флори регіону (рис. 10.1.). Це збігається з даними стосовно вже згаданих флор боліт і водойм північної частини Європи і Євразії.

Родина *Cyperaceae* є ключовою родиною флори боліт а її положення у родинному спектрі флори та частка видів за відношенням до загальної кількості видів будь-якого регіону значною мірою свідчить про екологічний характер флори стосовно гідрологічного фактору, оскільки у її складі близько 70 % видів є гігрофітами і мезогігрофітами. Перші п'ять родин (*Cyperaceae*, *Asteraceae*, *Poaceae*, *Ranunculaceae*, *Orchidaceae*) є провідними у флорах боліт багатьох європейських країн, зокрема, Литви, Естонії та інших. У флорах боліт північних регіонів Європи спостерігається більша питома вага видів родин *Rosaceae*, *Salicaceae* *Ericaceae*, а *Ranunculaceae*, *Orchidaceae*, *Asteraceae* – нижча. Разом кількість видів становить 55,0% від загального видового різноманіття регіону.

Родина *Poaceae* є найбагатшою у світовій флорі і включає понад 10 тис. видів. У флорі Карпат вона займає третє, а Українських Карпат – друге місце. Родина *Ranunculaceae* – включає в себе 45 родів і близько 2 тис. видів, поширених переважно у помірних широтах Голарктики і екогенетична еволюція більшості з них відбувалася у напрямку пристосування до екоотопів з надлишковим зволоженням. У родинному спектрі Карпат знаходиться на дев'ятому місці, однак в Українських Карпат – на шостому. Родина *Juncaceae* включає понад 250 видів, поширених у помірних широтах обох півкуль. Більшість видів ростуть на перезволожених піщаних субстратах. Не входить до складу провідного спектру родин Карпат та окремих їх регіонів.

Цікаво, що родина *Orchidaceae*, яка за походженням є тропічною, займає п'яте місце у спектрі досліджуваної нами флори, а в родинному спектрі Карпат не займає важливої позиції. Однак це одна з найбагатших родин у світі, значна кількість видів якої поширена і в бореальній зоні.

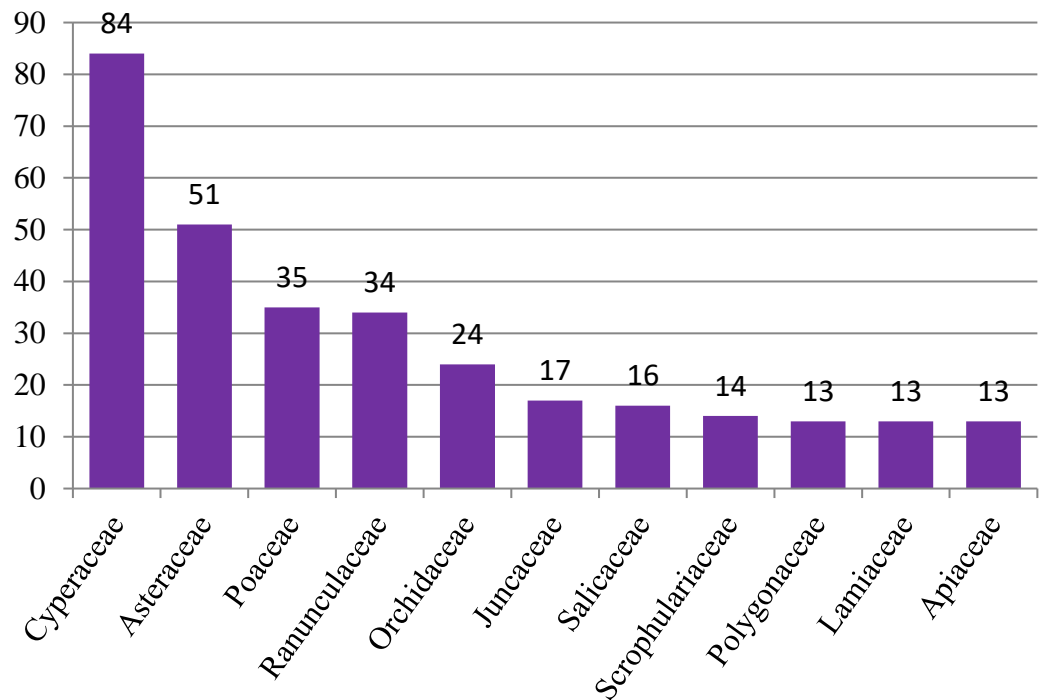
Родина *Salicaceae* включає близько 400 видів. Для їх розвитку характерні лінії гігрофілії і кріофілії, тому за походженням вважається арктотретинною. Як і попередня родина, вона теж не займає важливих позицій у родинному спектрі Карпат і Українських Карпат теж. Родина *Scrophulariaceae* включає до 3 тис. видів, поширених переважно у тропіках і субтропіках. У досліджуваному регіоні найбільш пристосованими до перезволожений екотопів є види роду *Veronica*. Родина знаходиться на восьмому місці у родинному спектрі Карпат, й на п'ятому – Українських Карпат. Родини *Ariaceae* і *Lamiaceae* завершують перелік найбагатших на види родин Карпат і Українських Карпат, зокрема, (*Ariaceae* – на десятому місці в Карпатах, *Lamiaceae* – на одинадцятому, а в Українських Карпатах кожна на сходинку вище завдяки зміщенню на нижчі позиції родини *Fabaceae*). Родина *Ariaceae* у світовій флорі представлена 250 родами й близько 3 тис. видів, яким властива переважно мезоксерофільна екологічна лінія еволюції і порівняно слабо

**Таблиця 10.2. Порівняльна характеристика спектрів провідних родин флори Карпат, Східних Карпат, Українських Карпат, Чивчино-Гринявських гір та Закарпаття (Чорней, 2009)**

| Ранг | Карпати | Східні Карпати | Українські Карпати | Чивчино-Гринявські гори | Закарпаття (Фодор, 1974) |
|------|---------|----------------|--------------------|-------------------------|--------------------------|
| 1.   | As      | As             | As                 | As                      | As                       |
| 2.   | Ro      | Ro             | Ro                 | Ro                      | Ro                       |
| 3.   | Ro      | Ro             | Ro                 | Ro                      | Fa                       |
| 4.   | Br      | Br             | Cy                 | Cy                      | Ro                       |
| 5.   | Fa      | Fa             | Sc                 | Ra                      | Br                       |
| 6.   | Ca      | Cy             | Ra                 | Sc                      | Cy                       |



|     |    |    |    |    |    |
|-----|----|----|----|----|----|
| 7.  | Cy | Sc | Fa | Ca | Sc |
| 8.  | Sc | Ca | Br | Fa | La |
| 9.  | Ra | Ra | Ap | Br | Ca |
| 10. | Ap | Ap | La | La | Ra |
| 11. | La | La | La | La | Ap |



**Рис. 10.1.** Діаграма видового багатства провідного спектру родин болотної і водної флори верхів'я р. Тиса

Разом кількість видів становить 55,0% від загального видового різноманіття регіону.

Родина *Poaceae* є найбагатшою у світовій флорі і включає понад 10 тис. видів. У флорі Карпат вона займає третє, а Українських Карпат – друге місце. Родина *Ranunculaceae* – включає в себе 45 родів і близько 2 тис. видів, поширених переважно у помірних широтах Голарктики і екогенетична еволюція більшості з них відбувалася у напрямку пристосування до екоотопів з надлишковим зволоженням. У родинному спектрі Карпат знаходиться на дев'ятому місці, однак в Українських Карпат – на шостому. Родина *Juncaceae*

включає понад 250 видів, поширених у помірних широтах обох півкуль. Більшість видів ростуть на перезволожених піщаних субстратах. Не входить до складу провідного спектру родин Карпат та окремих їх регіонів.

