

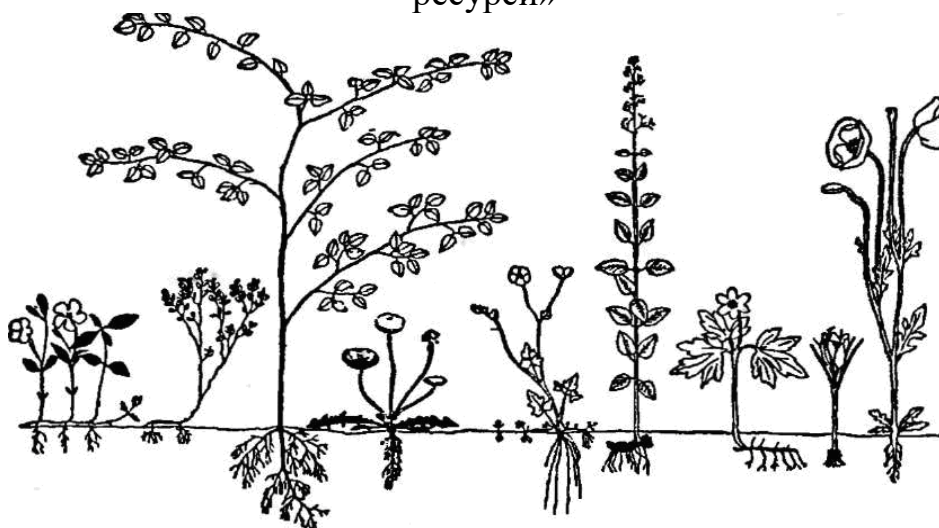
Міністерство освіти і науки України  
Запорізький національний університет

І. В. Приступа



## ЛІСОВА ФІТОЦЕНОЛОГІЯ

Навчально-методичний посібник  
для здобувачів ступеня вищої освіти бакалавра  
спеціальності 205 «Лісове господарство»  
освітньо-професійної програми «Мисливське господарство та рослинні  
ресурси»



Затверджено  
вченою радою ЗНУ  
Протокол № 6  
від 21.12.2021

Запоріжжя  
2021

УДК: 630\*18(477)(075.8)

П 771

Приступа І. В. Лісова фітоценологія : навчально-методичний посібник для здобувачів ступеня вищої освіти бакалавра спеціальності «Лісове господарство» освітньо-професійної програми «Мисливське господарство та рослинні ресурси». Запоріжжя : ЗНУ, 2021. 127 с.

У навчально-методичному посібнику розглядаються основні та деякі прикладні питання фітоценології. Велика увага приділяється вивченню закономірностей розвитку рослинного покриву, зокрема лісових співтовариств, його структурної організації, ценотичних властивостей та якостей угруповань і екосистем, прогнозування їх еволюції та використання з метою створення нових господарсько-цінних неocenozів. Особливість посібника полягає у відображенні флористичних і екологоценотичних властивостей природної рослинності Запорізького регіону та України загалом. Кожен розділ закінчується питаннями і завданнями для самоконтролю. В посібнику подано лабораторні роботи. Наприкінці запропоновано список рекомендованої літератури та додатковий матеріал до самостійного вивчення фітоценозів.

Призначений для здобувачів ступеня вищої освіти бакалавра спеціальності «Лісове господарство» освітньо-професійної програми «Мисливське господарство та рослинні ресурси» денної та заочної форм здобуття освіти.

Рецензент

*І.О. Полякова*, доктор сільськогосподарських наук, старший науковий співробітник

Відповідальний за випуск

*В.О. Лях*, доктор біологічних наук, професор, завідувач кафедри генетики та рослинних ресурсів

**ЗМІСТ**

<b>Вступ</b> .....	4
Тема 1. Фітоценологія як наука. Проблеми, методи, завдання.....	6
Тема 2. Флористичне районування Землі. Основи ареалогії.....	14
Тема 3. Фітоценоз, його будова та властивості.....	28
Тема 4. Структурна організація фітоценозу. Сезонні зміни фітоценозів....	47
Тема 5. Класифікація та ординація рослинності.....	58
Тема 6. Основи індикаційної фітоценології.....	69
Тема 7. Созологічні аспекти фітоценології.....	88
<b>Лабораторний практикум</b> .....	101
Лабораторна робота 1-2.....	101
Лабораторна робота 3-4.....	105
Лабораторна робота 5.....	108
Лабораторна робота 6.....	109
Лабораторна робота 7.....	110
Лабораторна робота 8.....	111
Лабораторна робота 9.....	112
Лабораторна робота 10.....	114
<b>ВИКОРИСТАНА ЛІТЕРАТУРА</b> .....	116
<b>РЕКОМЕНДОВАНА ЛІТЕРАТУРА</b> .....	117
<b>ДОДАТКИ</b> .....	119

## ВСТУП

Курс «Лісова фітоценологія» належить до циклу дисциплін професійної підготовки студентів за освітньо-професійною програмою «Мисливське господарство та рослинні ресурси». Він спрямований на ознайомлення здобувачів освіти з основними закономірностями розвитку рослинних угруповань, аналіз розвитку рослин залежно від впливу екологічних факторів, засвоєння основ раціонального використання рослинності.

Рослини відіграють особливу роль у житті нашої планети, без них неможливе існування тварин і людини. Так, тільки зелені рослини, які містять хлорофіл, здатні акумулювати енергію сонця, створюючи органічні речовини з неорганічних, при цьому рослини витягають із атмосфери  $\text{CO}_2$  і виділяють  $\text{O}_2$ , підтримують її постійний склад. Будучи первинними продуцентами органічних сполук, рослини є визначальною ланкою в складних ланцюгах харчування більшості гетеротрофів, що населяють Землю. При особистій участі рослин формується ґрунт, торф; скупчення викопних рослин утворили буре й кам'яне вугілля.

Завдяки фотосинтезу й безперервно діючим кругообігам біогенних елементів створюється стійкість всієї біосфери, що забезпечує її нормальне функціонування. Глибокі порушення рослинності неминуче спричиняють необоротні зміни біосфери й окремих її частин і можуть виявитися згубними для людини як біологічного виду.

Виростаючи в неоднакових умовах, рослини утворюють різні рослинні співтовариства (фітоценози), обумовлюють розмаїтість ландшафтів і екологічних умов для інших організмів. Характер співтовариств надзвичайно різноманітний.

На території України проходять істотні зміни в рослинному покриві, зменшується площа природної рослинності. Тому пізнання природних закономірностей розвитку рослинного покриву і можливостей його збереження та раціонального використання дуже важливо.

Метою вивчення навчальної дисципліни «Лісова фітоценологія» є засвоєння і пізнання основних закономірностей розвитку рослинного покриву, його структурної організації, ценотичних властивостей та якостей угруповань і екосистем, їх прогнозування та використання з метою створення нових господарсько-цінних неоценозів.

У результаті вивчення навчальної дисципліни здобувач освіти повинен *знати*: предмет і завдання фітоценології; поняття про фітоценоз та його властивості; структурну організацію фітоценозу; кількісні відношення між видами у лісовому фітоценозі; організацію фітоценозів: склад та ценотичні популяції; екологію та динаміку ценопопуляції; основні екологічні фактори та їх вплив на рослини; ординацію рослинності; сезонні зміни та флуктуації рослинності у фітоценозах; класифікацію рослинності за методом Браун-Бланке. *Вміти*: робити аналіз ценопопуляційної структури фітоценозу; виявляти особливості взаємозв'язку рослин з умовами середовища; визначати особливості географічного поширення рослин під впливом різних природних та

антропогенних чинників; визначати особливості динаміки та класифікації рослинних угруповань; виявляти вплив рослинних угруповань на ґрунти і клімат; застосовувати основні методи фітоценологічних досліджень; проводити оцінку та визначати заходи збереження біорізноманіття рідкісних і зникаючих фітоценозів.

Навчально-методичний посібник складений відповідно до робочої програми. У ньому подано теоретичні положення, основні поняття, актуальні проблеми, матеріал до виконання лабораторних робіт із курсу «Лісова фітоценологія». Опрацювання програмного матеріалу за посібником дозволить ознайомитися з основними закономірностями розвитку рослинних угруповань, навчитися аналізувати розвиток рослин залежно від впливу екологічних факторів, а також раціонально використовувати рослинність.

## **Тема 1. Фітоценологія як наука. Проблеми, методи, завдання**

### *План*

*1.1 Історія становлення фітоценології як науки. Основні напрямки досліджень.*

*1.2 Розвиток фітоценології на Україні.*

*1.3 Проблеми, методи, завдання сучасної фітоценології.*

### **1.1 Історія становлення фітоценології як науки. Основні напрямки досліджень**

Термін «фітоценологія» був запропонований у 1918 р. австрійським ботаніком Х. Гамсом. Але раніше виник й сформувався термін «геоботаніка», який був запропонований в 1866 р. одночасно російським ботаніком і ґрунтознавцем Ф. І. Рупрехтом (1814-1870) та австрійським ботаніком А. Г. Грізебахом (1814-1879). Свою найбільш відому книгу Рупрехт назвав «Геоботанічні дослідження про чорнозем» (1866). Поняття фітоценологія вужче за своїм змістом від поняття геоботаніка. Тому їх не слід ототожнювати.

Ще в 1888 р. російський ботанік С. І. Коржинський вже зовсім чітко говорив про рослинну формацію як про рослинне співтовариство, або фітоценоз. Він писав: «Як результат багатовікової боротьби за існування в кожній країні формуються з видів, найбільш життєвих і пристосованих до даних кліматичних і топографічних умов, особливі комбінації форм, що утворюють так звані рослинні формації. Ці формації є стійкі форми спільного існування рослин... Формації представляють відомі асоціації видів рослинного царства».

Значний внесок у становлення фітоценології як науки внесли й австрійські вчені. Так, Фест Лоренц написав працю про високогірні (передальпійські) болота Зальцбурга (1858). Антон Кернер – монографію «Життя рослин дунайських країн» (1863), у якій підрозділив рослинність на формації й дав їм докладний опис.

Відразу ж був установлений об'єкт цієї науки й нерозривні зв'язки із ґрунтознавством. Ці зв'язки не формальні, а органічно обумовлені, тому що ґрунт і фітоклімат – біогенні внутрішні частини фітоценозів.

Виникнення фітоценології пов'язане з бурхливим зростання капіталістичного виробництва. Найбільш інтенсивно сільськогосподарське виробництво розвивалося на півдні Росії. Саме тут назріла необхідність дослідження ґрунтів і вивчення степової рослинності, виникли завдання степового лісорозведення. Разом з тим, різко зросла експлуатація лісів, що привело до необхідності досліджувати процеси їхнього відновлення й зміни, які відбуваються, лісові породи.

Нагромадилася велика кількість фактів, що стосуються «соціальних» взаємин у рослинному покриві (особливо конкуренції за живильні речовини, світло), і твердо встановилося поняття про рослинне співтовариство («формації»).

Велику роль у становленні науки зіграли ідеї й проведені на півдні Росії

дослідження професора Херсонського політехнічного інституту Ю. К. Пачоського. Вже в 1891 р. він невдало називає нову науку флорологією: «...флорологія має винятково їй властивий об'єкт для своїх досліджень, вона повинна вивчати умови існування, розвитку й поширення рослинних формацій не по відношенню одного лише ґрунту, як геоботаніка, але відносно й всіх інших факторів; при цьому необхідно звертати увагу на боротьбу за існування як результат конкуренції рослинних форм і формацій. Отже, флорологія представляє щось аналогічне соціології». З 1896 р. Пачоський став називати геоботаніку фітосоціологією. На заході ця назва широко вживається дотепер. До цього періоду відносяться також роботи С. І. Коржинського, П. М. Крилова, А. М. Краснова, Д. І. Литвинова, Г. І. Танфільєва, Г. Ф. Морозова, перші роботи В. М. Сукачова, Б. О. Келлера та ін.

Проблема лісу й степу є однієї з ведучих. Вона викликала жваві дискусії. Так, Г. І. Танфільєв у роботі «Межі лісів на півдні Росії» (1894) відзначав насування лісу на степ. Карбонатність степових ґрунтів, на думку Танфільєва, є основною причиною безлісся наших степів. Цим питанням займалися також С. І. Коржинський, Ю. К. Пачоський та ін.

Величезне значення мали роботи В. В. Докучаєва. У статті «До вчення про зони природи» (1899) він розглядав зональність як наслідок сукупної дії основних природних факторів (ґрунту, клімату, рослинних і тваринних організмів, віку країни, рельєфу місцевості) у їх закономірній просторовій зміні. Він виділяв 5 зон: тундрову, тайгову, чорноземну, аеральну й червоноземну. Пізніше, учень і послідовник Докучаєва, М. М. Сибірцев виділив ще чорноземно-лісову зону, названу тепер лісостеповою; аеральна зона тепер розділена на напівпустельну й пустельну. На основі докучаєвського подання про взаємодію всіх природних факторів стало розвиватися вчення про ландшафт як сукупність фізико-географічних процесів.

З 1908 по 1917 рр. на величезних територіях Далекого Сходу, Сибіру, Казахстану й Середньої Азії проводилися великі ґрунтово-ботанічні експедиції Переселенського управління Головного управління землевпорядження й землеробства. Ці роботи відрізнялися значною погодженістю досліджень ґрунтознавців і ботаніків.

Після декількох виступів, зокрема Л. Г. Раменського (1924) і В. М. Сукачова (1931), ряд положень фітосоціології був переглянутий, а назва «фітосоціологія» у нас і в ряді інших країн було замінено «фітоценологією» (пропозиція Н. Gams, 1918). В 1935 р. В. В. Альохін вже визначає фітоценологію як «частину ботаніки, що вивчає рослинні сполучення (фітоценози) із всіх можливих точок зору (будови, розвитку, зв'язку із середовищем, розподілу по земній поверхні тощо)».

Проте, найтісніший зв'язок рослинного покриву із ґрунтом ще часто ігнорувався або забувався. У зв'язку із цим, трохи послаблялося й практичне переломлення результатів геоботанічних досліджень, що відчувалося досить довго.

За основу сучасної фітоценології взяли вчення про фітоценоз. Ототожнення геоботаніки й фітоценології стало в нас майже

загальноприйнятим (О. П. Шенников, В. В. Альохін, Б. О. Биков, П. Д. Ярошенко, М. В. Марков, О. О. Уранов та ін.). Однак, В. М. Сукачов завжди вважав, що ці дві назви науки синонімами не є, що фітоценологія – наука про фітоценози, а геоботаніка – сукупність фітоценології, екології й географії рослин. Фітоценологія ставить перед собою більш вузькі цілі й завдання, ніж геоботаніка. Тому їх не можна ототожнювати. Цієї думки дотримуються І. М. Григора, Б. Е. Якубенко, М. Д. Мельничук.

Фітоценологія тісно пов'язана з рядом наук про Землю – з фізичною географією, метеорологією, гідрологією, кліматологією, ґрунтознавством, оскільки фітоценози у своєму складі й будові істотно залежать від зовнішнього середовища й самі роблять на нього глибокий вплив. Ще більш тісний зв'язок фітоценології із циклом ботанічних дисциплін, особливо з морфологією, систематикою, екологією, фізіологією й географією рослин. Питання історії рослинного покриву зближають фітоценологію з історичною геологією, історичною географією, філогенією рослин і з палеоботанікою. Фітоценологія тісно зв'язана також з рядом агрономічних дисциплін, зокрема з луківництвом, лісівництвом та ін. Ряд прикладних напрямків ботаніки (лісознавство, лукознавство, степізнавство, болотознавство, тундрознавство) по суті є розділами фітоценології.

Фітоценологію часто ототожнюють із геоботанікою, іноді розглядають як розділ геоботаніки. Саме фітоценологію вважають наукою ХХ-ХХІ ст. Спочатку фітоценологію розглядали як розділ ботаніки і визнали як самостійну науку тільки в першому десятилітті ХХ ст. Однак, вона швидко розвивалася й була широко затребувана як для практичних цілей (картування рослинності, виявлення рослинних ресурсів, підвищення продуктивності фітоценозів, розробки природоохоронних заходів тощо), так і для рішення теоретичних проблем (класифікації рослинності, визначення стійкості фітоценозів, їх циклічних і спрямованих змін, індикаційних можливостей тощо).

У другій половині ХХ ст. у фітоценології оформився популяційно-онтогенетичний напрямок, об'єктом вивчення якого стали ценотичні популяції, тобто сукупність особин одного виду в межах рослинного співтовариства. Цей напрямок виявився перспективним для виявлення механізмів стійкості й динаміки співтовариств, виділення контурів однорідної рослинності в безперервному рослинному покриві, прогнозування змін фітоценозів тощо. У розробці й розвитку цього напрямку велика роль проф. Т. О. Работнова (1903-2000 рр.) і проф. О. О. Уранова (1901-1974 рр.).