Цікаво, що родина *Orchidaceae*, яка за походженням є тропічною, займає п'яте місце у спектрі досліджуваної нами флори, а в родинному спектрі Карпат не займає важливої позиції. Однак це одна з найбагатших родин у світі, значна кількість видів якої поширена і в бореальній зоні (Рис. 10.1.).

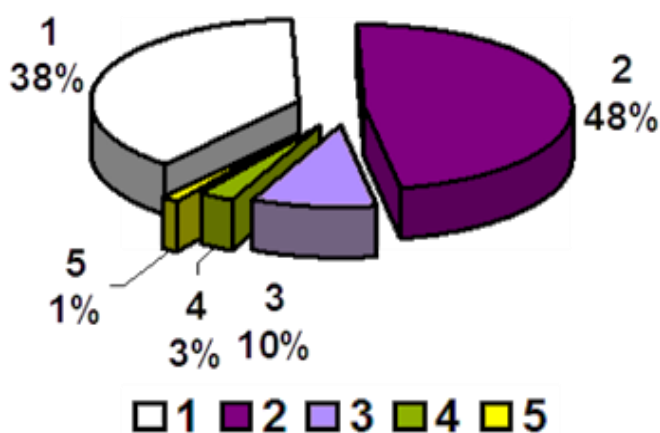
Родина *Salicaceae* включає близько 400 видів. Для їх розвитку характерні лінії гігрофілії і кріофілії, тому за походженням вважається арктотретинною. Як і попередня родина, вона теж не займає важливих позицій у родинному спектрі Карпат і Українських Карпат теж. Родина *Scrophulariaceae* включає до 3 тис. видів, поширених переважно у тропіках і субтропіках. У досліджуваному регіоні найбільш пристосованими до перезволожених екотопів є види роду *Veronica*. Родина знаходиться на восьмому місці у родинному спектрі Карпат, й на п'ятому – Українських Карпат. Родини *Ariaceae* і *Lamiaceae* завершують перелік найбагатших на види родин Карпат і Українських Карпат, зокрема, (*Ariaceae* – на десятому місці в Карпатах, *Lamiaceae* – на одинадцятому, а в Українських Карпатах кожна на сходинку вище завдяки зміщенню на нижчі позиції родини *Fabaceae*). Родина *Ariaceae* у світовій флорі представлена 250 родами й близько 3 тис. видів, яким властива переважно мезоксерофільна екологічна лінія еволюції і порівняно слабо виражена гігрофільна лінія. Родина *Lamiaceae* включає 160 родів і понад 3 тис. видів, поширених в усіх флористичних областях. Серед них порівняно мала кількість пристосовані до перезволожених екотопів. Ці 11 родин включають 331 вид, або 61,32% досліджуваної флори, що підкреслює її бідність і спорідненість за цією ознакою з флорами північних регіонів Євразії.

**Структура флори перезволожених екосистем за біоморфами та ценоморфами.** Важливою складовою аналізу флори є вивчення її біоморфологічної структури. У європейській флористиці найчастіше використовують класифікацію біоморф К. Раункієра (1934), побудовану за

ознакою розміщення відносно поверхні субстрату та способу захисту бруньок відновлення рослини у несприятливий період року. За цією класифікацією у спектрі біоморф флори перезволожених екосистем верхів'я р. Тиса переважають гемікриптофіти – 256 (46,9%), а рослини інших життєвих форм входять до складу досліджуваної флори у меншій кількості: криптофіти 185 (33,9%), з них геофітів – 99 (18,4%), гідрофітів – 86 (14,5%); терофіти – 62 (11,3%), фанерофіти – 25 (4,5%) і хамефіти – 17 (3,1%) (табл. 10.3., рис. 10.2.).

**Таблиця 10.3. Розподіл видів флори боліт і водойм стосовно біоморф**

| Біоморфа (за Раункієром ) | К. Кількість видів | Частка від загальної кількості видів, % |
|---------------------------|--------------------|---|
| Гемікриптофіти            | 256                | 46,9                                    |
| криптофіти:               | 185                | 33,9                                    |
| терофіти                  | 62                 | 11,3                                    |
| хамефіти                  | 17                 | 3,1                                     |
| фанерофітів               | 25                 | 4,4                                     |
| Разом:                    | 545                | 100                                     |



**Рис. 10.2. Діаграма розподілу видів перезволожених екосистем стосовно груп біоморф (за Раункієром):**

1 – гемікриптофіти; 2 – криптофіти; 3 – терофіти; 4 – фанерофіти; 5 – хамефіти.

Співвідношення груп рослин різних життєвих форм флори перезволожених екотопів верхів'я р. Тиса у загальних рисах відображає загальні закономірності структури флор окремих регіонів Українських Карпат та їх високогір'я, а також помірної зони в цілому, де переважають гемікриптофіти. Особливістю флори боліт і водойм є порівняно значна участь у її складі видів криптофітів, до яких належать палюданти та акванти, і терофітів, до яких належать переважно представники літоралей водойм (види родів *Callitriche*, *Elatine*, більшість видів роду *Persicaria* та інші види). Незначна кількість фанерофітів свідчить про те, що досліджувані екосистеми належать до динамічного типу.

**Таблиця 10.4.** Розподіл груп видів за біоморфами між класами рослинності

| Група біоморф | Кількість видів у кожному класі рослинності, % |          |         |        |         |          |         |        |
|---------------|--|----------|---------|--------|---------|----------|---------|--------|
|               | 1 (Phrag)                                      | 2 (Mont) | 3 (Sch) | 4 (Ox) | 5 (Aln) | 6 (Lemn) | 7 (Pot) | 8 (Is) |
| Н             | 66   | 81       | 75      | 20,5   | 48      | -        | -       | 30     |
| К             | 17   | 19       | 19      | 13     | 28      | 100      | 81      | 4      |
| Т             | 15   | -        | 3       | -      | -       | -        | 19      | 66     |
| Р             | 1  | -        | 1,8     | -      | 22      | -        | -       | -      |
| С             | 6,5  | -        | 1,3     | 46     | 2       | -        | -       | -      |

Аналіз розподілу груп біоморф за класами рослинності показав, що гемікриптофітів найбільше у класах *Montio-Cardaminetea* (81%), *Scheuchzerio-Caricetea nigrae* (75%), *Phragmito-Magno-Caricetea* (66%), що значною мірою спричинено важливою часткою видів *Cyperaceae* (табл.10.4). Клас *Lemnetea* цілком складається з криптофітів (100%), частка яких й у складі класу *Potametea* становить 81%. Терофітами найкраще представлений клас *Isoëto-Nano-Juncetea* (66 %), екологічна ніша яких приурочена до літоралей водойм.

Хамефіти переважають у складі класу *Scheuchzerio-Caricetea nigrae*. Група фанерофітів у досліджуваних класах рослинності Європи виражена дуже слабо. Лише мангри і лісові болота центральної Америки у наш час характеризуються переважанням фанерофітів. Облігатним палюдантом серед дерев є *Alnus glutinosa*. В Українських Карпатах на лісових болотах росте ендемічний вид – *Syringa josikaea* Jaq. Це єдиний кущ флори Українських Карпат, здатний рости в умовах надлишкового обводнення і затінення, який, на думку С. М. Стойка зберігся у цьому регіоні з часів плейстоценової епохи.