**Фітоценологія – наука про закономірності складу структури, динаміки та поширення рослинних угруповань або фітоценозів.** Фітоценологія – теоретична основа охорони, правильного використання і підвищення продуктивності природних і створених людиною фітоценозів (лісових, лугових та ін.).

У розвиток загальної і окремої – лісової фітоценології великий внесок зробили Г. Ф. Морозов, В. М. Сукачов, Л. Г. Раменський, шведський ботанік Ж. Браун-Бланке, фінський учений А. К. Каяндер та ін.

Найважливіші напрямки досліджень:



- радянський фітоценологічний напрямок (В. М. Сукачов, В. В. Альохін, Є. М. Лавренко, О. П. Шенніков);

- радянський біогеоценологічний напрямок (В. М. Сукачов, М. В. Диліс, Є. М. Лавренко, Т. О. Работнов, В. Г. Карпов). Переважна частина результатів досліджень із однаковим, якщо не більшим, правом може бути віднесена до біоценології й геоботаніки;

- радянський напрямок екологічної ординації (Л. Г. Раменський, Л. М. Соколов);

- радянський ландшафтно-фітоценогенетичний напрямок (В. Б. Сочава, С. О. Грібова, Т. І. Ісаченко), велика увага приділялася геоботанічній картографії й класифікації рослинності;

- радянський статистичний напрямок, розвивав математичні методи геоботанічних досліджень (В. І. Василевич, Т. Е. Фрей, Б. М. Міркін);

- скандинавський фітосоціологічний напрямок (R. Sernander, G. E. Durietz);

- західноєвропейський фітосоціологічний (флористико-екологічний) напрямок (J. Braun-Blanquet, R. Tuxen);

- англо-американський екологічний напрямок клімаксів-формацій (R. Smith, F. E. Clements, A. G. Tansley);

- американський і французький напрямок геоботанічної картографії (A. W. Kuchler, H. Gaussen);

- англійський напрямок кількісної геоботаніки-екології (P. Greig-Smith).

Напрямок Л. Г. Раменського характеризується перенесенням основної уваги при вивченні співтовариств на розподіл окремих видів із широким використанням масового обліку і його статистичної обробки.

В. М. Сукачов очолив напрямок, названий лєнінградською школою – у центрі уваги зміни рослинних співтовариств у часі.

Московська школа (засновник В. В. Альохін) вивчала сезонні зміни співтовариств (зміни аспектів).

Серед сучасних напрямків флорології можна виділити:

- вивчення лісової рослинності;

- синтаксономія антропогенної рослинності й рослинності окремих регіонів.

Геоботанічне картографування є одним з фундаментальних напрямків сучасної фітоценології. Сучасна геоботанічна карта – це складний добуток, що інтегрує всі властивості рослинності й відбиває її флористичний склад, фітоценотичний статус, динамічний стан, екологічні й географічні зв'язки. Карта є чудовим інструментом для дослідження структури рослинного покриву на різних рівнях його організації.

## 1.2 Розвиток фітоценології на Україні

Внесок українських вчених у розвиток фітоценології та вивчення рослинності України є досить суттєвим і потребує окремого огляду.

Одним з видатних українських геоботаніків був **Георгій Миколайович Висоцький**. Він вивчав діброви Європейської Росії й уперше запропонував їхню класифікацію, виділивши 4 області, а в кожній з них – по 3 ландшафтних райони й 11 типів дібров. Г. М. Висоцький досліджував лісорослинні умови південних областей, заклав основи ґрунтової гідрології посушливих районів. Уперше в геоботаніку ввів поняття «фітоценотип», виділивши такі категорії як «преваліди» і «інградієнти» у степових фітоценозах.

Видатним ученим, що вивчав рослинність України, був **Юзеф Кіндратійович Пачоський** – польський вчений, який тривалий час працював на Україні і вивчав її флору. Він – найкращий знавець південних українських степів, лісів Східної Європи та рослинності Польщі. Виділив фітоценотипи, компоненти та інгредієнти. Йому належить відкриття фітосоціологічного закону, або фітоценогенезу, під яким розуміється багатовіковий розвиток фітоценозів від простих давніх до сучасних складних.

На працях Г. М. Висоцького та Ю. К. Пачоського виховувалось наступне покоління: П. С. Погребняк, Є. В. Алексєєв, Є. М. Лавренко та інші. **Є. В. Алексєєв** у тип лісової ділянки закладав фітоценоз і ґрунт. Класифікація побудована у вигляді двомірної схеми з розподілом на градації зволоження й багатство місцеперебувань. Він уперше звернув увагу на особливості дібров на чорноземі. Їм був уведений показник механічного складу ґрунтів як основний критерій багатства ґрунтів.

**Петро Степанович Погребняк** розробляв практичні питання лісівництва, зокрема, запропонував способи заліснення нижньодніпровських пісків, визначив типи лісових культур для різних географічних умов. Є засновником української школи лісотипологів. Їм описані типи лісу та лісові асоціації Лівобережного й Правобережного Полісся. П. С. Погребняк типи лісу в класифікації виділяє як результат сполучення типу багатства (трофотоп) і типу вологості (гігротоп) місцеперебувань. Тип лісу в розумінні Є. В. Алексєєва, П. С. Погребняка, Д. В. Воробйова та ін. визначається як сукупність лісових і безлісних ділянок, подібних за ґрунтово-гідрологічними і кліматичними умовами. Основою класифікації служить едафічна сітка, побудована на координатах ґрунтового багатства й ґрунтової вологості.

**Євген Михайлович Лавренко** – талановитий український радянський геоботанік, який вивчав степову рослинність. Розробив її класифікацію й розділив степ на зони та провінції Європейсько-Азіатської області. Вперше ввів поняття про фітосферу як частину біосфери, яка заселена рослинними організмами. Чимало праць присвятив вивченню історії флори та рослинності.

У післявоєнні роки О. Л. Бельгард, Г. І. Білик, Д. Я. Афанасьєв, Є. М. Брадїс, Ю. Р. Шеляг-Сосонко, Я. П. Дїдух, Д. В. Дубина, С. М. Стоїко та ін. досліджували природну рослинність України й розробляли рекомендації з поліпшення й підвищення її продуктивності. **Данило Якович Афанасьєв** –

відомий український геоботанік. Все життя вивчав лучну рослинність. Він розробив еколого-фітоценотичну й типологічну класифікацію луків України. **Єлизавета Модестівна Брадє** – український геоботанік, болотознавець, фітогеограф. Нею описано понад 300 боліт, які були включені в «Торфовий фонд України». Розвивала думку про самостійність і єдиний тип болотної рослинності. Вперше розробила класифікацію болотної рослинності за еколого-ценотичним принципом, виділивши на першому етапі класи формацій за характером мінерального живлення, а на іншому – групи формацій та формації за життєвими формами головних едифікаторів, обґрунтувала виділення надґрунтових формацій. **Олександр Люціанович Бельгард** – знавець флори та рослинності Півдня України. Заснував новий розділ геоботаніки – лісорозведення, який базується на принципах біогеоценотичного підходу. Створив типологію природних лісів степової зони, що містить у собі тривалозаплавні, короткозаплавні, аренні, байрачні ліси, а також позазаплавні чагарникові ценози. Типологія відрізняється оригінальністю й ураховує умови виростання лісів в степовій зоні. **Степан Михайлович Стойко** вперше в Україні сформував та очолив відділ охорони природних екосистем, розробив сіть національних і регіональних природних парків України, розробив шкалу підвищення біологічної стійкості лісів. Праці **Якова Петровича Дідуха** присвячені розробці теоретичних питань флорогенезу і класифікації рослинності України, а також питанням фітоіндикації і прогнозу екологічної оцінки різних типів рослинності.

У 60-90-ті роки постало нове завдання – на фоні подальших досліджень різних екосистем природної рослинності розробити нові форми та методи її вивчення, відтворення й раціонального використання природних ресурсів. Ці завдання вирішують Ю. Р. Шеляг-Сосонко, К. А. Малиновський, М. А. Голубець, Я. П. Дідух та багато інших учених.

### 1.3 Проблеми, методи, завдання сучасної фітоценології

Завданнями геоботаніки на сучасному етапі є:

- 1) вивчення й документація на геоботанічних картах сучасного стану рослинного покриву і його потенційних можливостей з метою правильного використання;
- 2) створення штучних фітоценозів, а також зміна природних;
- 3) відновлення й збереження типових для кожної зони рослинних співтовариств.

Загальна фітоценологія підрозділяється на флористичну, історичну, ценологічну й екологічну. Завдання флористичної фітоценології (ареалогії) – вивчити флору, тобто скласти список видів, що зустрічаються в певній області, і детально досліджувати їхнє поширення. Для Середньої Європи ця робота, в основному, завершена. Історична фітоценологія розглядає сучасне поширення рослин як результат тривалого розвитку рослинності в минулому. Ценологічна фітоценологія вивчає рослинні співтовариства в цілому. Екологічна фітоценологія досліджує відносини між рослинами й середовищем, з'ясовує

причини розподілу рослин на земній кулі, а також сутність круговороту речовин і перетворення енергії в біосфері.

Фітоценологія широко використовує різноманітні методи наукових досліджень. Фітоценологічні методи можна класифікувати в такий спосіб:

- методи масової вибірки інформації, розраховані на одержання досить достовірних даних про чисельність, біомасу, продуктивність і інші параметри ценопопуляцій і фітоценозів;

- методи ординації, що служать для аналізу ценопопуляцій та груп фітоценозів і полягають у розподілі показників за градієнтами одного (ординація), двох або трьох (координація) визначальних або корелюючих факторів;

- картографічні методи застосовуються для дослідження розподілу ценопопуляцій і фітоценозів залежно від екологічних, геоморфологічних та географічних умов: методи профілів (у тому числі екологічні ряди) і планів. Значним стимулом подальшого розвитку фітоценології послужило впровадження аерометодів. Дешифрування аерофотоматеріалів, що відображають рослинний покрив, змусило приділяти найбільшу увагу не окремим видам рослин, а співтовариствам, їхнім комплексам і рядам;

- класифікаційні методи – систематизація фітоценозів, асоціацій та інших «синтаксонів» за принципом їхньої субординації для встановлення близькості й відмінностей відносно структури, екології, генетичних або інших особливостей;

- велика група методів, запозичених у суміжних наук – ґрунтознавства, метеорології, біології, екології, фізіології рослин та ін.;

- експериментальні методи з'ясування взаємин між організмами, між організмами й середовищем, для цього часто використовуються біоценологічні моделі;

- методи математичного аналізу фітоценологічних матеріалів і математичного моделювання.

Фітоценологічні методи можна класифікувати і за іншими принципами.

Наприклад:

- маршрутні – використовуються при широкомасштабних дослідженнях на великих територіях, проводяться у короткий термін;

- напівстаціонарні – проводяться протягом тривалого часу з детальним вивченням деяких питань, на постійних пробних майданчиках;

- стаціонарні – для одержання детальних і достовірних всебічних знань і даних про ценотичні взаємозв'язки й взаємозумовленості фітоценотипів, обмінні, енергетичні та інші функціональні особливості. Дослідження ведуться на постійних стаціонарних пробних майданчиках з використанням приладів і апаратури.

### **? Питання і завдання для самоконтролю**

1. Термін «геоботаніка» введений у науку:

А – Й. К. Пачоським у 1894 р.;

Б – А. М. Красновим у 1910 р.;

В – Л. Грізебахом у 1866 р.;

Г – Е. Рюбелем у 1922 р.

2. Фітоценологія як наука сформувалась:

А – на початку 19 ст.;

Б – в кінці 18 ст.;

В – в кінці 19 ст.;

Г – на початку 20 ст.

3. Надайте визначення. Фітоценологія – це наука .....

4. Які методи досліджень використовують у фітоценології? Охарактеризуйте їх.

5. Яка проблема була однією з головних у фітоценології 19 ст.?

6. Яке значення для розвитку фітоценології мали роботи В. В. Докучаєва?

7. Перерахуйте найважливіші напрямки фітоценологічних досліджень.

8. Оберіть правильне твердження. Завданням флористичної фітоценології є:

А – створення штучних фітоценозів;

Б – відновлення і збереження рослинних співтовариств;

В – складання списку видів, що зустрічаються на певній території, дослідження їхнього поширення.

9. Назвіть українських учених, які зробили значний внесок у розвиток фітоценології (3-4 прізвища).

## Тема 2. ФЛОРИСТИЧНЕ РАЙОНУВАННЯ ЗЕМЛІ. ОСНОВИ АРЕАЛОГІЇ

### План

- 2.1 Шляхи формування флор. Типи флор.
- 2.2 Принципи побудови флористичної системи.
- 2.3 Флористичний поділ суходолу.
  - 2.3.1 Голарктичне Царство.
  - 2.3.2 Палеотропічне Царство.
  - 2.3.3 Неотропічне Царство.
  - 2.3.4 Капське Царство.
  - 2.3.5 Австралійське Царство.
  - 2.3.6 Голантарктичне Царство.
- 2.4 Поняття ареалу.
- 2.5 Типи ареалів.
- 2.6 Межі та структура ареалу.

### 2.1 Шляхи формування флор. Типи флор

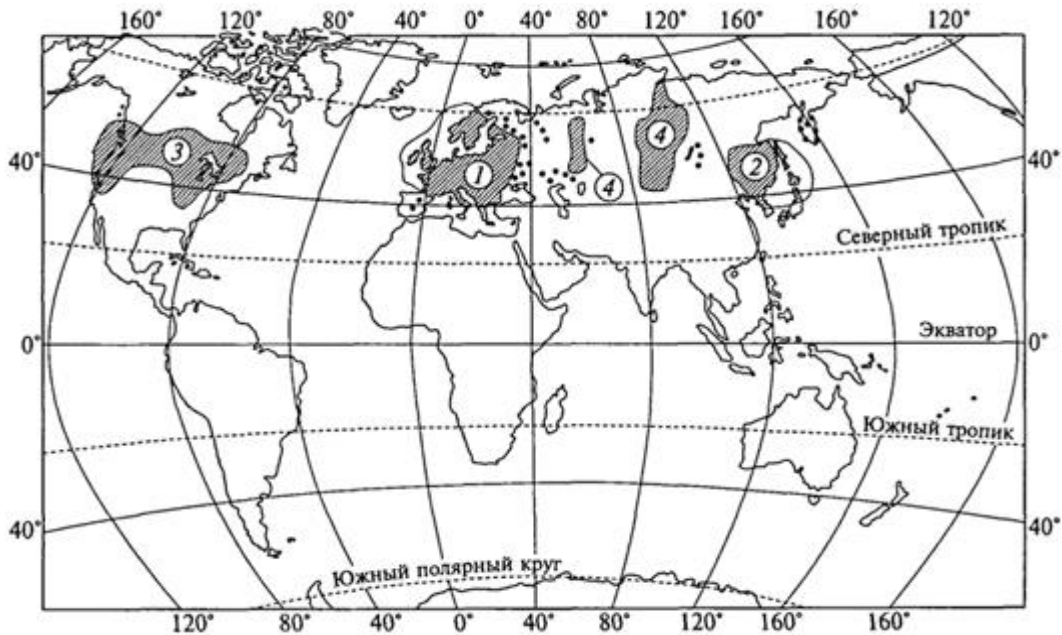
Кожна країна, кожна область суходолу має свою, характерну для неї флору. Ці відмінності, частково, пояснюються різноманітністю геологічних, орографічних, ґрунтових і, особливо, кліматичних умов. Однак флористичні відмінності пояснюються також географічною ізоляцією, міграцією й вимиранням (повним або частковим) окремих флористичних комплексів або флор деяких регіонів.

Так, родина бромелієвих (*Bromeliaceae*) зустрічається майже винятково в тропічній і частково субтропічній Америці (тільки один вид у тропічній Західній Африці), у той час як інша тропічна родина – панданових (*Pandanaceae*) – зовсім відсутня в Америці й поширена у тропічних і частково позатропічних областях Старого Світу. Таких прикладів можна навести безліч.

Виняткова своєрідність і високий ендемізм флори Австралії, Мадагаскару та Нової Каледонії пояснюються дуже тривалою їхньою ізоляцією. Одним з найважливіших факторів, що змінює склад флори будь-якої країни, є міграція рослин. Процес міграції відбувається з різною швидкістю. Для позначення частин рослини, які слугують для поширення, шведський ботанік Сернандер запропонував спеціальний термін – діаспора (від греч. *diaspeiro* – розкидаю навколо, розсіюю) (рис. 1).