Таким чином, екологічне обличчя кожного класу добре ілюструє склад біоморф. Так, до екстремальних екологічних умов (висока кислотність ґрунту, низька температура і надлишкова насиченість водою), у яких формується рослинність оліготрофних боліт, найкраще пристосовані саме хамефіти, які водночас пристосовані й до високогір'їв і зони тундри. До літоралей водойм, де умови росту придатні переважно для ефемерів, характерними є терофіти, що і є особливістю класу *Isoëto-Nano-Juncetea*.

**Еколого-ценотичний підхід** до вивчення флор, який базується на розподілі видів за їх еколого-ценотичною приуроченістю, теж значною мірою висвітлює шляхи їх формування. В основу аналізу приуроченості до типу фітоценозу покладено працю А. Д. Бельгарда (1950), в результаті чого види розподілені за такими категоріями: сільванти (лісові види), пратанти (лучні види), палюданти (болотні види), акванти (види водойм), ріпаріо-акванти (прибережно-водні види) петрофанти (види наскельних угруповань), альпмонтанти (види субальпійського та альпійського поясу), галофанти (види солончаків), синантропанти (види рудеральних та сегетальних місцезростань).

Актуальним є вивчення ценоморфологічної структури флор окремих класів рослинності, оскільки такий аналіз розкриває генетичні зв'язки між рослинністю різних типів організації. Флора боліт характеризується участю у її складі видів, що пов'язані з різними типами фітоценозів. Так, наприклад, на болотах північного заходу Росії перевагу мають лучно-болотні види (близько 35 %), приблизно однакова кількість водно-болотних (ріпаріо-акванти), лісо-

болотних і болотних, які разом становлять близько 50 % складу флори, а водні, лучні і лісові види разом становлять менше 20 %.

Найоб'ємнішими у складі досліджуваної флори є групи палюдантів 127 (25,4 %) і пратантів 117 (21,46 %) (табл. 10.5). Помітною є участь сільвантів 88 (16,14 %). Акванти становлять близько половини від кількості палюдантів 61 (11,2 %). Видів, які однаково поширені на луках і болотах (прато-палюданти) нараховується 43 (7,88 %) від їх загальної кількості. До видів, екологічний оптимум яких реалізується у прибережно-водних екотопах (ріпаріо-акванти) належить 40 таксонів (7,34 %). Альмонтанти, псамофанти, галофанти і пратосільванти становлять лише відповідно 17 (3,12 %), 14 (2,56 %), 11 (2,01 %), 10 (1,83 %). Цей аналіз ще раз підкреслює що флора боліт є складним агрегатом видів, який формувався з різних типів фітоценозів протягом голоцену.

Велика кількість пратантів та сільвантів є характерною рисою саме гірських боліт. Це пояснюється очевидно тим, що у екосистемах з надлишковим зволоженням різкість кліматичних умов певною мірою пом'якшується. Оскільки у горах кліматичні умови завжди різкіші, ніж на рівнині та в передгір'ї, то ті види рослин, які на низовині ростуть на луках і в лісах, у горах часто ростуть на болотах чи на берегах озер.

**Таблиця 10.5. Розподіл видів флори боліт і водойм стосовно ценоморф**

| № | Ценоморфа      | Кількість видів | Частка від загальної кількості видів, % |
|---|----------------|-----------------|---|
| 1 | pal            | 121             | 22,2                                    |
| 2 | pr             | 117             | 21,46                                   |
| 3 | syl            | 88              | 16,14                                   |
| 4 | aq             | 61              | 11,19                                   |
| 5 | pr-pal         | 43              | 7,88                                    |
| 6 | ripario-aquant | 40              | 7,34                                    |

|    |            |     |      |
|----|------------|-----|------|
| 7  | syn        | 21  | 3,85 |
| 8  | alp-mont   | 17  | 3,12 |
| 9  | psamophant | 14  | 2,56 |
| 10 | galophant  | 10  | 1,83 |
| 11 | pr-syl     | 11  | 2,01 |
| 12 | petrofant  | 2   | 0,36 |
|    | Разом      | 545 | 100  |

**Екологічний аналіз.** Близько 50 тис. років тому, тобто у верхньому палеоліті, у зв'язку з різким збідненням ресурсів промислу і збирання сталася перша антропогенна криза, яка спровокувала виникнення виробничого господарства, або неолітичну революцію. Саме з цього періоду людська діяльність поступово перестала вписуватися у природний кругообіг речовин. Людина почала створювати штучні біохімічні цикли, що привело до змін геохімії біосфери. Нині ці багатовекторні зміни екологічних факторів спричинюють порушення природного флоро- і ценогенезу. Тому дослідження екологічної структури флори дає можливість прогнозувати її негативні зміни і вносити корекції у способи природокористування з метою запобігання таких явищ. У другій половині минулого століття накопичені відомості стосовно екологічних характеристик окремих видів і їх поширення були узагальнені у багатьох працях європейських дослідників. Серед них тривалий час найчастіше цитувалося монографічне видання O. Kirchner, E. Loew, C. Schröter «Lebensgeschichte der Blumenpflanzen Mitteleuropas» (1934-1938). Важливими у розвитку екологічного вивчення флор були праці E. Landolt (1977), H. Ellenberg (1979), H. Ellenberg et al., (1991). Екологічна характеристика видів флори Карпат найповніше висвітлена у працях угорського дослідника R. Soó (Soó, 1938) та у флористичних зведеннях «Květena České socialistické republiky» (1988), «Květena České republiky» (1992-1995)

Аналіз біоморфологічної структури проведено з використанням класифікації біоморф К. Раункієра (1934), а У 2000 році в Україні розпочато

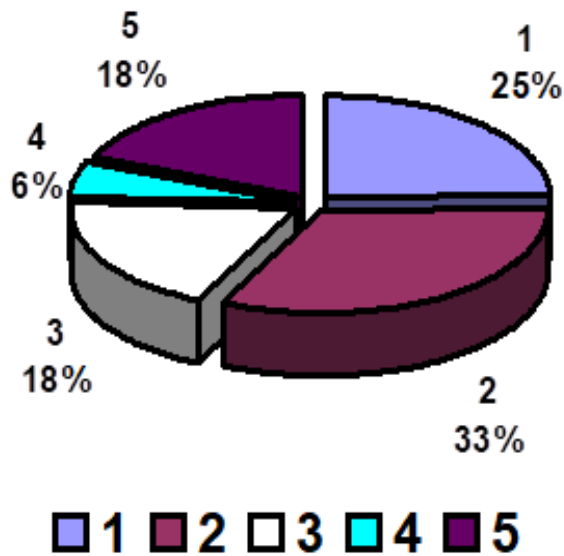
багатотомне видання «Флора України» під загальною редакцією Я. П. Дідуха, де узагальнено вже відомі підходи до вивчення екологічних характеристик видів флори та запропоновано деякі нові аспекти екологічного аналізу, враховуючи географічне положення та особливості умов росту видів природної флори України. Найсучаснішим монографічним зведенням екологічних характеристик судинних рослин України, у якій використані нові підходи, методи та програми обробки накопичених даних є монографія Я. П. Дідуха (2011). Поява цієї праці підносить екологію рослин на якісно новий рівень не лише в Україні, але й у Європі в цілому й разом з тим широко розкриває індикаційні можливості рослин, дає можливість прогнозувати реакцію того чи іншого виду та окремих екологічних груп видів на зміни середовища, пов'язані як з господарською діяльністю, так і з глобальними та регіональними змінами клімату. В умовах незбалансованого господарювання, особливо лісокористування й впровадження штучних методів регулювання річкового стоку, яке має місце в Україні, ця праця є особливо актуальною у зв'язку з можливістю передбачити, які групи рослин можуть виявитися в Україні поза межами їхньої екологічної толерантності. Вона була покладена в основу проведеного нами екологічного аналізу флори боліт і водойм верхів'я басейну р. Тиса.

Найважливішою характеристикою екологічних умов росту рослин є тип ґрунту. За типізацією ґрунтів у залежності від материнської породи, прийнятою Я. П. Дідухом та Г. М. Каркуцієвим у монографії «Екофлора України» (2000), рослини боліт і водойм ростуть на гідрогенних ґрунтах. Стосовно гідрологічного режиму згаданими авторами виділено 12 груп видів (типів гідроморф), кожна з яких поділяється ще на чотири групи у залежності від широти екологічної амплітуди (стенотопні, гемістенотопні, геміевритопні і евритопні). За цією схемою досліджувані види належать до семи гідроморф: мезофіти (рослини свіжих лісо-лучних екотопів з повним промочуванням кореневмісного шару ґрунту опадами і талими водами), гігромезофіти (рослини вологих лісо-лучних екотопів з тимчасовим надмірним зволоженням



кореневмісного шару ґрунту ґрунтовими водами); гігрофіти (рослини сирих лісо-лучних екотопів з перманентним капілярним зволоженням кореневмісного шару ґрунту ); пергідрофіти (рослини мокрих болотно-лісо-лучних екотопів з максимальним капілярним зволоженням кореневмісного шару ґрунту ); субгідрофіти (рослини мокрих екотопів боліт високогір'я субальпійського поясу); гідрофіти (рослини прибережно-водних місцезростань з постійним обводненням кореневмісного шару ґрунту); гіпергідрофіти (рослини водних місцезростань з постійним затопленням). Така детальна класифікація гідроморф дає можливість виявити весь спектр видів стосовно гідрологічного режиму, що дуже важливо для фітоіндикації. Проте у практиці її застосувати відносно важко через труднощі, пов'язані з визначенням меж між окремими групами, що мають характер проміжних, як, наприклад, між пергідрофітами і субгідрофітами. Ми приєднали субгідрофіти до пергідрофітів, залишаючи назву групи «пергідрофіти», а до гідрофітів приєднали гіпергідрофіти, теж залишаючи назву «гідрофіти».

Отже види флори болотних і водних екосистем верхів'я басейну р. Тиса стосовно водного режиму розподіляються за типами гідроморф таким чином: 136 (25 %) гігромезофітів, 180 (33 %) гігрофітів, 98 (18 %) пергідрофітів; 33 (6%) гідрофітів і 97 (18 %) мезофітів (рис. 10.3.). За широтою кологічної амплітуди (стосовно вологості субстрату) вони розподіляються так: 68 – стенотопних (13,68 %), 377 – гемістенотопних (78 %), 53 – геміевритопних (11,17%) (рис. 10.3).



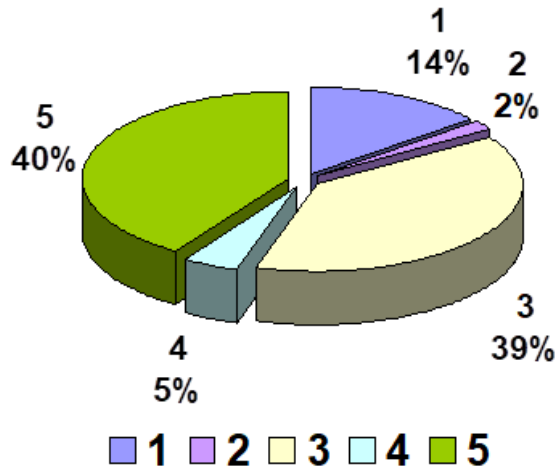
**Рис. 10.3.** Розподіл екогруп видів стосовно вологості субстрату:

1 – гігромезофіти; 2 – гігрофіти; 3 – пергідрофіти; 4 – гідрофіти; 5 – мезофіти.

**Стосовно кислотного режиму ґрунту** види поділяються на 7 екогруп.

Це гіперацидофіли (рослини дуже кислих ( $\text{pH} \leq 3,7$ ) ґрунтів), перацидофіли (рослини кислих ( $\text{pH} 3,7-4,5$ ) ґрунтів, альпійських лук, борів), ацидофіли (рослини кислих ( $\text{pH} 4,5-5,5$ ) дерново-підзолистих ґрунтів), субацидофіли (рослини слабокислих ( $\text{pH} 5,5-6,5$ ) ґрунтів), нейтрофіли (рослини нейтральних ( $\text{pH} 6,5-7,1$ ) ґрунтів), базофіли (рослини лужних ( $\text{pH} 7,2-8,0$ ) ґрунтів), гіпербазифіли (рослини досить лужних ( $\text{pH} \geq 8,0$ ) ґрунтів).

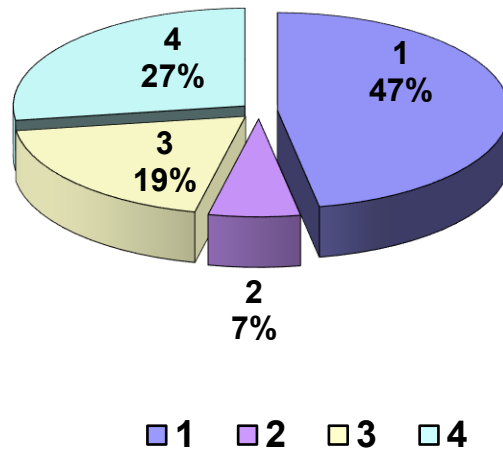
У складі досліджуваної флори переважають субацидофіли (42%), на другій позиції нейтрофіли (39%) (рис.10.4.). Ацидофіли, до яких належать переважно види оліго-, мезо- і частково евтрофних боліт класу *Scheuchzerio-Caricetea nigrae*, крім видів союзу *Caricion davallianae*, становлять 14 %, а перацидофіли і базофіли – лише відповідно 5 % і 2%. Гіперацидофіли становлять менше 1 %.



**Рис. 10.4.** Розподіл видів стосовно кислотності субстрату:

1 – ацидофіли; 2 – базифіли; 3 – нейтрофіли; 4 – перацидофіли; 5 – субацидофіли.

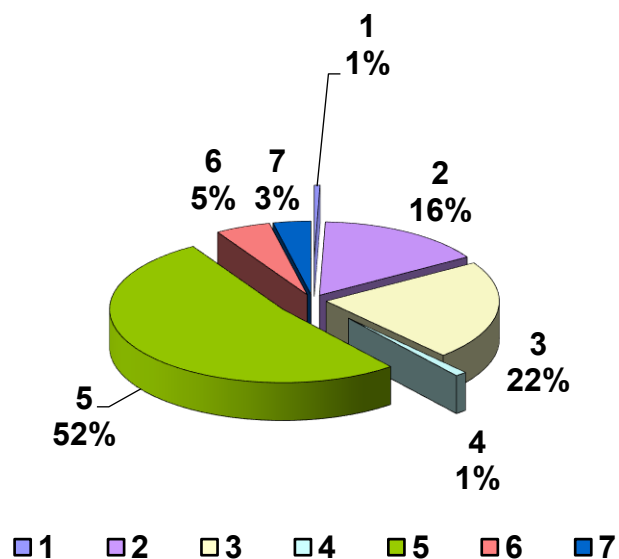
**Стосовно вмісту засвоюваних форм азоту в ґрунті рослини** розподіляються на такі екогрупи: анітрофіли (на безазотистих ґрунтах), субанітрофіли (на дуже бідних ґрунтах (0,05-0,2 %)), гемінітрофіли (на відносно бідних ґрунтах (0,2-0,3%)), нітрофіли (на відносно забезпечених мінеральним азотом ґрунтах (0,3-0,4 %)), еунітрофіли (на багатих на азот ґрунтах (0,4-0,5 %)) і гіпернітрофіли (на надлишково багатих на азот ґрунтах (0,5 %)). У досліджуваній нами вибірці флори переважають гемінітрофіли (48 %), майже удвічі менше субанітрофілів (27 %), нітрофіли становлять 19 %, а еунітрофіли 6% (рис.10.5.). Гіперанітрофіли відсутні. Переважання гемінітрофілів пояснюється значним флористичним багатством низинних заплавних осокових боліт та угруповань повітряно-водної рослинності у порівнянні з гірськими мохово-осоковими та чагарничково-моховими болотами.