Морські течії, вітер і тварини можуть сприяти швидкому поширенню діаспор іноді на дуже далекі відстані. Ізольовані вулканічні острови, що виникають в океані далеко від материків, можуть заселятися тільки таким шляхом. Саме так заселялися, наприклад, Гавайські острови. Міграційний шлях рідко є цілком зручною трасою для безперешкодного поширення рослин. Найбільш зручним міграційним шляхом є шлях, названий відомим палеонтологом і біогеографом Дж. Сімпсоном «коридором». «Коридор» являє собою міграційну трасу уздовж якої можливе масове поширення багатьох видів або навіть цілих флор з однієї області в іншу. Типовим «коридором» було море

Тетис, яке існувало в третинний час. «Коридорами» є також річкові долини або безперервні гірські ланцюги, як, наприклад, Гімалаї.



1 – *Anemone nemorosa* subsp. *nemorosa*; 2 – *A. nemorosa* subsp. *amurensis*; 3 – *A. nemorosa* subsp. *quinquefolia*; 4 – *A. nemorosa* subsp. *Altaica*

Рисунок 1 – Розповсюдження підвидів вітрогонки дібрової (за Г. Вальтером)

На відміну від «коридору» Сімпсон називає «фільтром» такий міграційний шлях, по якому розселення відбувається дуже вибірково. Для одних видів рослин «фільтр» є цілком зручним міграційним шляхом, у той час як для багатьох інших він є непереборним бар'єром. У результаті не всі елементи флори даної області можуть мігрувати в іншу область. Для лісових рослин «фільтром» може бути степ, а для степових – пустеля. Як відзначає Сімпсон, міжконтинентальні мости суші відрізняються сильно вираженим «фільтровим» характером. Таким «фільтровим мостом» є, наприклад, міст, який поєднує Північну Америку з Південною. Іншим прикладом є кавказький перешийок, який служить «фільтровим мостом» між південноросійськими й передньоазіатськими флорами.

Основним і широко розповсюдженим типом міграційного шляху є «східчастий» шлях. Це або ланцюг островів (архіпелаг типу Алеутських островів), або ланцюг ізольованих гір, відділених глибокими долинами, або ланцюг озер. У лісостеповій зоні «східчастим» міграційним шляхом є ряд лісових ділянок, відділених степовими просторами. На відміну від «коридорів» «східчастий» шлях характеризується значно меншою швидкістю міграції та більшою вибірковістю (щодо цього він наближається до «фільтра»). Наявність багатьох острівних «сходів» особливо характерна для Тихого океану, що відіграло дуже велику роль в історії флори Тихоокеанського басейну.

Так, на острові Кракатау біля Яви вулканічне виверження в 1883 р. повністю знищило весь рослинний покрив, але вже в 1933 р. на ньому успішно виростили рослини 271 виду.

У своїй класичній роботі «Досвід історії розвитку флори південної частини Східного Тянь-Шаню» (1888) А. М. Краснов позначає флору будь-якої країни формулою:

$$F = f_1 + f_2 + f_3,$$

де  $F$  – сукупність усіх нині існуючих видів;

$f_1$  – уцілілі незмінні або слабо змінні стародавні форми, які жили тут ще до четвертинного періоду;

$f_2$  – види, що представляють безпосередній результат зміни третинних форм під впливом умов життя в даній країні;

$f_3$  – види, що переселилися в пізнішу епоху.

На підставі відносної переваги одного з цих трьох елементів А. М. Краснов розрізняє три типи флор. Перший тип флори має назву реліктового. Він характерний для Канарських островів, Японії, Китаю, деяких частин Північної Америки та багатьох інших країн. Сприятливі орографічні й кліматичні умови сприяли збереженню великого відсотка стародавніх, реліктових форм, які мало змінилися. Флори подібного типу найбільше наближаються до ідеальної формули  $F = f_1$ .

На більшій частині Західної Європи флора змінювалася двічі. Під впливом холоду льодовикового періоду загинула третинна флора, а її місце зайняла арктична, яка теж загинула при пом'якшенні клімату. Флора тут прагне наблизитися до ідеального випадку  $F = f_3$ . Флори подібного типу були названі міграційними.

Флора Середньої Азії може служити, на думку А. М. Краснова, типом третього роду флор. Клімат регіону постійно змінюється у бік поступового всихання, посилення континентальності. Тут флора ближче всього до ідеального  $F = f_2$ . Шляхом порівняння її із третинною флорою або флорами типу  $F = f_1$  можливо вивчати історію переродження палеоарктичної флори в сучасну. Такі флори можна назвати трансформаційними.

Ці три встановлені А. М. Красновим типи флор рідко зустрічаються в чистому вигляді, і в природі ми звичайно маємо справу з різними їхніми комбінаціями.

## 2.2 Принципи побудови флористичної системи

Порівняльне вивчення флор різних країн привело до необхідності створити флористичну систему, тобто розділити Земну кулю на природні флористичні одиниці. Ці спроби робили вже давно. Одна з перших, і при цьому надзвичайно вдалих для свого часу, належить датському ботанікові Скоу (1823). Скоу розділив флору Земної кулі на 25 царств, деякі з яких, у свою



чергу, підрозділяються на провінції. У такому розподілі Скоу, як і наступні автори, враховував ступінь ендемізму, тобто число таксонів, які ростуть тільки на даній території. Він вважав, що для виділення тієї або іншої території в особливе флористичне царство необхідно, щоб, принаймні, половина видів і чверть родів були ендемічні. Крім того, флористичне царство повинне характеризуватися також ендемічними родинами або хоча б родинами, які характеризуються різноманітністю в межах території царства. Сучасний підхід до флористичного районування багато в чому близький до принципів, сформульованих багато років тому Скоу.

Згодом розробкою флористичної системи Земної кулі займався ряд великих ботаніків, з яких найбільш великий внесок зробив О. Енглер. Перший варіант був опублікований в 1882 році, а останній – в 1924 році.

Одиницями флористичної системи є царства, області, провінції й округи. Флористичні царства характеризуються певним, у деяких випадках досить значним, родинним ендемізмом і дуже високим родовим ендемізмом, у той час як флористичні області встановлюються звичайно на підставі наявності ендемічних родів і достатньо високого видового ендемізму. Флористичні області звичайно представляють собою великі осередки видоутворення й часто характеризуються ендемічними секціями й підсекціями навіть у великих неендемічних родах. Флористичні провінції далеко не завжди характеризуються ендемічними родами, і їх видовий ендемізм значно менший, ніж в областях. Нарешті, округи мають, головним чином, підвидовий і лише слабо виражений видовий ендемізм. Округи – це наймолодші фітохоріони, походження яких відносять до геологічно недавнього часу, дуже часто до найбільш пізніх епох четвертинного періоду.

## 2.3 Флористичний поділ суходолу

Флора суходолу Земної кулі підрозділяється на 6 флористичних царств (рис. 2).

### 2.3.1 Голарктичне царство

Голарктичне царство – найбільше з усіх і займає більше половини всього суходолу. Воно охоплює всю Європу, північну позатропічну Африку, всю позатропічну Азію й майже всю Північну Америку. Незважаючи на величезну довжину його території та її роз'єднаність на європейську й північноамериканську частини, флори окремих областей царства тісно пов'язані між собою та мають спільне походження.

У складі голарктичної флори близько 40 ендемічних родин, з яких назвемо *Calycanthaceae*, *Glaucidiaceae*, *Hydrastidaceae*, *Circaeasteraceae*, *Hypocoaceae*, *Trochodendraceae*, *Tetracentraceae*, *Cercidiphyllaceae*, *Eupteleaceae*, *Platanaceae* (один вид в Індокитаї), *Eucommiaceae*, *Leitneriaceae*, *Paeoniaceae*, *Stachyuraceae*, *Davidiaceae*, *Helwingiaceae*, *Adoxaceae*, *Scheuchzeriaceae*.

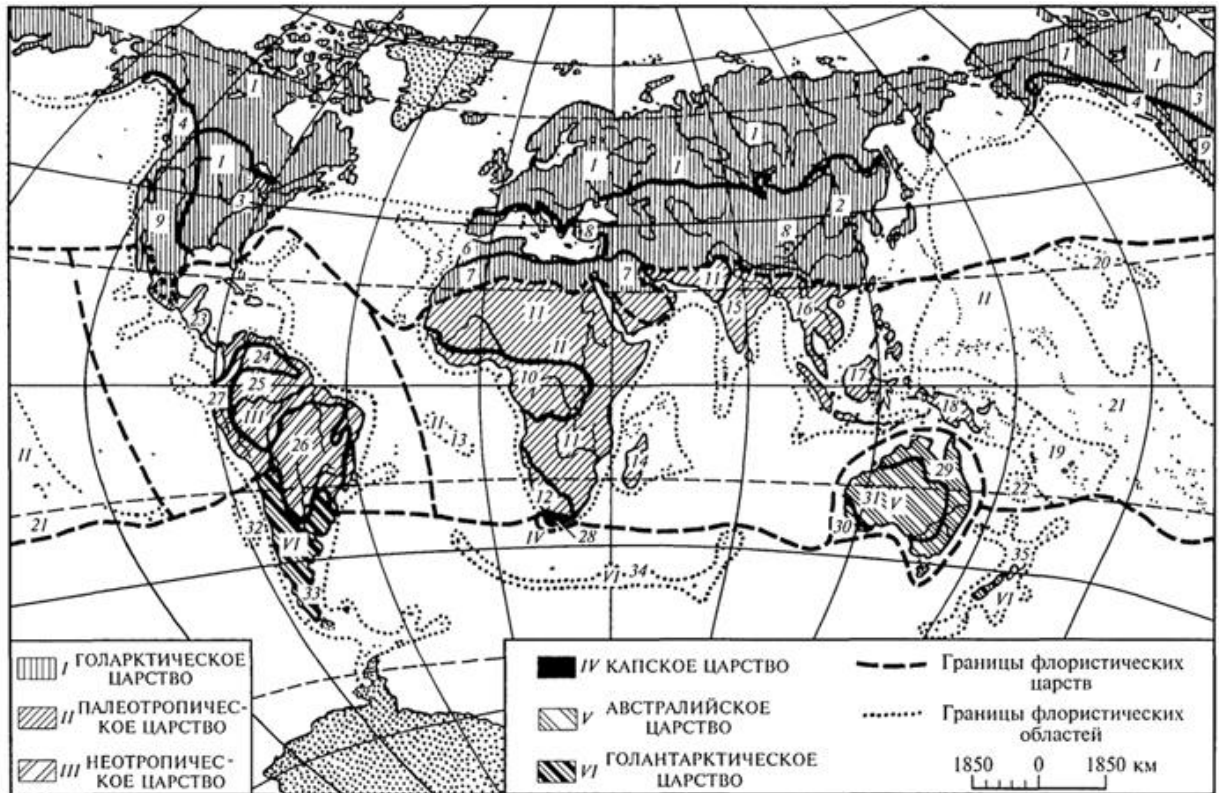


Рисунок 2 – Флористичний поділ суходолу

Широко представлені родини магнолієвих (*Magnoliaceae*), лаврових (*Lauraceae*), жовтецевих (*Ranunculaceae*), барбарисових (*Berberidaceae*), гамамелідових (*Hamamelidaceae*), букових (*Fagaceae*), березових (*Betulaceae*), горіхових (*Juglandaceae*), гвоздичних (*Caryophyllaceae*), маревих (*Chenopodiaceae*), гречкових (*Polygonaceae*), кермекових (*Plumbaginaceae*), чайних (*Theaceae*), вербових (*Salicaceae*), хрестоцвітих (*Brassicaceae*), вересових (*Ericaceae*), первоцвітих (*Primulaceae*), мальвових (*Malvaceae*), молочайних (*Euphorbiaceae*), розових (*Rosaceae*), бобових (*Fabaceae*), зонтичних (*Apiaceae*), лілійних (*Liliaceae*), півникових (*Iridaceae*), зозуленцевих (*Orchidaceae*), осокових (*Cyperaceae*) і злакових (*Poaceae*) тощо.

Із хвойних широко представлені соснові (*Pinaceae*) і кипарисові (*Cupressaceae*). Папороті представлені, головним чином, родинами аспідієвих (*Aspidiaceae*) і багатоніжкових (*Polypodiaceae*). До більшості цих родин належить багато ендемічних голарктичних родів і безліч ендемічних видів.

Голарктичне царство підрозділяється на три підцарства – Бореальне, Давньосередземноморське та Мадреанське.

### 2.3.2 Палеотропічне царство

Палеотропічне царство охоплює тропіки Старого Світу, за винятком Австралії. До цього царства входять усі тропічні острови Тихого океану, крім деяких островів, розташованих уздовж узбережжя Південної Америки. Найбагатша флора Палеотропічного царства включає близько 40 ендемічних

родин, з яких ми назвемо тільки 5 найбільш відомих: непентесові (*Nepenthaceae*), диптерокарпові (*Dipterocarpaceae*), бананові (*Musaceae*, у вузькому значенні слова), флагеларієві (*Flagellariaceae*) і панданусові (*Pandanaceae*). Число родів і, особливо, видів величезне. Палеотропічне царство, що розкинулося на величезному просторі від Африки до Полінезії, дуже диференційоване, і в його межах можна виділити 5 підцарств: Африканське, Мадагаскарське, Індо-малазійське, Полінезійське й Новокаледонське.

### 2.3.3 Неотропічне царство

Неотропічне царство займає південні тропічні частини півостровів Каліфорнія та Флорида, низовини й узбережжя Мексики, усю Центральну Америку з Антильськими островами, більшу частину Південної Америки (за винятком південних помірних і субтропічних її частин, що належать до Голантарктичного царства) і ряд тропічних островів, які прилягають до Південноамериканського континенту. Таким чином, це флористичне царство повністю розташовується в Новому Світі, чому й називається неотропічним.

Неотропічна флора має спільне походження з палеотропічною, і можна припускати, принаймні відносно квіткових рослин, що вона йде коріннями в Палеотропічне царство. Є багато спільних родин і навіть родів з так званим пантропічним поширенням, тобто рослин, розповсюджених у тропіках як Старого, так і Нового Світу, які іноді виходять за межі тропіків. Назвемо, наприклад, родини анонових (*Annonaceae*), гернандієвих (*Hernandiaceae*), лаврових (*Lauraceae*), перцевих (*Piperaceae*), кропивових (*Urticaceae*), діленієвих (*Dilleniaceae*), страстоцвітих (*Passifloraceae*), баобабових (*Bombacaceae*), молочайних (*Euphorbiaceae*), різифорових (*Rhizophoraceae*), миртових (*Myrtaceae*), анакардієвих (*Anacardiaceae*), сапіндових (*Sapindaceae*), мальпігієвих (*Malpighiaceae*), протейних (*Proteaceae*), бігніонієвих (*Bignoniaceae*), зозулинцевих (*Orchidaceae*), пальм (*Arecaceae*). Досить багато також спільних родів (імовірно, не менш 450). Усе це говорить про те, що протягом значного часу був тісний міграційний зв'язок між тропіками Старого й Нового Світу; при цьому міграція відбувалася не тільки зі Старого Світу в Новий, але й частково в протилежному напрямку.

Є підстави припускати, що деякий зв'язок Південної Америки із тропічною Західною Африкою тривав аж до середини верхньої крейди. Одним з найбільш чудових прикладів колишнього зв'язку флори тропічної Західної Африки із флорою тропічної Південної Америки є поширення родини бромелієвих (*Bromeliaceae*). Майже всі види родини бромелієвих виростають у тропічній Південній Америці, за винятком тільки *Pitcairnia feliciana*, ендемічного для Гвінеї.

Зовсім аналогічне поширення іншої неотропічної родини – *Rapateaceae*, більшість родів якої росте в тропічній Південній Америці, за винятком роду *Maschalocephalus*, ендемічного для Ліберії.

Однак відділення Південної Америки від Африки відбулося досить давно, і тому неотропічна флора протягом дуже тривалого часу розвивалася самостійно й налічує близько 30 ендемічних родин і величезну кількість ендемічних родів і видів.

Неотропічне царство підрозділяється на декілька областей: Карибська, Гвіанського нагір'я, Амазонська, Центральnobразильська, Андійська.

#### 2.3.4 Капське царство

Капське царство – найменше серед флористичних царств Землі, але завдяки винятковій своєрідності флори й самостійності її розвитку всі географи рослин одностайно відокремлюють його від іншої флори Африки. Воно складається лише з однієї області – Капської.

До Капської області входить південний край Африки від Кланвільяма на заході до околиць Порт-Елізабет на сході.

Незважаючи на невеликі розміри області, її флора є надзвичайно багатою (близько 7000 видів), але нараховує небагато ендемічних родин (*Grubbiaceae*, *Roridulaceae*, *Bruniaceae*, *Penaeaceae*, *Greyiaceae*, *Geissolomataceae*, *Retziaceae*). Більше 280 родів мають своїм центром Капську область, а більше 210 з них – ендемічні для області (включаючи також роди ендемічних родин).