**Рис. 10.5.** Розподіл видів стосовно вмісту азоту: 1 – гемінітрофіли; 2 – еунітрофіли; 3 – нітрофіли; 4 – субанітрофіли.

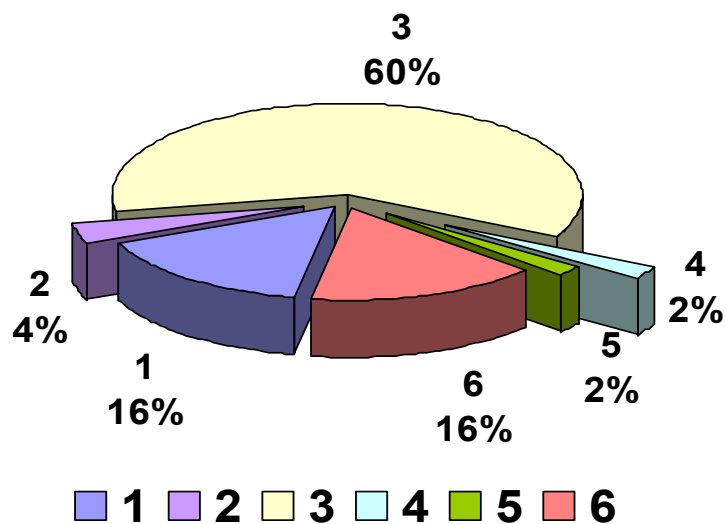
Важливим показником екологічної специфіки флори є відношення видів до загального сольового режиму. За цією характеристикою виділено 10 груп видів, однак з них у досліджуваній флорі представлені лише 7 груп видів. Проведений аналіз за цим фактором показав, що половина видів становлять семіевтрофи (51 %), тобто види, що тяжіють до збагачених солями субстратів (150-200 мг/л) із вмістом  $\text{HCO}_3$ . На другому місці знаходяться мезотрофи (22 %), які ростуть на небагаті на солі ґрунти (95-150 мг/л) (рис. 10.6.).

Порівняно помітну частку становлять й евтрофи (16 %), що ростуть на найкраще збагачених солями субстратах при відсутності ознак засоленості ( $\text{HCO}_3$  30-50 мг/100 г ґрунту,  $\text{SO}_2$ - 4,  $\text{Cl}^-$  - сліди). 1 % становлять глікотрофи, які ростуть на ґрунтах з вмістом сульфатних солей ( $\text{SO}_2$ -4 – 0,1-0,3 %,  $\text{Cl}^-$  – 0,05-0,1% ), 4 % субглікотрофи (ґрунти з надлишком солей  $\text{HCO}_3$  (карбонатний тип засолення),  $\text{SO}_2$ -4 – 0,01-0,05 %,  $\text{Cl}^-$  - 0,01-0,03 %, і 5 % становлять семіоліготрофи (на сильно вилужених бідних солями ґрунтах (75-100 мг/л).



**Рис. 10.6. Розподіл видів стосовно узагальненого сольового режиму:**

1 – глікотрофи; 2 – евтрофи; 3 – мезотрофи; 4 – оліготрофи; 5 – семіевтрофи; 6 – семіоліготрофи; 7- субглікофіли.



**Рис. 10.7. Розподіл видів стосовно вмісту карбонатів:**

1 – акарбофіли; 2 – гемікарбофіли; 3 – гемікарбофоби; 4 – гіперкарбофоби; 5 – карбофіли; 6 – карбофоби.

**Карбонати** ( $\text{CaCO}_3, \text{MgCO}_3$ ) виступають важливою характеристикою ґрунтів, оскільки вони є материнською породою, а також беруть участь у процесах ґрунтоутворення. В Українських Карпатах карбонатні зустрічаються рідко, тому й рослини, що тяжіють до них, є відносно рідкісними. Стосовно вмісту карбонатів серед досліджуваних видів переважають гемікабофоби (60%). Частка акарбофілів та карбофобів однакова і становить по 16% кожної групи. Решта груп видів (карбофіли, гіперкарбофоби, гемікарбофоби) становлять менше 2% (рис.10.7.).

Таким чином ми отримали детальну екологічну характеристику флори екотопів з надмірним зволоженням. Це дозволило пояснити причини скорочення арелів таких видів в Українських Карпатах, як вовче тіло болотне, осока дрібноквіткова, осока Девеллова, рогузу Шуттлевортського, бузку угорського та низки інших видів, які належать сьогодні до рідкісних і включені до Червоної книги України (2009), Червоної книги Карпат (2003), або до Регіонального червоного списку Закарпаття (1999).

## Список рекомендованої літератури

### Основна

- Кучерявий В.П. Урбоекологія. — Львів, вид-во Світ, 1999. — 319 с.
- Лаптев О.О. Екологія рослин з основами біогеоценології. — Київ: Фітосоціоцентр, 2001. — 144 с.
- Гродзинський М. Д. Основи ландшафтної екології / М.Д. Гродзинський. — К.: Либідь, 1993. — 222 с.
- Дідух Я. П. Основи біоіндикації / Я. П. Дідух. — К. : Наук. думка, 2012а —343 с.
- Дідух Я. П., Плюта П. Г. Протопопова В. В., Єрмоленко В. М., Коротченко І. А., Бурда Р. І., Каркуцієв Г. М. Екофлора України / Відпов. ред. Я, П, Дідух. - Київ: Фітосоціоцентр, 2000. - 284 с. (<https://www.twirpx.com/file/369811/>)
- Фітоекологія з основами лісівництва : навч. посіб. для студ. вищ. навч. закл. / В. П. Краснов, З. М. Шелест, І. В. Давидова. - Суми : Університетська книга, 2011. - 415 с.
- Фельбаба-Клушина Л.М., Комендар В.І. Фітоценологія з основами синфітосозології. —Ужгород: Ліра, 2001, - 206.с.

### Додаткова

- Алеєв Ю.Г. Екоморфологія. К., Наук. думка, 1986, — 422 с.
- Біотопи Лісової та Лісостепової зон України / Дідух Я. П., Фіцайло Т. В., Коротченко І. А. та ін. ; ред. Я. П. Дідух. — К. : МАКРОС, 2011. — 288 с.
- Вайнагій В. І. Про методику вивчення насінневої продуктивності рослин // Бот. журн. — 1974. — Т. 59, № 6;
- Вайнагій В. І. Динаміка схожості і життєздатності насіння деяких трав'янистих рослин Карпат // Український ботанічний журнал. — 1971. — Т. 28, № 4;
- Вайнагій В. І. Схожість насіння дикорослих трав'янистих рослин Карпат у лабораторних умовах // Український ботанічний журнал. 1963. — Т. 20, № 1;
- Гамор А.Ф., Куртяк Ф.Ф., Фельбаба-Клушина Л.М. та ін. Плани заходів щодо збереження популяцій видів флори та фауни, що занесені до Червоної книги

України та в міжнародні червоні переліки в межах установ природно-заповідного фонду. – Харків: Райдер, 2006. –188 с.