Видовий ендемізм дуже високий, близько 90%. Для Капської області характерні численні види вересу (*Erica*), мезембріантемуму (*Mesembryanthemum*) і численні протейні (*Proteaceae*), представлені видами роду *Protea* і цілою низкою ендемічних родів, у тому числі *Leucadendron*. Один з видів цього роду – срібне дерево (*L. argenteum*) із блискучими, сріблестими листками – є однією з найхарактерніших рослин капської флори. Багатьма видами представлений тут пеларгоніум (*Pelargonium*, геранієві), складноцвіті *Helichrysum* і *Senecio* та ін. Однією з характерних рис рослин капської флори є велика кількість листових і стеблових сукулентів, а також геофітних однодольних.

#### 2.3.5 Австралійське царство

Флора Австралії дуже самобутня й відрізняється високим ендемізмом. У її флорі є цілий ряд ендемічних родин: *Austrobaileyaceae*, *Idiospermaceae*, *Byblidaceae*, *Cephalotaceae*, *Eremosynaceae*, *Akaniaceae*, *Tremandraceae*, *Brunoniaceae* та ін. Крім того, Австралійське царство є центром розвитку таких родин, як *Pittosporaceae*, *Epacridaceae*, *Stackhousiaceae*, *Myoporaceae* і *Goodeniaceae*, а також багатьох родів. Найбільшу роль у флорі Австралії відіграють злакові, бобові, складноцвіті, зозулинцеві, лілійні, молочайні, осокові, рутові, миртові (особлива підродина *Leptospermoideae*) і протейні. У той же час відсутні багато широко розповсюджених груп, наприклад, хвощі, підродина *Maloideae* родини *Rosaceae*, бамбуки й такі родини, як чайні (*Theaceae*), вересові (*Ericaceae*), бегонієві (*Begoniaceae*) та ін.

До складу флори входять близько 570 ендемічних родів.

Важливу роль у рослинному покриві Австралії відіграють численні види акації (*Acacia*) і особливо евкаліптів (*Eucalyptus*), а також казуаріни (*Casuarina*), деякі інші миртові (*Melaleuca*, *Leptospermum* та ін.), численні протейні (*Proteaceae*), особливо види *Banksia*.

У той час як одні елементи австралійської флори, наприклад, миртові, роди *Acacia* та *Casuarina*, численні стеркулієві (*Sterculiaceae*) і рутові (*Rutaceae*), виявляють переважно палеотропічні зв'язки, інші елементи, наприклад, протейні (*Proteaceae*), епакридові (*Epacridaceae* – родина, що мов би замінює в Австралії близьку родину вересових) або однодольна родина *Restionaceae*, виявляють широкі зв'язки з флорами південної півкулі.

Як припускають, рух Австралії до півночі почався в середині крейдяного періоду та в еоцені (45-49 млн. років тому), остаточно перервався її зв'язок з Південною Америкою через Антарктику. Австралія в міру руху до півночі поступово ввійшла в зону більш теплого клімату. Флористичний обмін між Австралією й Антарктикою, а через Антарктику й з південними областями Південної Америки тривав аж до міоцену, чим і пояснюється наявність багатьох спільних таксонів не тільки араукарієвих, подокарпових, вінтерових, протейних, рестіонових й інших характерних родин південної півкулі, але й багатьох родів, наприклад *Nothofagus*, *Hebe*, *Donatia*, *Drapetes*, причому багато хто з них є спільними з новозеландською флорою. У більшості випадків ці спільні елементи являють собою релікти прадавньої голантарктичної флори, які в межах Австралійського царства найкраще збереглися в горах Південно-східної Австралії та у Тасманії. У той же час на родовому рівні дуже мало спільного з капською флорою.

Первісне ядро флори Австралійського царства виникло в результаті перетворення елементів прадавньої голантарктичної флори, еволюція яких у результаті тривалої ізоляції Австралії й своєрідних фізико-географічних умов, які склалися, відбувалася в основному в напрямку ксерофілізації. Ксерофільна флора Австралії формувалася по мірі вступу Австралії до зони низьких опадів південної окраїни тропіків, тобто в основному після еоцену, хоча семіаридні умови, за деякими даними, існували ще в пізній крейді.

По мірі руху Австралії до півночі вона усе більше входила до сфери впливу палеотропічної флори, деякі представники якої дають початок таким характерним елементам австралійської флори, як акації й евкаліпти.

В Австралійському царстві різняться 3 ясно виражені флористичні області: Північно-Східно-Австралійська, Південно-Західно-Австралійська та Центральновостраалійська, або Еремейська.

### 2.3.6 Голантарктичне царство

Голантарктичне флористичне царство відносно найбідніше серед флористичних царств Землі й за багатством своєї флори значно поступається Голарктичному царству. Проте воно містить 11 невеликих моно- або оліготипних ендемічних родини (*Lactoridaceae*, *Gomortegaceae*, *Hectorellaceae*, *Halophytaceae*, *Francoaceae*, *Aextoxicaceae*, *Tribelaceae*, *Griselinaceae*,

*Misodendraceae*, *Alseuosmiaceae* і *Donatiaceae*) і значну кількість ендемічних родів, з яких багато характеризуються дуже розірваним ареалом. Незважаючи на те, що території, які входять до складу Голантарктичного царства, значно віддалені одна від одної (наприклад, о-ви Хуан-Фернандес і Вогненна Земля відділені від Нової Зеландії й о. Лорд-Хау колосальними морськими просторами), у складі їх флори є багато спільних родів і близьких, і навіть ідентичних видів. Наявність багатьох спільних таксонів між о-вами Хуан-Фернандес і помірною Південною Америкою, антарктичними островами й Новою Зеландією з прилягаючими островами, а також Тасманією й горами Південно-Східної Австралії й частково Південної Африки вже давно привело до висновку про існування в минулому прадавнього центру помірної флори в південній півкулі. Ще в 1853 р. Дж. Хукер відзначив ботанічне споріднення між позатропічною Південною Америкою, антарктичними островами, Новою Зеландією й Тасманією. Сьогодні існування прадавньої помірної голантарктичної флори, колись єдиної, але згодом розірваної, не викликає сумнівів.

Розквіт голантарктичної флори сягає до тих часів, коли нині розрізнені частини території Голантарктичного царства були з'єднані в єдину сушу, складову частину південного материка Гондвани. Поділ цієї суші на окремі частини, які поступово віддалялися одна від одної відбувся головним чином протягом першої половини третинного періоду, коли квіткові рослини були вже пануючою групою в рослинному світі Землі. Під час плейстоценових заледенінь багато елементів голантарктичної флори просунулися далеко на північ, особливо в Південній Америці, де у високогірній флорі Анд вони досягли Еквадору й Колумбії. Сюди відносяться, наприклад, роди *Colobanthus* (гвоздичні), *Acaena* (розові), *Azorella* (зонтичні) і *Ourisia* (ранникові). У цей час цілий ряд голарктичних рослин зміг завдяки зниженню снігової лінії пройти по низьких горах Панамського перешийка й дійти до Південного Чилі. Але голарктичний елемент проникнув у Голантарктику ще в третинний час, що доводиться наявністю в субантарктичній Південній Америці й Новій Зеландії добре відособлених ендемічних видів і навіть надвидових таксонів (аж до секцій) таких родів, як *Caltha*, *Ranunculus*, *Berberis*, *Stellaria*, *Rumex*, *Draba*, *Geum*, *Hydrangea*, *Saxifraga*, *Veronica*, *Euphrasia*, *Pedicularis*, *Plantago*, *Juncus*, *Luzula*, *Poa* та ін.

Ще на початку крейдяного періоду Антарктика, Південна Америка (разом з Фолклендським плато), Африка й Мадагаскар, Індія, Австралійська плита (Австралія, Нова Гвінея, занурене Квінслендське плато й Тасманія), Нова Каледонія й Нова Зеландія разом з майже повністю зануреним плато Кемпбела й островами та зануреними хребтами Лорд-Хау, Норфолк і Макуорі склали гігантський південний континент Гондвану, відділений морем від північного континенту Лавразії. У південній помірній й субтропічній зонах Гондвани формувалася голантарктична флора, яка розвивалася паралельно північній голарктичній флорі. Але згодом Гондвана стала розпадатися на окремі частини, які повільно розсовувалися в різні сторони.

Як геологічні, так і біогеографічні дані вказують на те, що від Гондвани дуже давно почала відокремлюватися Африка (разом з Мадагаскаром), яка наприкінці крейдяного періоду вже знаходилася на значній відстані від Південної Америки й Антарктики. Тому голантарктичний елемент представлений у Південній Африці, на Мадагаскарі й о. Реюньон слабкіший, ніж в інших помірних і субтропічних країнах південної півкулі. Проте, є чимало спільних таксонів між Африкою – Мадагаскаром – Реюньоном й іншими частинами колишньої Гондвани. Одним з найбільш чудових прикладів служить рід *Dietes* (півникові), 3 види якого виростають у Південній Африці, а один (*D. robinsoniana*) – на о. Лорд-Хау.

У пізній крейді (близько 80 млн. років тому) від Східної Антарктики, що представляла собою архіпелаг, відділилося плато Кемпбела (включаючи Нову Зеландію), а в еоцені (45-50 млн. років тому) стала відходити в північному напрямку Австралія, і тим самим перервався її зв'язок з Південною Америкою через Антарктику. У той час як Австралія пересунулася на північ на 15° від Індійсько-антарктичної височини, Антарктика просунулася на 15° до півдня. Наступний розвиток біоти Австралії пішов самостійним шляхом, і голантарктичний елемент зберігся головним чином у горах Південно-східної Австралії й Тасманії, у той час як у Новій Зеландії й на оточуючих її островах він продовжував переважати.

Антарктика прийняла положення, близьке до сучасного, і її рослинний світ сильно збіднів.

У Голантарктичне царство входять 4 області: Хуан-Фернандеська, Патагонська, область субантарктичних островів і Новозеландська.

## 2.4 Поняття ареалу

При формуванні флори в умовах, які не перешкоджають проживанню того або іншого виду, основну роль відіграють здатність виду до розселення й різні перешкоди, що стоять на шляху цього розселення, а також вік виду. Англійський вчений Уілліс вважав, що між віком виду й розмірами його ареалу існує прямий зв'язок. Однак це не завжди так. Наприклад, більш пізніше вимирання виду, вузька екологічна амплітуда, слабка здатність до поширення, участь людини в розповсюдженні сприяють невеликому за площею ареалу.

Основний об'єкт в ареалогії – вид. Але можна також говорити про ареал родини, роду чи іншої таксономічної категорії. Ареал виду об'єднує всі конкретні його місцезнаходження, тобто всі точки земної поверхні, де цей вид знайдений. Ступінь заселеності ареалу особинами виду може бути різною. Вона залежить від приуроченості виду до певних типів середовища існування. Ареалів, суцільно заселених будь-яким видом, в природі не існує. Вид в межах свого ареалу присутній лише на властивих йому місцезростаннях.

**Ареал – частина земної поверхні (акваторії), у межах якої зустрічається певний вид або фітоценоз.**

Для правильного уявлення про ареал виду складають карту (рис. 3). Ареали можна вивчати тільки в закартованому вигляді. Ось чому картування

ареалів має таке важливе значення. Методи картування ареалів різні. При цьому використовують переважно крапковий метод, коли кожне відоме місцезнаходження виду завдають на бланкову карту у вигляді крапки або невеликої групи. Другим методом картування ареалів є контурний метод з використанням штрихування або суцільного затушовування на карті площі, де зустрічається даний вид.

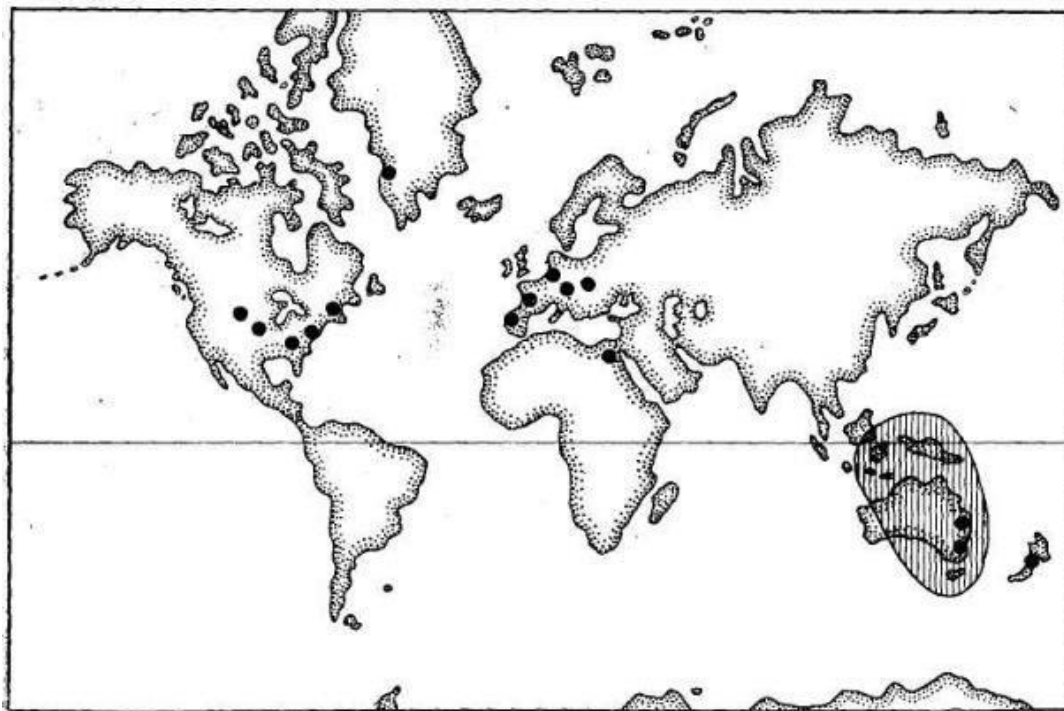


Рисунок 3 – Приклад зображення ареалів деревних рослин (евкаліпта: штрихуванням – сучасний ареал, крапками – знахідки викопних екземплярів)

## 2.5 Типи ареалів

Ареал виду може бути **суцільним і переривчастим (диз'юнктивним)**. Критерій суцільного ареалу – регулярна зустрічальність виду на відповідних його природі місцезростаннях. Наприклад, види роду латаття (*Nymphaea*) можна спостерігати тільки у водоймах.

Поширення виду буде переривчастим, або роз'єднаним (диз'юнктивним), якщо в межах свого ареалу він зустрічається лише в окремих пунктах, настільки віддалених один від одного, що повністю виключається можливість будь-якого зв'язку популяцій виду, що зростають у цих пунктах. Прикладом такого типу ареалу є поширення альдрованди пухирчатої (*Aldrovanda vesiculosa*) – комахоїдної рослини, яка зустрічається окремими ділянками в Європі (на півдні Франції, в Італії, Польщі, Білорусі, в Україні, в Курській і Воронезькій областях, низьках Волги), на Далекому Сході (Амурській області), в Японії, Східній Австралії і Центральній Америці. Наприклад,



квасениця звичайна має дві частини ареалу: європейсько-сибірську і далекосхідну.

Розрив ареалів звичайно зумовлюється різними причинами історичного характеру. Так, зміна кліматичних умов в окремих ділянках суцільного ареалу виду призводить до того, що на цих ділянках вид вимирає і поширення його стає переривчастим. Причинами розривів ареалів можуть бути опускання суші нижче рівня моря, розходження континентів і ділянок суші тощо. Диз'юнкції бувають як внутріконтинентальними, так і міжконтинентальними.

Розміри і форма ареалів різні. Якщо ареал охоплює майже всю поверхню суші, або зустрічається у всіх частинах світу, то це **космополітичний ареал**, а вид – космополіт. Явище космополітизму найбільш часто спостерігається у водних рослин, що пов'язано з великою сталістю умов водного середовища, ніж повітряної (рдесники тощо). Широко поширені наземні рослини зустрічаються рідше (папороть орляк). Багато видів, навпаки, мають вузьке поширення (деякі дзвіночки, крупки та ін.).

Види рослин різні за своїм географічним походженням. Формування нових видів рослин здійснюється на певному просторі, заселеному вихідною для даного виду предковою формою. Це **первинний ареал** виду. Виникнувши, вид розселяється (при біологічному прогресі) і збільшує ареал. Швидкість розселення залежить, зокрема, від здатності до поширення насіння, плодів тощо. Умови, що перешкоджають розселенню рослин, прийнято розглядати як перешкоди: топографічні (моря, гори), екологічні та біологічні.

Особливе місце в ряду чинників розселення виду належить діяльності людини. Це випадкове або навмисне введення (інтродукція) видів рослин в будь-яку місцевість, в якій вони ніколи не зустрічалися. В результаті формується **інтродукційний ареал**.

При зменшенні чисельності і вимирання видів спостерігаються регресивні зміни ареалів. Види, що зустрічаються в певному географічному районі, отримали назву ендеміків. Формується **ендемічний ареал**.