Генсірук С.А. Регіональне природокористування. — Львів.: Світ,1992. - 331 с.

Голубець М.А. Актуальні питання екології. — К.: Наук. думка, 1982.-155 с.

Голубець М.А. Урбанізація — важливий фактор перетворення біогеоценотичного покриву. - Львів, 1984. - 168 с.

Дідух Я. П. Проблеми співвідношення між деякими ключовими поняттями в екосистемології // Біотопи (оселища) України : наукові засади їх дослідження та практичні результати інвентаризації : Матеріали робочого семінару (Київ, 21-22 березня 2012 р.) / ред. Дідух Я. П., Кагало О. О., Проць Б. Г. – К. - Львів, 2012б. – С. 14-28.

Дідух Я.П. Фітоіндикація екологічних факторів / Я.П. Дідух, П. Г. Плюта. –К. : Ін-т ботаніки НАН України, 1994. – 280 с.

Дідух Я. П. Проблеми розвитку фітоєкології в Україні // Ботаніка та мікологія на шляху в третє тисячоліття: Міжнар зб. наук. статей, присвячених 70-річчю з дня народження академіка К. М. Ситника. — К.: Інститут ботаніки НАН України, 1996, с. 129–140.

Лаптев О.О. Екологічна оптимізація біогеоценотичного покриву у сучасному урболандшафті. — К.: Видання Укр. екол. АН, 1998. — 205 с.

Лаптев О.О. Екологія рослин з основами біогеоценології. – Київ: Фітосоціоцентр, 2001. – 144 с.

Основи популяційної екології / <https://subject.com.ua/ecology/population/index.html>

Соломаха В.А., Костильов О.В., Шеляг-Сосонко Ю.Р. Синантропна рослинність України. — К.: Наукова думка, 1992. — 250 с.

[file:///C:/Users/User/Downloads/fiz\\_geo\\_2013\\_2\\_9.pdf](file:///C:/Users/User/Downloads/fiz_geo_2013_2_9.pdf)

Спірін О. І. Метод клімадіаграм за Госсеном – Вальтером. Практичний порадник// Харків : ХНАМГ, 2012. – 38 с. (<https://eprints.kname.edu.ua/25895/1/2010pdf>)

Ситник К. М., Брайон А. В., Гордецький А. В. Біосфера. Екологія. Охорона природи. — К., 1987.

Фельбаба-Клушина Л. М. Рослинний покрив боліт і водойм верхів'я басейну р. Тиса (Українські Карпати) та флювіальна концепція його охорони //Ужгород: Поліграфцентр «Ліра»/ - 2010. - 192 с.

Ambros Z (1986) Bioindikace abiotického prostředí lesních ekosystémů.



Část II. Přehled indikačních hodnot taxonů [Bioindication of an abiotic environment of forest ecosystems. Part II. Review of indicative values for taxa]. *Acta Universitatis Agriculturae (Brno), Series C (Facultas Silviculturae)* 55: 33–56.

Berg C, Welk E, Jäger EJ (2017) Revising Ellenberg's indicator values for continentality based on global vascular plant species distribution // *Applied Vegetation Science* 20: 482–493. <https://doi.org/10.1111/avsc.12306>

Bită-Nicolae C, Sanda V (2011) *Cormophlora of Romania. Spontaneous and cultivated cormophytes in Romania*. Lambert Academic Publishing, Chisinau, MD, 404 pp.

Biurrun I, Willner W (2020) First report of the European Vegetation Classification Committee (EVCC). *Vegetation Classification and Survey* 1: 145–147. <https://doi.org/10.3897/VCS/2020/60352>

Böhling N, Greuter W, Raus T (2002) Zeigerwerte der Gefäßpflanzen der Südägäis (Griechenland). *Braun-Blanquetia* 32: 1–108.

Bonari G, Fernández-González F, Çoban S, Monteiro-Henriques T, Bergmeier E, Didukh YP, Xystrakis F, Angiolini C, Chytrý K, ... Chytrý M (2021) Classification of the Mediterranean lowland to submontane pine forest vegetation. *Applied Vegetation Science* 24: e12544. <https://doi.org/10.1111/avsc.12544>

Boonman CCF, Robroek B, Santini L, Hoeks S, Kelderman S, Dengler J, Bergamini A, Biurrun I, Carranza ML, ... Huijbregts MAJ (2021)

Plant functional and taxonomic diversity in European grasslands along climatic gradients. *Journal of Vegetation Science* 32: e13027. <https://doi.org/10.1111/jvs.13027>

Borhidi A (1995) Social behaviour types, the naturalness and relative ecological values of the higher plants in the Hungarian flora. *Acta Botanica Hungarica* 39: 97–181.

Braun-Blanquet 1. *Pflanzen sociologie Grundsuge der vegetations Kunde*. - Berlin, 1951.

Breckle SW (2002) *Walter's Vegetation of the Earth. The ecological systems of the geo-biosphere*. 4th ed. Springer, Berlin, DE, 527 pp.

Bruelheide H, Dengler J, Purschke O, Lenoir J, Jiménez-Alfaro B, Hennekens SM, Botta-Dukát Z, Chytrý M, Field R, ... Jandt U (2018)

Global trait–environment relationships of plant communities. *Nature Ecology and Evolution* 2: 1906–1917. <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0699-8>

Bruelheide H, Dengler J, Jiménez-Alfaro B, Purschke O, Hennekens SM,

Chytrý M, Pillar VD, Jansen F, Kattge J, ... Zverev A (2019) s Plot – a new tool for global vegetation analyses. *Journal of Vegetation Science* 30: 161–186. <https://doi.org/10.1111/jvs.12710>

Bruehlheide H, Tichý L, Chytrý M, Jansen F (2021) Implementing the formal language of the vegetation classification expert systems (Esv) in the statistical computing environment R. *Applied Vegetation Science* 24: e12562. <https://doi.org/10.1111/avsc.12562>

Cajander AK (1926) The theory of forest types. *Acta Forestalia Fennica* 29: 1–108. <https://doi.org/10.14214/aff.7193>

Chamberlain S, Barve V, Mcglinn D, Oldoni D, Desmet P, Geffert L, Ram K (2023) *rgbif*: Interface to the Global Biodiversity Information Facility API. R package version 3.7.2. <https://CRAN.R-project.org/package=rgbif>

Chytrý M, Hennekens SM, Jiménez-Alfaro B, Knollová I, Dengler J, Jansen F, Landucci F, Schaminée JHJ, Ačić S, ... Yamalov S (2016) European Vegetation Archive (EVA): an integrated database of European vegetation plots. *Applied Vegetation Science* 19: 173–180. <https://doi.org/10.1111/avsc.12191>

Chytrý M, Tichý L, Dřevojan P, Sádlo J, Zelený D (2018) Ellenberg-type indicator values for the Czech flora. *Preslia* 90: 83–103. <https://doi.org/10.23855/preslia.2018.083>

Chytrý M, Tichý L, Hennekens SM, Knollová I, Janssen JAM, Rodwell JS, Peterka T, Marcenò C, Landucci F, ... Schaminée JHJ (2020) EUNIS Habitat Classification: expert system, characteristic species combinations and distribution maps of European habitats. *Applied Vegetation Science* 23: 648–675. <https://doi.org/10.1111/avsc.12519>

Cislaghi C, Nimis PL (1997) Lichens, air pollution and lung cancer. *Nature* 387: 463–464. <https://doi.org/10.1038/387463a0>

Cornwell WK, Grubb PJ (2003) Regional and local patterns in plant species richness with respect to resource availability. *Oikos* 100: 417–428. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.11697.x>

Dembicz I, Dengler J, Steinbauer MJ, Matthews TJ, Bartha S, Burrascano

S, Chiarucci A, Filibeck G, Gillet F, ... Biurrun I (2021) Fine-grain beta diversity of Palearctic grassland vegetation. *Journal of Vegetation Science* 32: e13045. <https://doi.org/10.1111/jvs.13045>

Dengler J, Jansen F, Glöckler F, Peet RK, De Cáceres M, Chytrý M, Ewald

J, Oldeland J, Lopez-Gonzalez G, ... Spencer N (2011) The Global Index of Vegetation-Plot Databases (GIVD): a new resource for vegetation science. *Journal*

of *Vegetation Science* 22: 582–597. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2011.01265.x>

Dengler J, Berendsohn WG, Bergmeier E, Chytrý M, Danihelka J, Jansen F, Kusber WH, Landucci F, Müller A, ... von Raab-Straube E (2012). The need for and the requirements of EuroSL, an electronic taxonomic reference list of all European plants. *Biodiversity & Ecology* 4:15–24. <https://doi.org/10.7809/b-e.00056>

Dengler J, Wagner V, Dembicz I, García-Mijangos I, Naqinezhad A, Boch S, Chiarucci A, Conradi T, Filibeck G, ... Biurrun I (2018). GrassPlot – a database of multi-scale plant diversity in Palaeartic grasslands. *Phytocoenologia* 48: 331–347. <https://doi.org/10.1127/phyto/2018/0267>

Didukh YP (2011) The ecological scales of the species of the Ukrainian flora and their use in synphytoindication. Phytosociolcentre, Kiyv, UA, 175 pp.

Didukh YP (2012) Fundamentals of bioindication. Naukova Dumka, Kyiv, UA, 344 pp.

Diekmann M (1995) Use and improvement of Ellenberg's indicator values in deciduous forests in the Boreo-nemoral zone in Sweden. *Ecography* 18: 178–189. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1995.tb00339.x>

Diekmann M (2003) Species indicator values as an important tool in applied plant ecology – a review. *Basic and Applied Ecology* 4: 493–506. <https://doi.org/10.1078/1439-1791-00185>

Diekmann M, Lawesson JE (1999) Shifts in ecological behaviour of herbaceous forest species along a transect from northern Central to North Europe. *Folia Geobotanica* 34: 127–141. <https://doi.org/10.1007/BF02803080>

Diekmann M, Andres C, Becker T, Bennie J, Blüml V, Bullock JM, Culmsee H, Fanigliulo M, Hahn A, Wesche K (2019) Patterns of long-term vegetation change vary between different types of semi-natural grasslands in Western and Central Europe. *Journal of Vegetation Science* 30: 187–202. <https://doi.org/10.1111/jvs.12727>

Dierßen K (2001) Distribution, ecological amplitude and phytosociological characterization of European bryophytes. *Bryophytorum Bibliotheca* 56: 1–289.

Dingová Košuthová A, Šibík J (2013) Ecological indicator values and life history traits of terricolous lichens of the Western Carpathians. *Ecological Indicators* 34: 246–259. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2013.05.013>

Domina G, Galasso G, Bartolucci F, Guarino R (2018) Ellenberg Indicator Values for the vascular flora alien to Italy. *Flora Mediterranea* 28: 53–61. <https://doi.org/10.7320/FIMedit28.053.1>

- Drude J. Okologie der Pflanzen. — Braun-Schweig, 1913.
- Ehrendorfer F [Ed.] (1973) Liste der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. 2nd ed. Fischer, Stuttgart, DE, 318 pp.
- Ellenberg H (1950a) Kausale Pflanzensoziologie auf physiologischer Grundlage. *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft* 63: 25–31.
- Ellenberg H (1950b) Landwirtschaftliche Pflanzensoziologie. I. Unkrautgemeinschaften als Zeiger für Klima und Boden. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart, DE, 141 pp.
- Ellenberg H (1952) Landwirtschaftliche Pflanzensoziologie. II. Wiesen und Weiden und ihre standörtliche Bewertung. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart, DE, 143 pp.
- Ellenberg H (1974) Zeigerwerte mitteleuropäischer Gefäßpflanzen. *Scripta Geobotanica* 9: 1–97.
- Ellenberg H, Weber HE, Düll R, Wirth V, Werner W, Paulißen D (1991). Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta Geobotanica* 18: 1–248.
- Englisch T, Karrer G (2001) Zeigerwertssysteme in der Vegetationsanalyse – Anwendbarkeit, Nutzen und Probleme in Österreich. *Berichte der Reinhold-Tüxen-Gesellschaft* 13: 83–102.
- Euro+Med (2022) Euro+Med PlantBase – the information resource for Euro-Mediterranean plant diversity. <http://www.euoplusmed.org>. [Accessed on 21 March 2022].
- Ewald J (2003) The sensitivity of Ellenberg indicator values to the completeness of vegetation relevés. *Basic and Applied Ecology* 4: 507–513. <https://doi.org/10.1078/1439-1791-00155>
- Felbaba-Klushyna L. Genus *Colchicum* L. (*Melanthiaceae* Batsch.) within the Eastern Carpathians (Ukraine): heography, morphology, biology, population structure. - Uzhgorod: Lira. 2001. – 136 p.
- Felbaba-Klushyna L. (2017). Flora and vegetation of wetlands and water pools of the upper part of the Tysa river basin (Ukrainian Carpathians) and fluvial concept of their protection/ - 03.00.05 – Botany. Author’s abstract of D.Sc. dissertation (Doctor of Biology). – Uzhhorod: Poligrafcenter Lira. -44 p.

- Fick SE, Hijmans RJ (2017) WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 37: 4302–4315. <https://doi.org/10.1002/joc.5086>
- Finderup Nielsen T, Sand-Jensen K, Bruun HH (2021) Drier, darker and more fertile: 140 years of plant habitat change driven by land-use intensification. *Journal of Vegetation Science* 32: e13066. <https://doi.org/10.1111/jvs.13066>
- Frahm JP (2001) *Biologie der Moose*. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, DE, 357 pp.
- Frank D, Klotz S (1990) *Biologisch-ökologische Daten zur Flora der DDR*. 2nd ed. Martin-Luther University Halle-Wittenberg, Halle (Saale), DE, 167 pp.
- Fraser LH, Pither J, Jentsch A, Sternberg M, Zobel M, Askarizadeh D, Bartha S, Beierkuhnlein C, Bennett JA, ... Zupo T (2015) Worldwide evidence of a unimodal relationship between productivity and plant species richness. *Science* 349: 302–305. <https://doi.org/10.1126/science.aab3916>
- GBIF (2022) Global Biodiversity Information Facility – Free and open access to biodiversity data. <https://www.gbif.org/> [accessed between 1 May and 11 November 2022]
- Godefroid S, Dana ED (2007) Can Ellenberg's indicator values for Mediterranean plants be used outside their region of definition? *Journal of Biogeography* 34: 62–68. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01582.x>
- Goedecke F, Marcenò C, Guarino R, Jahn R, Bergmeier E (2019) Reciprocal extrapolation of species distribution models between two islands – specialists perform better than generalists and geological data reduces prediction accuracy. *Ecological Indicators* 108: [Article] 105652. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.105652>
- Guarino R, Domina G, Pignatti S (2012) Ellenberg's indicator values for the flora of Italy – first update: Pteridophyta, Gymnospermae, and Monocotyledonae. *Flora Mediterranea* 22: 197–209. <https://doi.org/10.7320/FIMedit22.197>
- Haesen S, Lembrechts JJ, De Frenne P, Lenoir J, Aalto Js, Ashcroft MB, Kopecký M, Luoto M, Maclean I, ... Van Meerbeek K (2021) ForestTemp – Sub-canopy microclimate temperatures of European forests. *Global Change Biology* 27: 6307–6319. <https://doi.org/10.1111/gcb.15892>
- Hájek M, Dítě D, Horsáková V, Mikulášková E, Peterka T, Navrátilová J, Jiménez-Alfaro B, Tichý L, Horsák M (2020) Towards the pan-European bioindication system: Assessing and testing updated hydrological indicator values for vascular

plants and bryophytes in mires. *Ecological Indicators* 116: [Article] 106527. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.106527>