Ендемізм може бути пов'язаний з недавною появою нових видів – неоендемізм. А також зі скороченням ареалу виду в результаті регресії і вимирання (палеоендемікі). Наприклад, релікти третинного періоду: негній-дерево, самшит, альбіція тощо. Показовим у цьому плані є *Metasequoia glyptostroboides* і *Sequoiadendron giganteum*. Метасеквойю гліптостробоїдну відкрито лише в середині 20 століття у Центральному Китаї. Це єдиний сучасний представник роду метасеквойя, який у мезозої був представлений значною кількістю видів, що були широко розповсюджені на півночі земної кулі, аж до полярних меж суші. Секвойдендрон гігантський, що нині зберігся лише на схилах Сьєрра-Невади в Каліфорнії, в мезозої був звичайним видом помірних широт північної півкулі, недарма його називають «мамонтовим деревом».

При вивченні ендемізму особливий інтерес викликає так званий острівний ендемізм, який характерний або для островів, що давно втратили зв'язок між материком, або ж виникли як океанічні, але в далекі геологічні

часи. Так, зокрема, у флорі Гавайських островів налічують до 75% ендемічних видів, на островах Фіджі ендеміків близько 70% тощо.

У межах свого ареалу деякі види зустрічаються у досить різноманітних умовах існування – евритопні види, які мають широку екологічну амплітуду (сосна звичайна тощо). Види, приурочені до вузького коливання умов існування (температури, вологості, світла тощо), називають стенотопні. До них відносяться водні, болотні та інші рослини.

## 2.6 Межі та структура ареалу

Незалежно від розмірів ареали можуть мати різні конфігурації. Межі і конфігурації ареалів рослин зумовлюються різними причинами. Одними з них є.

- Кліматичні, коли вид займає певну територію, оскільки вона за своїми кліматичними умовами відповідає потребам виду в теплі, вологості, світлі тощо. За межами цих умов вид уже рости не може.
- Едафічні, або ґрунтові, коли відсутність відповідного ґрунту не дає можливості розселитися даному виду, наприклад гранітні відслонення, вапнякові і крейдяні схили тощо.
- Механічні – моря, океани, гори.
- Біотичні, коли причиною поширення видів є конкуренція між видами, рослинні ценози, що не дають можливості проникати в них іншим рослинам. Степ – болото чи луг, степ – ліс – степ.
- Історичні, коли рослини виникли за інших кліматичних умов, при іншому розподілі суші і води, тобто в умовах, які тепер не існують.
- Антропічні, спричинені людиною, яка своєю господарською діяльністю заважає природному поширенню виду.

Межі ареалів визначаються конкретним співвідношеннями умов, що регулюють поширення і розселення рослин. Ці умови в кожному конкретному випадку можуть бути різними і змінюватися в часі.

Межі ареалів можуть бути рухомими (транзитивними), прогресивними (ті, які розширюються) або регресивними (ті, які звужуються) і статичними (тобто постійними). Рухомі кордони спостерігаються в тих випадках, коли вид ще не дійшов до природних границь ареалу, або ж під впливом яких-небудь факторів площа ареалу скорочується.

Для будь-якого ареалу характерна просторово-часова динаміка. В межах ареалу внаслідок таких змін формуються три зони з різним характером динаміки чисельності особин. В зоні оптимуму, яка часто (хоч і не завжди) міститься поблизу центру ареалу, переважає позитивний баланс чисельності, і надлишок особин розселяється в інші зони.

У зоні песимуму, яка, звичайно, приурочена до периферії ареалу, спостерігається негативний баланс, і рівень чисельності підтримується в значній частині за рахунок іммігрантів. У проміжній зоні баланс близький до нуля в середньому за багато років. В окремі роки він може виходити за цей рівень у негативний або позитивний бік. Якщо на більшій частині ареалу почне

переважати позитивний баланс, ареал може розширюватись, у протилежній ситуації – він звужується. Цей процес називають пульсацією ареалу.

Ареали можуть з часом збільшуватись, можуть і зменшуватись. Область первинного виникнення виду – первинний ареал – може бути в межах якоїсь частини сучасного ареалу, але може бути й поза його межами. Область первинного поширення виду називають центром походження виду.

### ? Питання і завдання для самоконтролю

1. Наведіть приклади палеоендемів (не з лекції).
2. Наведіть приклади міграційного шляху, що називається «фільтром».
3. Відокремлені від головного ареалу фрагменти називаються:
  - А – периферійні форпости;
  - Б – диз'юнктивні ділянки;
  - В – ексклави.
4. За А.М. Красновим флора всякої даної країни описується формулою:
 
$$F = f_1 + f_2 + f_3, \text{ де}$$

F – ....	f2 – .....
f1 – ....	f3 – .....
5. Під впливом холоду льодовикового періоду загинула третинна флора, її місце зайняла арктична флора, яка у свою чергу, загинула при пом'якшенні клімату. Так формувалася флора Північно-Західної Європи. Вона належить до типу флор:
  - А – реліктова;
  - Б – міграційна;
  - В – трансформаційна.
6. Флора суходолу Земної кулі підрозділяється на 6 флористичних царств. Назвіть їх.
7. Що є основним об'єктом ареалогії?

### Тема 3. Фітоценоз, його будова та властивості

#### План

3.1 Поняття фітоценозу.

3.2 Ценоелементи та ценотипи.

3.3 Ярусність.

3.4 Розміри та межі фітоценозу.

3.5 Флористичний склад фітоценозу.

3.6 Розміщення особин і парцелярна структура фітоценозів.

3.7 Класифікації життєвих форм.

#### 3.1 Поняття фітоценозу

Вперше термін «фітоценоз» використав Ю. К. Пачоський. Він вважав, що фітоценоз – сума екологічно різних видів. Багато уваги вивченню фітоценозів приділяв швейцарський вчений Г. Гамс. На його думку, фітоценоз – сукупність групи рослин, яка виникла під впливом екологічних факторів.

Співтовариство й середовище взаємно впливають один на одне. В. В. Альохін відносив до фітоценозів лише досить стійкі рослинні співтовариства, які здатні самовідновлюватися. Всі недостатньо стійкі співтовариства він називав угрупованнями. Наприклад, культурні посіви; зарості, що утворилися на пісках на перших фазах їхнього заростання. Однак, більшість геоботаніків вважає поняття «фітоценоз», «рослинне угруповання», «рослинне співтовариство» синонімами.

Радянські геоботаніки розглядали фітоценоз як однорідну ділянку досить густого рослинного покриву, а асоціацію – як первинну одиницю класифікації фітоценозів. О. О. Ніценко, зокрема, фітоценозом називав якісно своєрідну ділянку рослинного покриву, однотипну усередині й відмінну від сусідніх, що займає певний контур і далі практично не поділяється.

Більш повно дає визначення фітоценозу В. М. Сукачов, який під рослинним співтовариством розуміє на даній ділянці всяку сукупність рослин, що перебувають у стані взаємозалежності й характеризуються певним складом і будовою, які визначають взаємини із середовищем. Там, де немає взаємозалежності рослин, там немає й фітоценозу. Рослинна асоціація, за визначенням В. М. Сукачова, поєднує всі ценози, що однорідно беруть участь в акумуляції й трансформації речовин і енергії на поверхні Землі.

Узагальнюючи все вищевикладене, можна дати наступне визначення поняття фітоценоз. **Фітоценоз, або рослинне співтовариство – це сукупність рослин, що займають певну, відносно однорідну ділянку й об'єднані взаємодіями із середовищем, а за посередництвом середовища й між собою.**

Фітоценози характеризуються певними властивостями. Кожен фітоценоз має тільки йому властивий флористичний склад, добре виражену надземну та підземну ярусність, він представлений різними життєвими формами, складається з видів неоднорідної рясності, пристосований до визначених умов місцезростання. Особливістю фітоценозів є здатність утворювати в процесі життєдіяльності спеціальне фітоценотичне середовище.

У структурі фітоценозу виділяють просторово-розділені менші одиниці: субфітоценоз, фрагмент фітоценозу, мікроценоз. Субфітоценоз – за розміром може дорівнювати фітоценозу, але відрізняється флористичними, ценотичними й екологічними особливостями. У складі субфітоценозу виділяють менші категорії.

Фрагмент фітоценозу – невелике за розміром, але сформоване рослинне угруповання, що входить в інші фітоценози більшої площі. Наприклад, зарості лепехи болотної, які можуть бути на вологих ділянках заливних луків.

Мікроценози – окремі частини рослинного угруповання. Наприклад, «латка» з мохів або лишайнику на стовбурі дерева. Наявність мікроценозів обумовлює мозаїчність фітоценозу. За своєю природою мікроценози бувають поверхневі, епіфітні та ін. Поверхневі формуються на поверхні ґрунту: на кротовинах, при вигорянні певної ділянки та ін. Епіфітні утворюються на стовбурах і в дуплах дерев, на гілках, на листках (гриби, мохи, лишайники, водорості).

До основних особливостей фітоценозів відносяться: структура фітоценозів, насамперед ярусність; основні ценотипи, особливо домінуючі види й субдомінанти; чисельність або рясність їх ценопопуляцій; видовий склад; приналежність фітоценозів до того або іншого рівня розвитку; особливості ценотичного середовища, зокрема підстилки й ґрунту; продуктивність; форми використання та ін. Все це, звичайно, відзначають при описі фітоценозів на спеціальних бланках (див. лабораторні роботи 1-4) або перфокартах.

### 3.2 Ценоелементи та ценотипи

Рослини, які утворюють фітоценоз, нерівнозначні у фітоценотичному плані. Становлення фітоценозу – боротьба рослин за існування.

Існують різні точки зору щодо оцінки ролі виду в житті фітоценозу. Для її визначення використовують таку категорію як фітоценотип. Проблема фітоценотипів у сучасній фітоценології є однією з найважливіших. **Фітоценотип – це сукупність видів, які відіграють однакову роль у створенні фітоценозу.**

Існують різні погляди на виділення фітоценотипів за їхньою роллю в житті фітоценозу. Деякі вчені вважають, що у фітоценотипи необхідно поєднувати групи видів, інші – поєднувати популяції, тобто той самий вид може відноситися до різних фітоценотипів.

Г. М. Висоцький розглядав дві групи фітоценотипів: преваліди та інградієнти. До превалідів відносяться багаторічні рослини, які визначають властивості фітоценозу, а до інградієнтів – одно- та дворічні види з коротким періодом розвитку, у фітоценозі вони існують тимчасово.

Ю. К. Пачоський також виділяв дві категорії фітоценотипів: компоненти, представлені багаторічниками, та інгредієнти – однорічники, що грають роль домішки й завжди наявні в співтоваристві.

Л. Г. Раменський виділяв три категорії:

1) фітоценотип віолентів, або силовиків – рослини, які енергійно

розвиваються, захоплюють територію, гнітючи інші види. Наприклад, дуб звичайний (під його пологом пригноблені світлолюбні види);

2) фітоценотип патієнтів, або витривалих – утворюють стійкі фітоценози в місцях, несприятливих для віолентів;

3) фітоценотип експлерентів, або заповнювачів – швидко розростаються на вільних місцях між постійними видами (віолентами й патієнтами), але легко витісняються останніми. Наприклад, жовтець повзучий на вологих заливних луках, ефемери в степових фітоценозах.

Ж. Браун-Бланке й Е. Павіарі під популяційним фітоценотипом розуміли об'єднання популяцій видів, які відіграють схожу роль у життєдіяльності фітоценозу, і виділяли види – едифікатори, консерватори, консолідатори, нейтральні й деструктори.

Г. І. Поплавська й В. М. Сукачов виділяли дві основні категорії фітоценотипів: едифікатори й асектатори. Едифікатори (будівельники) – основні рослини, які визначають будову й видовий склад рослинного угруповання. Серед них виділяють автохтонні (корінні) види й дегресивні види, які з'являються при зміні рослинного покриву під дією антропогенних факторів і є тимчасовими. Наприклад, поодинокі дерева на відкритому місці є едифікатором для трав, що ростуть під його пологом; дерева в лісі формують специфічне фітоценотичне середовище. Асектатори (співучасники) – незначно впливають на видовий склад фітоценозу. Вони діляться на автохтонні та адвентивні (занесені) види. Виділяють також едифікаторофіли й едифікаторофоби. Останні поселяються подалі від едифікаторів.

Пізніше шведський геоботанік Дю-Ріє розробив систему фітоценотипів у ранзі домінант. Домінанти – це види, які панують або переважають у кожному ярусі рослинного угруповання. Домінантів у фітоценозі стільки, скільки в ньому ярусів. Ця класифікація допрацьовувалася й розвивалася Б. О. Биковим, В. В. Альохініним та його учнями.

Якщо перший ярус утворений двома лісоутворюючими породами, наприклад, сосною й березою, то їх називають кондомінантами або содомінантами. Якщо дві лісоутворюючі породи домінують у двох лісових ярусах, наприклад, у першому переважає сосна, а в іншому – дуб, то домінант нижнього ярусу називають субдомінантом.

За домінантністю розрізняють наступні типи рослинних угруповань: моно-, бі- і полідомінантні.

Домінанти можуть виступати в менших за рангом категоріях як конектори, патулектори або дензектори. Конектори – домінанти, які шляхом вегетативного розмноження утворюють густу, зв'язану в єдине ціле зарість (хвощ, сальвінія, валіснерія та ін.). Патулектори – розріджено зростаючі домінанти, які завдяки значним розмірам панують серед інших домінантів. Наприклад, акації в савані. Дензектори – не розмножуються вегетативно й утворюють досить замкнуті фітоценози. Наприклад, сосна, береза.

### 3.3 Ярусність

Популяції домінуючих рослин (домінантів і субдомінантів) створюють у фітоценозах щільні шари, кожний з яких легко розділяється на два яруси – надземний та підземний, або водний та донний.

У будь-які умови земної поверхні ценотичний шар вносить із собою й зовсім нове фітоценотичне, створене, насамперед домінантами, середовище. Це середовище прийнятне для ряду інших ценопопуляцій, існування яких до появи домінантного шару було неможливим.

Отже, шар — це основна структурна, а разом з тим енергетична й середовищеутворююча частина фітоценозу, створювана ценопопуляцією домінанта або субдомінанта (іноді декількома кондомінантами) на всьому протязі дійсного або можливого змикання їхніх особин.

Потрібно розрізняти наступні шари у фітоценозах: 1) конституційні, або основні, що складаються із ценопопуляцій продуцентів, які розділяються за характером біоморф на шари деревні, чагарникові, напівчагарникові, трав'яні, мохові й лишайникові; 2) едафічні, що складаються в основному з редуцентів, ці шари попередньо можна розділити на міцелярні, утворені переважно міцелієм грибів, і мікробні; 3) виконуючі, із планктонних організмів. Кожний з перерахованих шарів у порядку сукцесії може змінитися тимчасовим, сукцесійним шаром.

Конституційні шари легко підрозділяються на яруси, які можуть бути різного ступеня зімкнутості. Деревний ярус в африканській савані звичайно не зімкнутий, ярус ксерофільних чагарників у чагарникових степах Східного Казахстану також не зімкнутий. Навпаки, у багатьох співтовариствах є зімкнутість органів рослин як у надземних, так і в підземних ярусах. Характер зімкнутості часто визначається самою формою домінуючих рослин (рис. 4).

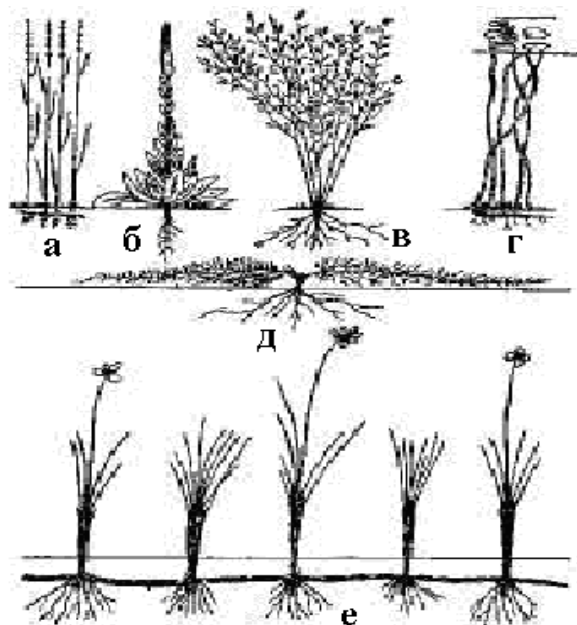


Рисунок 4 – Деякі біоморфи, що обумовлюють різні типи змикання: а – повне; б – нижнє; в – верхнє; г – надводно-донне; д – поверхневе; е – підземне.