Hallman C, Olsson O, Tyler T (2022) Changes in south-Swedish vegetation composition over the last 200 years as described by species-specific indicator and trait values and documented by museum and literature records. *Ecological Indicators* 134: [Article] 108486. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2021.108486>

Hermý M, Honnay O, Firbank L, Grashof-Bokdam C, Lawesson JE (1999) An ecological comparison between ancient and other forest plant species of Europe, and the implications for forest conservation. *Biological conservation* 91: 9–22. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(99\)00045-2](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(99)00045-2)

Jalas J, Suominen J [Eds] (1972) *Atlas Florae Europaeae – Distribution of vascular plants in Europe 1: Pteridophyta (Psilotaceae to Azollaceae)*. Committee for Mapping the Flora of Europe & Societas Biologica Fennica Vanamo, Helsinki, FI, 121 pp.

Julve P (2022) baseflor. Index botanique, écologique et chorologique de la flore de France. Version 13.05.22. Programme Catminat. [https://www.tela-botanica.org/projets/phytosociologie/porte-documents/\[accessed 18 July 2022\]](https://www.tela-botanica.org/projets/phytosociologie/porte-documents/[accessed 18 July 2022])

Zimmermann NE, Linder P, Kessler M (2017) Climatologies at high resolution for the Earth land surface areas. *Scientific Data* 4: [Article] 170122. <https://doi.org/10.1038/sdata.2017.122>

Karger DN, Conrad O, Böhrner J, Kawohl T, Kreft H, Soria-Auza, Zimmermann NE, Linder HP, Kessler M (2021) Climatologies at high resolution for the earth's land surface areas. *EnviDat*. <https://doi.org/10.16904/envidat.228>

Landolt E (1977) *Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora*. Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der Eidgenössischen Technischen Hochschule, Stiftung Rübel, in Zürich 64: 1–208.

Landolt E, Bäumler B, Erhardt A, Hegg O, Klötzli F, Lämmli W, Nobis M, Rudmann-Maurer K, Schweingruber FH, ... Wohlgenuth T (2010) *Flora indicativa – Ökologische Zeigerwerte und biologische Kennzeichen zur Flora der Schweiz und der Alpen*. 2nd ed. Haupt, Bern, CH, 378 pp.

Marcenò C, Guarino R (2015) A test on Ellenberg indicator values in the Mediterranean evergreen woods (*Quercetea ilicis*). *Rendiconti Lincei* 26: 345–356. <https://doi.org/10.1007/s12210-015-0448-8>

Marcenò C, Guarino R, Loidi J, Herrera M, Isermann M, Knollová I, Tichý L, Tzonev RT, Acosta ATR, ... Chytrý M (2018) Classification of European and Mediterranean coastal dune vegetation. *Applied Vegetation Science* 21: 533–559. <https://doi.org/10.1111/avsc.12379>

Marcenò C, Guarino R, Mucina L, Biurrun I, Deil U, Shaltout K, Finckh M, Font J, Loidi J (2019) A formal classification of the *Lygeum spartum* vegetation of the Mediterranean Region. *Applied Vegetation Science* 22: 593–608. <https://doi.org/10.1111/avsc.12456>

Meusel H. *Vergleichende Chorologie der mittl Europaeischen Pflanzen*. -Berlin, 1980.

Midolo G, Herben T, Axmanová I, Marcenò C, Pätsch R, Bruelheide H, Karger DN, Acic S, Bergamini A, ... Chytrý M (2023) Disturbance indicator values for European plants. *Global Ecology and Biogeography* 32: 24–34. <https://doi.org/10.1111/geb.13603>

Mucina L, Bültmann H, Dierßen K, Theurillat JP, Raus T, Čarni A, Šumberová K, Willner W, Dengler J, ... Tichý L (2016) Vegetation of Europe: Hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities. *Applied Vegetation Science* 19, Supplement 1: 3–264. <https://doi.org/10.1111/avsc.12257>

Pincebourde S, Salle A (2020) On the importance of getting fine-scale temperature records near any surface. *Global Change Biology* 26: 6025–6027. <https://doi.org/10.1111/gcb.15210>

Pignatti S, Bianco PM, Fanelli G, Guarino R, Petersen L, Tescarollo P (2001) Reliability and effectiveness of Ellenberg's indices in checking flora and vegetation changes induced by climatic variations. In: Walther JR, Burga CA, Edwards PJ (Eds) *Fingerprints of climate changes: adapted behaviour and shifting species ranges*". Kluwer Academic, New York, US, 281–304. [https://doi.org/10.1007/978-1-4419-8692-4\\_17](https://doi.org/10.1007/978-1-4419-8692-4_17)

Pignatti S, Guarino R, La Rosa M (2017–2019) *Flora d'Italia*. 2nd ed. Edagricole, Edizioni agricole di NewBusinessMedia, Bologna, IT, 4 vols.

Šilc U, Lososová Z, Vrbničanin S (2014) Weeds shift from generalist to specialist: narrowing of ecological niches along north-south gradient. *Preslia* 86: 35–46.

Simmel J, Ahrens M, Poschlod P (2021) Ellenberg N values of bryophyte in Central Europe. *Journal of Vegetation Science* 32: e12957. <https://doi.org/10.1111/jvs.12957>

Tichý L, Axmanová I, Dengler J, Guarino R, Jansen F, Midolo G, Nobis MP, Van Meerbeek K, Attorre F, ... Chytrý M (2023) Ellenberg-type indicator values for European vascular plant species. *Journal of Vegetation Science* 34: e13168. <https://doi.org/10.1111/jvs.13168>

Tutin TG, Heywood VH, Burges NA, Moore DM, Valentine DH, Walters SM, Webb DA [Eds] (1964–1980) *Flora Europaea*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 5 vols.

Tyler T, Herbertsson L, Olsson PA, Fröberg L, Olsson KA, Svensson Å, Olsson O (2018) Climate warming and land-use changes drive broad-scale floristic changes in Southern Sweden. *Global Change Biology* 24: 2607–2621. <https://doi.org/10.1111/gcb.14031>

Tyler T, Herbertsson L, Olofsson J, Olsson PA (2021) Ecological indicator and trait values for Swedish vascular plants. *Ecological Indicators* 120: [Article] 106923. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.106923>

Van Calster H, Baeten L, De Schrijver A, De Keersmaecker L, Rogister JE, Verheyen K, Hermy M (2007) Management driven changes (1967–2005) in soil acidity and the understorey plant community following conversion of a coppice-with-standards forest. *Forest Ecology and Management* 241: 258–271. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.01.007>.