Ярус являє собою таку частину шару, у якій перебувають органи, що несуть асимілюючі або адсорбуючі тканини рослин. Кожний шар автотрофних рослин має два яруси – верхній (асиміляційний або світловий) і нижній (адсорбційний або тінювий). У найпростішому випадку це шар з ярусу зелених сланей і ярусу розташованих під ним ризоїдів (наприклад, шар маршанції); у більше складному – шар дерев з верхнім ярусом, що складається зі стовбурів, гілок і великої кількості листя, і нижнім – з корінь, розгалужених на величезну кількість корінців, закінчення яких несуть масу кореневих волосків (рис. 5).

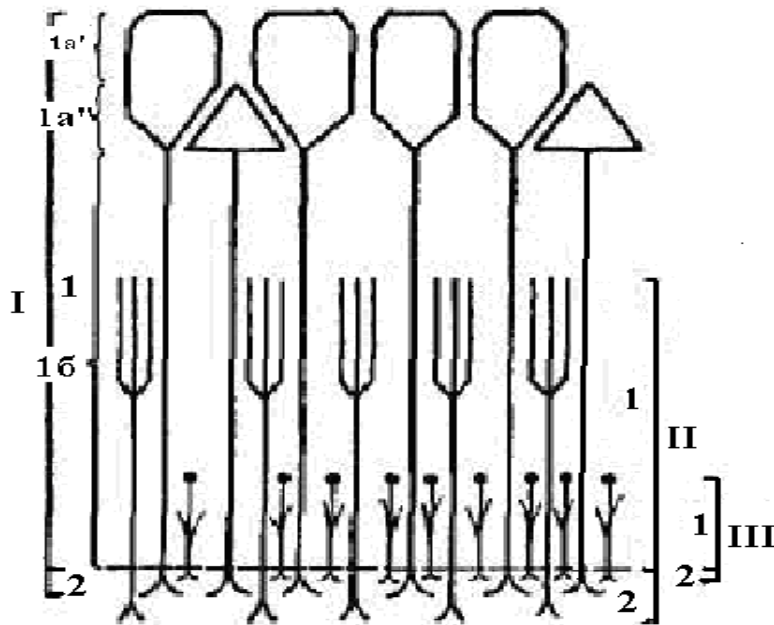


Рисунок 5 – Шари, яруси, пологи й біоценотичні горизонти. I – головний деревний шар: 1 – ярус деревостою, 1а – полог листя (1а' – верхній і 1а'' – нижній біогоризонти цього пологу), 1б – полог стовбурної й корової продукції, 2 – ярус коренів; II – другорядний шар чагарників: 1 – ярус надземний (чагарниковий), 2 – ярус коренів; III – другорядний шар трав: 1 – ярус надземний з пологами листків і суцвіть; 2 – ярус підземний (за Ю. П. Бяловичем зі змінами)

**Структурне вертикальне розчленовування фітоценозу на морфологічні окремість, що виділяються за вимогливістю видів до факторів навколишнього середовища, називається ярусністю.** При несприятливих умовах або в штучних агрофітоценозах ярусність спрощена (рис. 6).

Яруси позначають римськими цифрами, при цьому самий верхній ярус позначають цифрою I. В Українських лісах частіше зустрічаються чотирьох-, п'яти-, рідше багатоярусні фітоценози. Менш чітко бувають виражені яруси в трав'янистих співтовариствах. До позаярусної рослинності відносяться епіфіти та ліани.





Рисунок 6 – Двоюрусна структура аграрної екосистеми. Н – надземний ярус (монокультурний посів); П – підземний ярус (орний обрій ґрунту)

Число ярусів у надземній і підземній частинах фітоценозу визначається кількістю шарів, що входять до нього. Однак, потрібно мати на увазі, що яруси різних шарів (як у надземній, так і у підземній частинах) не завжди чітко розмежовані. У світлолюбних і менш світлолюбних лісових дерев вони можуть змикатися один з одним (вертикальна зімкнутість). Більше того, у ряді випадків яруси рослин різних екобіоморф можуть повністю збігатися (сполучені яруси). Це часто спостерігається, наприклад, у чагарникових степах (злаки й чагарники, особливо *Caragana pumila*, однієї висоти) або в напівчагарничкових пустелях (ксерофільні напівчагарнички та ефемероїдні трави). Однак, в обох випадках добре розмежовані підземні яруси цих шарів.

У рослинному покриві нашої країни, звичайно, розрізняють наступні яруси:

- дерев першої величини (15-20 м і вище);
- дерев другої величини (6-15 м);
- низьких дерев (до 6 м), напівдерев і високих чагарників;
- високих трав або чагарників середньої величини;
- середніх трав або низьких чагарників;
- низьких трав, чагарничків або напівчагарничків;
- наземних рослин, особливо мохів і лишайників.

У підземній частині трав'янистих рослинних співтовариств розрізняють три основні яруси:

- приповерхневих коренів, кореневищ і бульб, що належать: а) омброфітам, тобто рослинам дощового або конденсаційного надходження вологи; б) гідрофітам – рослинам надлишкового зволоження;
- середньоглибинних коренів і кореневищ, що використовують переважно капілярну вологу ґрунтів (трихогідрофіти);
- глибинних коренів і кореневищ, що використовують глибокі ґрунтові розчини – фреатофіти.

У лісових фітоценозах виділяють від чотирьох до семи підземних ярусів. Наприклад, I – коріння і кореневища папоротей та дрібних квіткових рослин; II – коріння і кореневища трав'янистих рослин; III – коріння чагарничків і напівчагарничків; IV – коріння кущів і підросту деревних порід; V – коріння дерев (рис. 7).

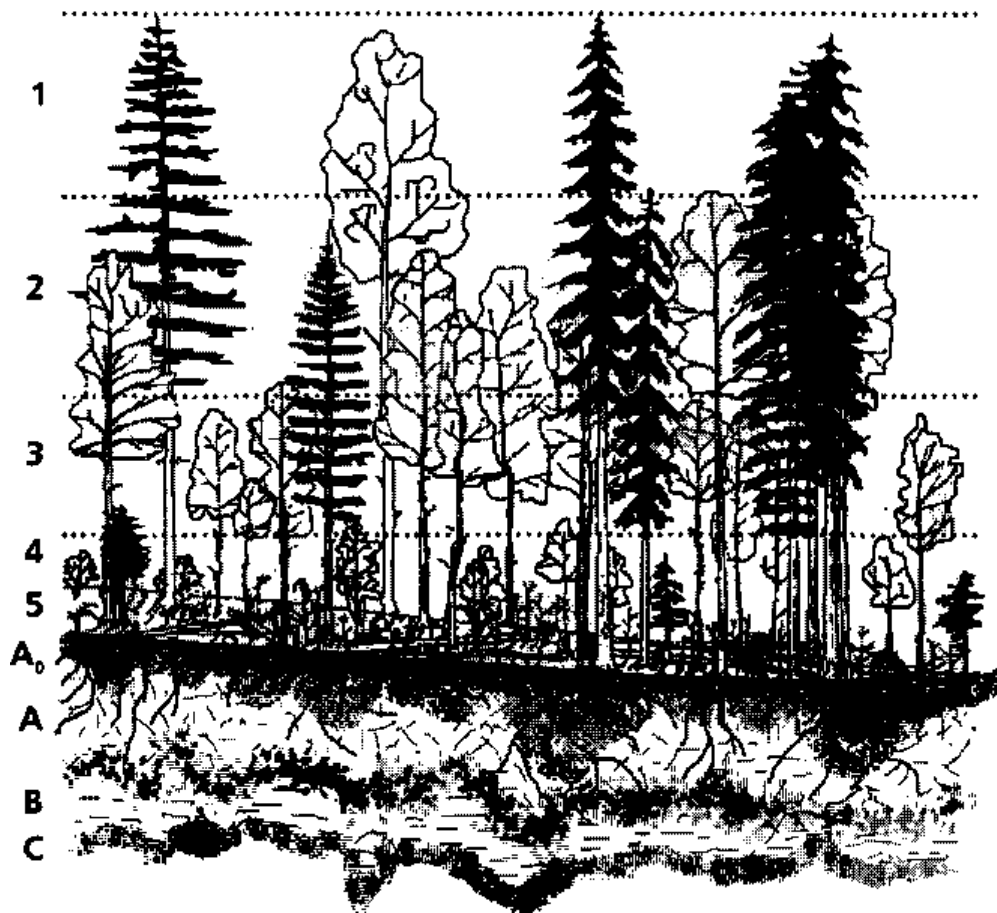


Рисунок 7 – Багатоярусна структура природної лісової екосистеми. Структура: 1-5 – яруси фітоценозу (едифікатор, субдомінанти, підлісок, надґрунтовий покрив); горизонти педоценозу ( $A_0$  – підстилка, повсть; А – гумусовий горизонт; В – ілювіальний горизонт; С – підґрунтя)

Основні відмінності аграрної екосистеми від природної за структурою й функцією (див. рис. 6 і 7):

**за структурою**

- замість багатовидового й багатоярусного фітоценозу, що постійно покриває поверхню ґрунту, вирощується одноярусна монокультура, яка покриває поверхню ґрунту 4-6 місяців на рік;
- замість мозаїчного рослинного покриву, що копіює просторову неоднорідність факторів середовища, формується геометрично правильне поле, зручне для роботи сільгосптехніки;
- замість генетичного профілю ґрунту з набором горизонтів, які змінюють один одного з глибиною, формується орний горизонт, відділений щільною плужною підшвою від іншого профілю, що майже не приймає участі в активному метаболізмі аграрної екосистеми;

**за функцією**

- замість замкненого більш як на 90% кругообігу речовин з механізмом підтримки й нагромадження пула елементів мінерального живлення формується розімкнута на 50% (і більше) майже проточна геохімічна система з пригніченням природних механізмів захисту елементів мінерального живлення від втрат;

- дисбаланс кругообігу елементів мінерального живлення (винос із урожаєм, відтік в атмосферу, гідросферу й літосферу елементів мінерального живлення, не затребуваних фітоценозом) приведе до виснаження й деградації ґрунту;

- аграрні технології звільняють із ґрунту надлишкову, в порівнянні з потребами фітоценозу, кількість елементів мінерального живлення, що провокує розвиток бур'янистої рослинності.

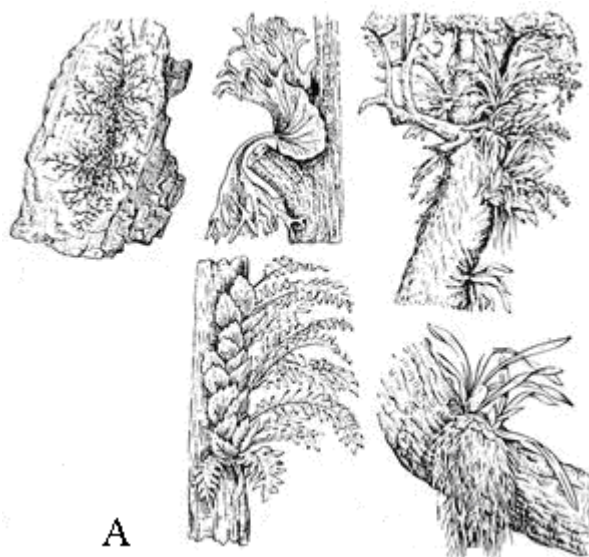
В агроценозах також існує ярусний розподіл між культурними рослинами й бур'янами. Комаров виділив наступні яруси:

- бур'янистих рослин, що перевищують висоту культурних;
- культурних рослин й рівних з ними бур'янистих;
- бур'янистих рослин нижче половини висоти культурних;
- невисоких і сланких бур'янистих рослин.

Л. Б. Колокольніков використав графічний метод і виділив 5 ярусів у посівах вівса. Запропоновані також інші варіанти ярусного розподілу. Окреме місце в агрофітоценозах займають рослини, що чіпляються й в'ються (берізка польова, горець березковидний, мишачий горошок). Вони відносяться до позаярусних (рис. 8). Питання ярусності агрофітоценозів має теоретичне та практичне (оптимальний добір культур й агротехніки вирощування) значення.

У ярусах розрізняють їх пологи та підпологи. За визначенням В. М. Сукачова, **полог – тимчасовий ярус фітоценозу, утворений молодими або пригнобленими рослинами**. Наприклад, різкою зміною екологічних факторів після вирубки лісу. Відповідно до думки Б. О. Бикова, в одному ярусі може бути декілька пологів (два-три), причому їхня кількість може змінюватись в залежності від сезону. Так, навесні на пирійному лузі ми знаходимо всього один полог, що складається з листків пирію, улітку вище його розвивається полог з його стебел і суцвіть. Ярус деревної породи за розташуванням крон дерев різної життєвості також можна розділити на два-три пологи. Нижче цих пологів розміщується підполог зі стовбурів, позбавлених живих гілок. Цьому відповідає й різний розподіл всіх життєвих і енергетичних функцій, зокрема фотосинтезу, а також запасів біомаси. Тобто, вся товща надземного й підземного ярусів та їх пологів взагалі може бути розчленована на біоценотичні горизонти. Наприклад, верхній полог домінуючих дерев у лісі (крони) у функціональному відношенні можна розділити на два горизонти: верхній з позитивним балансом фотосинтезу й нижній, що одержує меншу кількість фізіологічно-активної радіації, з урівноваженим або навіть негативним балансом фотосинтезу. Часто полог представлений одним біоценотичним горизонтом, наприклад, полог плаваючих листків латаття (*Nymphaea alba*). В остаточному підсумку, ярусність виражається в розподілі у фітоценозі біомаси.

У структурній організації фітоценозу виділяють і категорію підріст. **Підріст – сукупність молодих сіянців і дерев головних і другорядних лісоутворюючих порід, які з'явилися під пологом лісу**. До підросту відносять рослини старше 1 року або вище 10 см, які виникли самосівом й



А



Б

Рисунок 8 – Позаярусна рослинність: А – епіфіти; Б – ліани

мають висоту менш  $\frac{1}{2}$  висоти материнського деревостою.

Взаємодія між різними ярусами носить динамічний характер. Рослинність верхнього ярусу перехоплює світло, опади, гнітить ріст і розвиток рослин нижніх ярусів. Разом з тим, і нижні яруси істотно впливають на розвиток рослин верхніх ярусів. Наприклад, на лісовому мезотрофному або оліготрофному болоті із суцільним сфагновим покривом створюються несприятливі умови для розвитку деревного ярусу, сформованого болотною формою сосни звичайної. Сфагнум формує негативний баланс кисню, і сосна звичайна поступово усихає, зникає. Наявність у структурі фітоценозу пологую й підросту говорить про його динамічність у просторі й часі, про тенденцію якомога повніше використовувати територію.

### 3.4 Розміри та межі фітоценозу

Розміри співтовариств суши дуже сильно залежать від зовнішніх умов: від зональних особливостей, клімату, рельєфу, геології й гідрології. У зв'язку з цим, великі фітоценози зустрічаються лише в плакорних умовах.

**Площа, що служить для виявлення основних ознак фітоценозу, називається мінімальною.** Важливо визначити мінімальні межі фітоценозу. Звичайно, що за основний критерій має бути взята висота  $h$  домінуючих у фітоценозі рослин і дальність їх середовищеутворюючого впливу на навколишній простір. Відомо, що вплив зімкнутої лісосмуги на швидкість вітру може бути на відстані, що не перевищує в 30 разів її висоту. Інші її впливи (затінення, зміна вологості і температури повітря та ґрунту, вплив опадів на ґрунтоутворення та ін.) менш значні. Тому умовно можна вважати за дальність впливу на середовище домінантів відстань, яка дорівнює їхній 5-кратній висоті. Така відстань і може бути прийнята за діаметр зімкнутого лісового фітоценозу мінімальної величини. У тому випадку, коли рослини в головному ярусі не такі високі, їх середовищеутворюючий вплив зменшується пропорційно зниженню їхнього росту (або біомаси) і найменший діаметр співтовариства вже не буде відповідати 5-кратній висоті головного ярусу. Як показали численні спостереження, для співтовариств із висотою  $h$  головного ярусу більше 10 м може бути прийнятий множник  $k$ , рівний 5, при висоті від 5 до 10 м він має бути збільшений вдвічі – 10, при 1-5 м – утричі – 15, при 0,5-1 м – у чотири рази – 20 і при висоті ярусу, меншої 0,5 м, – вп'ятеро – 25.

Окрім того, середовищеутворюючий вплив знижується при зменшенні проективного покриття  $p$  головного ярусу. Це також збільшує мінімальні розміри фітоценозу й повинне прийматися до уваги. Для орієнтування можна використовувати наступну емпіричну формулу, відповідно до якої найменший діаметр  $d$  фітоценозу дорівнює:

$$d = h \frac{100 k}{p}.$$

Порядок одержуваних з її допомогою мінімальних величин фітоценозів наведений у таблиці 1.

Межі фітоценозів можуть мати різну конфігурацію, а їхня розмежованість може бути або більш, або менш чіткою. Вирішення цього питання призвело до виникнення двох протилежних поглядів. Одні вчені (Раменський) вважали, що фітоценози «безперервні», і визначення меж між ними – «зовсім дозвільне заняття». Пізніше Л. Г. Раменський писав, що ми все-таки «нерідко спостерігаємо в природі різкі межі ценозів». Інші (Du-Rietz, Сукачов) затверджували, що межі між фітоценозами, як правило, досить різкі. Але при цьому теж робили застереження, що, наприклад, при поступовій зміні умов між фітоценозами спостерігаються поступові переходи (Сукачов) і що, подібно видам, і рослинні співтовариства бувають «гарні» і «погані» (Du-Rietz).

Таблиця 1. – Діаметри (d) фітоценозів мінімальних розмірів, висота (h) і проективне покриття (p) головних ярусів

Співтовариство	h, м	p, %	d, м
Ліс	25	80	156
Те ж	15	80	94
Фісташкова напівсавана	6	20	300
Луг	1,20	90	16,5
Напівчагарничкові пустелі	0,15	50	75
Те ж	0,15	25	150

Це, безсумнівно, так. Більше того, потрібно розрізняти стабільні межі фітоценозів і сукцесивні, коли вони є перехідною мікрозоною (або екотоном), на території якої відбувається сукцесія.

У загальному ж потрібно розрізняти наступні типи меж.

**Різкі межі (прямолінійні суцільні)**, які спостерігаються як при раптовій зміні зовнішніх умов, так і без неї. Часто спостерігаються на стику рік та їхніх припливів, у підніжжя гір. Такі межі мають культурні угіддя. Особливо часто різкі межі спостерігаються у фітоценозів з домінантом, що утворює сильно відмінне від сусідніх співтовариств фітоценотичне середовище, до якого пристосована велика кількість видів рослин і тварин.

**Мозаїчні межі** відрізняються тим, що у місці контакту двох фітоценозів (на їхніх територіях) спостерігаються включення окремих (інтерсеріальних) парцел із домінантних шарів сусіда. О. О. Ніценко, який вивчав ці явища, писав, що в такому випадку межі здебільшого «порізані й при великомасштабному картуванні нагадують карту морського берега з архіпелагом прилеглих островів». Він уважав, що мозаїчні межі зустрічаються частіше, ніж різкі й дифузійні. Наприклад, мозаїчне вкраплення ялинників серед соснових і вільхових лісів.

**Каймісті межі** відрізняються від мозаїчних наявністю на межі фітоценозів мікрозони (однієї або декількох) зі співтовариства (або співтовариств), якісно відмінних від тих, які граничать один з одним.

Г. І. Танфільєвим були описані, наприклад, такі окраїни верхівкових боліт, де на межі двох фітоценозів розвивалися ценози осок і *Drepanocladus fluitans*, які відрізнялися від них. В аналогічних умовах Н. Я. Кац описав ценоз *Carex vesicaria*. О. О. Ніценко докладно описав каймісту межу верхівкового болота.

**Дифузійні межі** фітоценозів відрізняються поступовою просторовою зміною одного ценозу іншим, тобто мають широкі перехідні мікрозони. Найчастіше ми знаходимо їх у співтовариств, утворених не домінантами, а кондомінантами. Характерні для болотних, степових, лугових фітоценозів. Причиною є геоморфологічні, едафічні, гідрологічні та ін. екологічні фактори, які спричиняють розвиток і проникнення окремих видів на суміжні території ценозів.

Методи вивчення меж фітоценозів. Звичайно, що межі різкі, мозаїчні й каймісті можна легко виявити й нанести на карту. Інша справа, коли перед

нами дифузійні межі. Для їхнього виявлення потрібний більш ретельний аналіз як фітоценозів, що межують, так і тих територій, якими проходять межі. Може бути застосовані трансектний метод і метод майданчиків для встановлення коефіцієнтів спільності.

Для точного встановлення меж співтовариств можна вдаватися до дослідження особливостей фітоценотичного середовища в прикордонних ділянках. Особливо гарні результати дає вивчення таких елементів, як склад ґрунту, температури й вологості повітря у фітоценозах тощо. При цьому може бути встановлена ширина меж і визначений показник їх відносної різкості:

$$T = \frac{F_1 + F_2}{2a},$$

де  $a$  – ширина межі;

$F_1$  і  $F_2$  – ширина поділюваних нею фітоценозів.

### 3.5 Флористичний склад фітоценозу

Важливими ознаками, що характеризують флористичний склад фітоценозу є видовий склад, кількість видів, кількісне співвідношення видів.

Видовий склад тією чи іншою мірою відбиває історію формування фітоценозу. Так, у ялинових лісах іноді зустрічається анемона дібровна, що свідчить про те, що раніше на цій території були дубові ліси. Анемона пристосувалася до нових умов. Наявність цього виду вказує на те, що зміна дуба ялиною відбулася не дуже давно й ще не привела до сильної зміни ґрунтових та інших умов.

Установити повний флористичний склад – завдання дуже важке, воно потребує різнобічних знань. **Найменша площа, на якій ростуть основні види фітоценозу, називається мінімальною площею виявлення флористичного складу.** Для різних фітоценозів вона різна. В основному вважається, що для луку вона становить 4 м<sup>2</sup>, для лісу – 400 - 500 м<sup>2</sup> (іноді – 1000 - 2500 м<sup>2</sup>), для мохів – 0,25 - 0,5 м<sup>2</sup>. Думки різних учених із приводу розмірів мінімальної площі виявлення флористичного складу різні.

**Кількість видів на одиницю площі називають видовою насиченістю фітоценозу.** Найбільшу видову насиченість мають дощові тропічні ліси – гілеї. Кількісне співвідношення видів у фітоценозі визначає його господарську цінність.

Основними причинами, що обумовлюють флористичне багатство фітоценозу, є.

1) Геологічне минуле й фізико-географічні умови місцевості. У тропічних і субтропічних зонах, де збереглися види третинного й ранньочетвертинного періодів, флористична насиченість фітоценозів вище, ніж у зонах помірною клімату.

2) Едафічні умови місцезростання. Видова насиченість фітоценозу залежить від родючості ґрунтів, їхнього рН.

3) Зміна екологічних умов. Зміни, особливо різкі, можуть привести до



зміни видового складу фітоценозу. Наприклад, у місцях вирубки лісу зменшується кількість тінюлюбних і тінювитривалих видів. Зміна світлового режиму за вегетаційний період призводить до зміни трав'янистих рослин під пологом листопадних дерев.

4) Ценотичні властивості видів. Між рослинами існує конкуренція за світло, воду, тепло, поживні речовини.

5) Алелопатичний ефект. Вплив як безпосередньо прижиттєвих виділень рослин, так і речовин, що утворюються при розкладанні відмерлих органів. Роль різних виділень не однакова в різних природно-географічних зонах. Вона залежить і від видових особливостей рослин. Так, наприклад, у лісовій і лісостеповій зонах у лісонасадженнях, а також в агроценозах основна роль у взаємодіях рослин належить кореневим виділенням, а в середземноморському кліматі каліфорнійських чапаралей у чагарникових співтовариствах із шавлії – летучім виділенням з листків, у співтовариствах з мучниці сизої й мучниці золотавої – водорозчинним виділенням з листків і опадів, у співтовариствах з аденостоми пучкуватої – водорозчинним виділенням з листків. Алелопатія, як кругообіг фізіологічно-активних речовин у ценозах, належить до потужних явищ природи, що визначають зміну рослинності, склад мікробного населення ґрунтів, довговічність і продуктивність насаджень. Зокрема, лісових насаджень, створюваних у степу.

### 3.6 Розміщення особин і парцелярна структура фітоценозів

Розміщення особин кожної популяції залежить від дуже багатьох факторів: біологічних особливостей виду (способів розмноження й поширення плодів і насіння), випадковості розміщення зачатків, екологічних умов.

Розміщення особин у домінантних ценопопуляціях, як правило, більш рівномірне, ніж у субдомінантних та інгредієнтних.

Важливо розрізняти, по-перше, випадковий розподіл особин, при якому кожна особина мала рівну з іншими можливість зайняти будь-яке місце у фітоценозі, хоча найчастіше через те, що багато з них уже зайняті, повна випадковість розподілу не може бути реалізована; по-друге, контагіозний розподіл, коли особини утворюють скупчення, тобто в одних ділянках фітоценозу мають скупченість у вигляді груп і плям, в інших вони присутні в незначній кількості, в третій відсутні. Тільки в агроценозах можна зустріти третій тип регулярного розподілу – шахова посадка рослин. Контагіозний розподіл зустрічається найбільш часто. Бувають досить складні випадки його прояву, наприклад, у полігональних тундрах, на скельних поверхнях і на кам'янистих схилах (рис. 9).



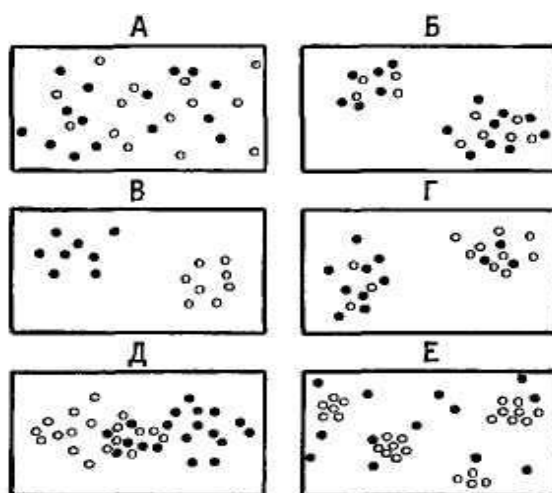


Рисунок 9 – Шість типів розміщення особин двох ценопопуляцій: А – дифузійне несеґреговане (нероз'єднане); Б – групове несеґреговане; В – групове сеґреговане; Г – групове частково сеґреговане; Д – дифузійне частково сеґреговане; Е – частково згруповане й частково сеґреговане (за Грейг-Смітом)

Природно, що загальна картина розміщення особин складніше при розгляді не однієї, а двох або декількох популяцій, особливо тоді, коли проявляється дія їхньої сполученості одна з одною. На рисунку 9 показані основні варіанти розміщення особин двох ценопопуляцій.

### 3.7 Класифікації життєвих форм

Життєві форми рослин вивчають не тільки з погляду особливостей морфології та екології рослин, але й з позицій обліку форм їхнього існування один з одним в одному фітоценозі. Розроблено кілька класифікацій, заснованих на ознаках рослин, важливих для їхніх взаємодій у фітоценозі. Одна з перших належить Г. М. Висоцькому. Він серед степових рослин виділив стрижнекореневі, щільнодерновинні з мочкуватою кореневою системою, кореневищні й цибулинні рослини. Перші дві групи він назвав «сиднями», підкреслюючи, що їхні особини практично не переміщуються за площею фітоценозу.

**Фітоценотична класифікація життєвих форм.** У сучасній фітоценології широко використовується система життєвих форм, що відбиває структуру фітогенних полів рослин. Поняття «фітогенне поле» увів О. О. Уранов (1965), що розумів під цим терміном простір, параметри якого перетворені життєдіяльністю рослин. Ступінь зміни цих параметрів (освітленості, сили вітру, складу опаду та ін.) характеризує напруженість фітогенного поля, що досягає максимальної величини в місцях, де зосереджені надземні органи рослини. З урахуванням характеру розміщення цих органів у рослинному співтоваристві виділені моно-, полі- і ацентричні життєві форми (біоморфи). **Моноцентричні біоморфи** мають лише один центр впливу на середовище, тобто вегетативно нерухомі. Це дерева, стрижнекореневі й щільнодерновинні трав'янисті багаторічники, однолітні трави (рис. 10).

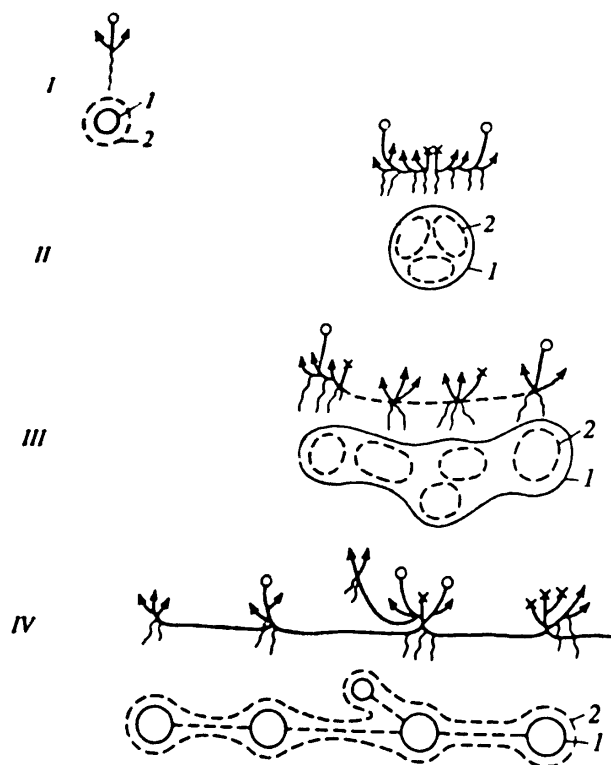


Рисунок 10 – Фітоценотична класифікація життєвих форм рослин:  
 I – моноцентрична (стрижнекоренева рослина); II – неявнополіцентрична (дерновинна рослина); III – неявнополіцентрична (короткокореневищна рослина); IV – явнополіцентрична (довгокореневищна рослина)

**Поліцентричні біоморфи** вегетативно рухливі й мають декілька центрів активного впливу на рослинне співтовариство. Це чагарнички, багато чагарників, корененащадкові, довгокореневищні, столоноутворюючі рослини. Їхні надземні модулі (кущики, нащадки, пагони тощо) зв'язані комунікаційними органами (кореневищами, коріннями, столонами), розташовуються відносно далеко друг від друга й створюють відповідно багато центрів високої напруги фітогенного поля. Надземні органи **ацентричних біоморф** представлені численними літньозеленими листками й ефемерними генеративними пагонами, а підземні органи – густою мережею кореневищ, що переплітаються (наприклад, у конюшини повзучої, папороті-орляка). Ці біоморфи не мають виражених центрів тривалого впливу на середовище, їхні фітогенні поля характеризуються відносно рівномірною напруженістю по всій площі, зайнятій рослиною.

Співвідношення всіх підземних і надземних органів рослин, напрямок їх росту, тривалість життя, розміщення бруньок відновлення визначають характер життєвої форми рослини.

**Еколого-ценотична класифікація.** За класифікацією Раункієра існує п'ять основних життєвих форм рослин (біоморф) (рис. 11).

Фанерофіти (Ph) – група рослин, бруньки відновлення у яких знаходяться високо над рівнем ґрунту (20 см і вище). Це переважно дерева й чагарники. Але є трав'янисті фанерофіти – рослини тропічних лісів, в них бруньки відновлення не захищені (наприклад, бегонія).

Хамефіти (Ch) – рослини, бруньки відновлення у яких знаходяться над поверхнею ґрунту, але не вище 20-30 см, що забезпечує зимівлю під захистом снігового покриву. До хамефітів відносяться маленькі чагарнички, рослини-подушки та деякі трави зі сланким стеблом.

Гемікриптофіти (Hk) – об'єднують рослини, бруньки відновлення у яких знаходяться на рівні ґрунту і взимку захищені листковим опадом та снігом. До цієї групи належить більшість трав'янистих рослин.

Криптофіти (K) – рослини, бруньки відновлення у яких знаходяться або під ґрунтом (геофіти), або під водою (гідрофіти). Геофіти – трав'янисті багаторічники, для яких характерне запасання значної кількості поживних речовин у бульбах, цибулинах, кореневищах.

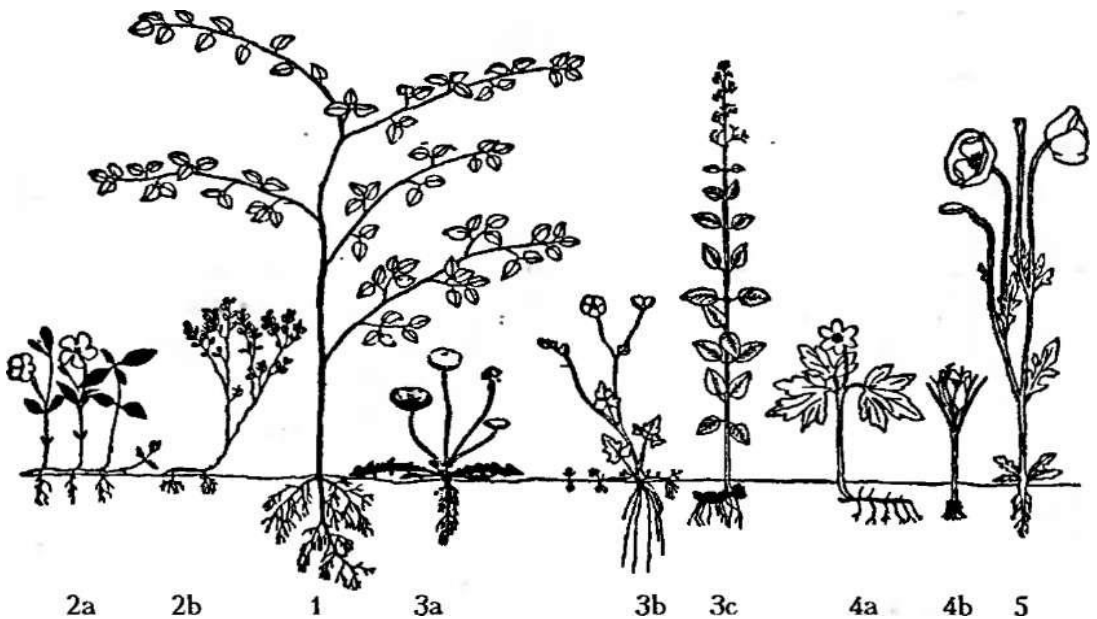
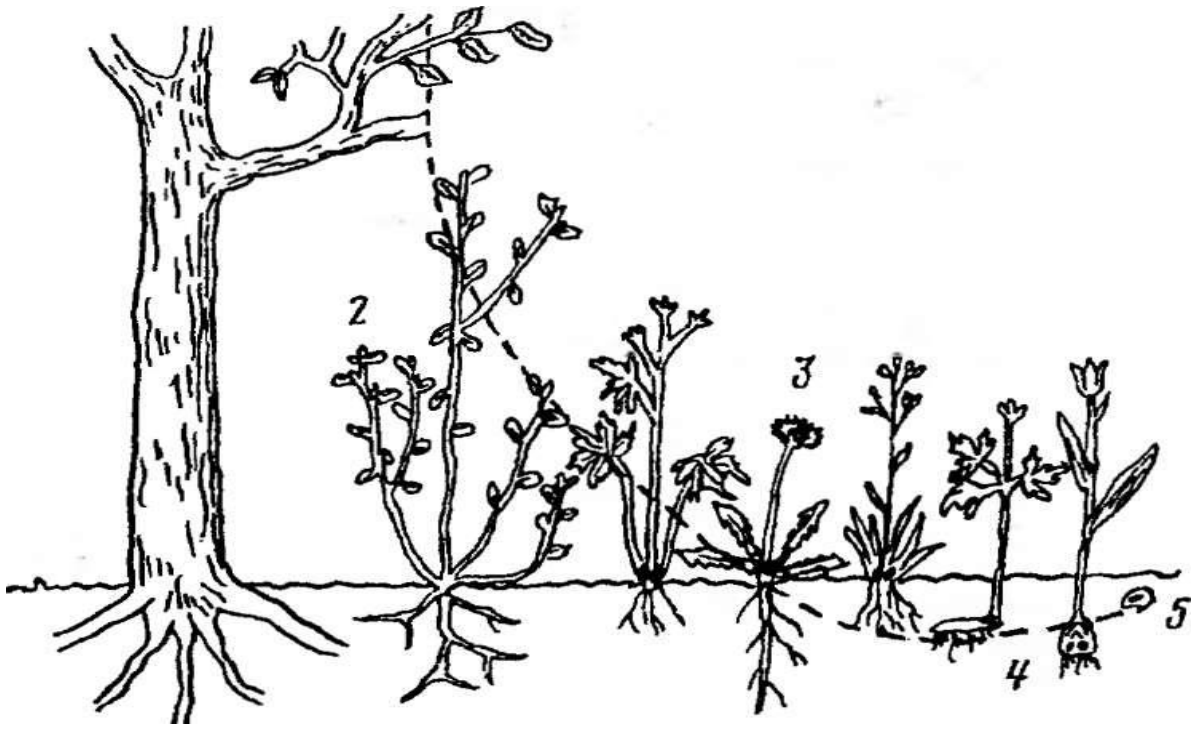
Терофіти (Tr) – однорічні рослини, що переживають несприятливі умови (холодну зиму або посушливе літо) у вигляді насіння або спор.

**Еколого-морфологічна класифікація.** Класифікація життєвих форм рослин за І. Г. Серебряковим:

- дерева;
- кущі;
- кущики;
- напівкущі та напівкущики;
- трав'янисті полікарпіки;
- трав'янисті монокарпіки (малорічники та однорічники).

Деревинні рослини поділяють на дерева, кущі й кущики. У дерева наявна головна вісь, що росте інтенсивніше за інші – стовбур, і бокові осі – гілки, що утворюють крону. Чагарники відрізняються від дерев тим, що протягом життя формується не один стовбур, а декілька. Спочатку утворюється один стовбурець, біля його основи зі сплячих бруньок виникає зона кущіння та формуються бічні пагони, які часто переростають і заміщують головний. Кущики на відміну від кущів більш низькорослі, звичайно не більше 50 см, вісі відносно недовговічні – у середньому 5-10 років, хоча кущики можуть жити сотні років. Для кущиків характерна наявність підземних кореневищ, завдяки яким вони швидко захоплюють територію.

Проміжною групою між деревинними й трав'янистими рослинами є напівдеревинні, до яких відносяться напівкущі та напівкущики. Вони характеризуються тим, що надземні пагони в них частково здерев'янілі. Нижні частини пагонів із бруньками відновлення багаторічні, а верхні частини щорічно відмирають.



1 – фанерофіт; 2а і 2б – підтипи хамефітів; 3а, 3б і 3с – підтипи гемікриптофітів; 4а і 4б – підтипи криптофітів; 5 – терофіт. Зверху чорним показано зимуючі бруньки відновлення (пунктирна лінія – рівень їх розташування).

Рисунок 11 – Життєві форми за Раункієром

В цілому, у багатовидових рослинних угрупованнях представлені рослини, які належать до різних життєвих форм, що дозволяє їм займати усі наявні екологічні ніши.

### ? Питання і завдання для самоконтролю

1. Характеристика якої просторово-розділеної меншої одиниці фітоценозу наведена нижче: за об'ємом вона може дорівнювати фітоценозу, але відрізняється від останнього флористичними, ценотичними та екологічними особливостями, насамперед участю співедифікаторів, геоморфологічними умовами, гідрологічним і повітряним режимом ґрунту тощо.

А – субфітоценозу;

Б – фрагменту фітоценозу;

В – мікроценозу.

2. Надайте визначення. Фітоценоз – це .....

3. Міцелій грибів утворює:

А – конституційні шари;

Б – едафічні шари;

В – виконуючі шари.

4. Наведіть приклад ярусного розподілу в агрофітоценозі.

5. Які основні відмінності аграрної екосистеми від природної за структурою й функцією?

6. Тимчасовий ярус фітоценозу, який утворений молодими або пригніченими рослинами, називають:

А – полог;

Б – підріст;

В – підлісок.

7. Поясніть фразу: взаємодія між різними ярусами носить динамічний характер.

8. Надайте визначення. Фітоценотип – це .....

9. Наведіть приклади видів-едифікаторів змішаного лісу помірної зони.

10. Розподіліть нижченаведені рослини за фітоценотипами:

А – фітоценотип віолентів;

Б – фітоценотип патієнтів;

В – фітоценотип експлерентів.

Очерет звичайний, жовтець повзучий, дуб звичайний.

11. Зарості сальвінії плаваючої відносяться до категорії:

А – конекторів;

Б – патулекторів;

В – дензекторів.

12. За контурним окресленням розрізняють ..... межі фітоценозу.

Перерахуйте.

13. Площа, яка слугує для виявлення основних ознак фітоценозу, називається.....

14. Наведіть формулу, за якою обчислюють найменший діаметр фітоценозу.

15. Які методи вивчення меж фітоценозів Вам відомі?
16. Причини, що зумовлюють флористичне багатство фітоценозу:
- А – алелопатичний ефект;
  - Б – ценотичні властивості видів;
  - В – фізико-географічні умови місцевості;
  - Г – зміна екологічних умов;
  - Д – едафічні умови місцезростання;
  - Е – усі відповіді вірні.
17. Найбільш часто зустрічається розподіл особин:
- А – випадковий;
  - Б – контагіозний;
  - В – регулярний.
18. До якої життєвої форми за Раункієром відносяться: пирій повзучий, картопля, пшінка весняна?
19. Згідно із класифікацією життєвих форм Раункієра рослини, які переживають несприятливий період у вигляді насіння, відносяться до:
- А – фанерофітів;
  - Б – хамефітів;
  - В – гемікриптофітів;
  - Г – криптофітів;
  - Д – терофітів.
20. Що Ви розумієте під терміном «фітогенне поле»?
21. Наведіть приклади поліцентричних біоморф.
22. Еколого-морфологічна класифікація життєвих форм була запропонована:
- А – І. Г. Серебряковим;
  - Б – Г. М. Висоцьким;
  - В – О. О. Урановим;
  - Г – В. М. Сукачовим.

## Тема 4. Структурна організація фітоценозу. Сезонні зміни фітоценозів

### План

4.1 Добові та сезонні зміни фітоценозів.

4.2 Різнорічні зміни фітоценозів (флюктуації).

4.3 Сукцесії.

Фітоценози постійно змінюються у часі, тому що їх структура та функції пристосовуються до добових, сезонних, різнорічних змін умов середовища. Т. О. Работнов, Б. М. Міркін та Л. Г. Наумова називають ці явища циклічними змінами рослинних угруповань.

### 4.1 Добові та сезонні зміни фітоценозів

Добові зміни відіграють порівняно незначну роль в житті угруповань і проявляються, здебільшого, у зміні їх архітекtonіки за рахунок рухів листків, суцвіть та ін. У багатьох видів рослин існують певні добові ритми цвітіння, що зумовлює їх біологічну ізоляцію, знижує конкуренцію за комах-запилювачів: одні рослини розкривають квітки у першій, а інші – у другій половині дня.

Особливі зміни відбуваються в угрупованнях річкового планктону: вдень захищаючись від прямих сонячних променів рослини розміщуються у товщі води, а в міру зниження освітленості – ввечері та вранці – концентруються у верхньому шарі води.

Більш важливе значення для наземних фітоценозів має сезонна мінливість навколишнього середовища, яка викликала відповідні зміни в угрупованнях.

Сезонна форма динаміки фітоценозів – це адаптивні реакції на зміни стану екотопу та тваринного населення фітоценозу. Особливістю таких процесів є зворотність.

До складу рослинних угруповань входять групи видів з різними циклами сезонного розвитку, що є причиною багаторазової зміни зовнішнього вигляду угруповань протягом сезону. Ця особливість фітоценозів добре виражена в широколистяних лісах, де до розпускання листків на деревах, надземний покрив складається з ефемероїдів. Для лук і степу характерна неодноразовість зацвітання рослин. Наприклад, у заповіднику "Стрілецький степ", що зберіг залишки барвистих північних лучних степів на чорноземах, почергово зацвітають сон-трава (*Pulsatilla nigricans* Storck.) з фіолетовими квітками, горицвіт весняний (*Adonis vernalis* L.) – з жовтими, шавлія лучна (*Salvia pratensis* L.) – з синіми, королиця звичайна (*Leucanthemum vulgare* Lam.) – з білими квітками. Таким чином, зацвітаючи почергово, ценопопуляції знижують конкуренцію за комах-запилювачів і рівномірно використовують ресурси середовища. Фенологічні зміни – важлива ознака, яка є проявом адаптації до клімату та ґрунтових умов.

Вивчення сезонної ритміки фітоценозів важливе при організації сінокісного, пасовищного та лісового господарства. Відомо, що накопичення поживних речовин у рослин тісно пов'язане з циклами сезонного розвитку. До моменту цвітіння у рослин відмічається найвищий вміст протеїну – важливого

елементу корму тварин. В період плодоношення поживні речовини концентруються в насінні, а листки та стебла грубіють, їх поживна цінність знижується.

Зміна сезонного стану фітоценозів у період посухи та високих температур особливо виражена у саванах. Тобто, за сезонами змінюється кількість видів, що знаходяться у стані спокою (сезонні зміни спектрів життєвих форм).

Навіть у тропічних дощових лісах, де умови зростання (тривалість дня, температура, зволоження) залишаються майже незмінними протягом року, прослідковується періодичність у життєдіяльності окремих видів. П. Річардс відмічає, що у тропічних лісах більшість видів є вічнозеленими тому, що листки в них ніколи не опадають повністю і багато з них цвіте майже цілий рік. Не зважаючи на це, багато видів мають періоди «спокою» та видимої активності.

За І. В. Борисовою, розрізняють такі **основні феноритмотипи**, тобто типи рослин, що відрізняються за строками проходження фенологічних фаз:

I. Триваловегетуючі:

1) Вічнозелені (листки функціонують більше року).

2) Літньо-зимовозелені (на протязі сезону відбувається зміна листків, але зимують рослини під снігом із зеленими листками, здатними до життєдіяльності, коли настануть теплі дні).

3) Літньо-зимовозелені з короткочасним періодом осіннього спокою.

4) Осінньо-зимово-веснянозелені з короткочасним періодом літнього спокою.

5) Весняно-літньо-осінньозелені з періодом зимового спокою.

II. Коротковегетуючі:

6) Весняно-осінньозелені з періодом літнього та зимового спокою.

7) Весняно-ранньолітньозелені з періодом літньо-осінньо-зимового спокою (геміефемероїди).

8) Літньо-осінньозелені з періодом зимово-весняного напівспокою.

III. Ефемерні:

9) Веснянозелені з періодом літньо-осінньо-зимового спокою (справжні ефемери та ефемероїди)

10) Літньозелені з періодом осінньо-зимово-весняного спокою.

Т. О. Работнов запропонував виділяти три групи рослин, що розрізняються між собою за сезонною стійкістю у визначенні структури фітоценозів:

1) рослини, що мають незмінні надземні органи, включаючи листки та утвори, що їх замінюють, – вічнозелені дерева, кущі, кущики, а також мохи та лишайники. Структура ярусів, утворених рослинами цієї групи, залишається еталонном протягом року або змінюється дуже мало;

2) рослини, що мають сезонно стійкі системи осьових органів, у яких різко змінюється наявність листків – листопадні дерева, кущі, кущики. Такі види круглий рік приймають участь у визначенні структури ярусів, але їх роль залежить від того, у якому стані вони знаходяться (з листками чи без них);



3) рослини, які щорічно заново утворюють надземні органи. Дана група представлена трав'янистими рослинами багатьох феноритмотипів.

Протягом вегетаційного сезону флористичний та екобіоморфний склад фітоценозів не змінюється, але чисельність особин та вікова структура ценопопуляцій – компонентів фітоценозів, істотно коливаються. Це зумовлено нерівномірною появою та відмиранням особин протягом року, а також переходом з одного вікового стану в інший, з активного стану в стан спокою і навпаки. Особливо різкі коливання чисельності і складу ценопопуляцій у однорічників.

Для трав'янистих фітоценозів та синузій характерні сезонні зміни продуктивності: наростання маси надземних органів до певної межі (кульмінація формування травостою), а потім її поступове зниження.

#### 4.2 Різнорічні зміни фітоценозів (флюктуації)

Різнорічні зміни угруповань (флюктуації) стосуються, як правило, співвідношення їх компонентів та загальної продуктивності. За причинами, що викликають флюктуації, Т. О. Работнов поділяє їх на такі типи:

1) **екотопічні**, пов'язані зі зміною по роках метеорологічних, гідрологічних та інших умов екотопу;

2) **антропогенні**, зумовлені різними за формою та інтенсивністю впливами людини;

3) **зоогенні**, викликані різним впливом фітофагів та землерийних тварин;

4) **фітоциклічні**, пов'язані з особливостями життєвого циклу деяких видів рослин та насінним або вегетативним розмноженням, нерівномірним з року в рік;

5) **фітопаразитичні**, зумовлені періодичним розмноженням паразитичних грибів та ін.

Кожний рік є своєрідним за метеорологічними умовами, кількістю атмосферних опадів та їх розподілом. З року в рік змінюється кількість атмосферних опадів та температурний режим. Щорічні зміни гідрологічного режиму відображаються на кількості та складі ґрунтового повітря, що, разом з різноманітністю температурного режиму, впливає на мікробіологічну активність ґрунтів.

Зміни середовища, у якому зростають рослини, та діяльності ґрунтових мікроорганізмів, призводять до варіювання темпів накопичення органічних речовин в ґрунті та їх мінералізації і як наслідок – варіює забезпеченість рослин елементами живлення. Це, у свою чергу, впливає на накопичення фітоценозами біомаси. З роками змінюються фітоклімат, світловий режим, чисельність та життєдіяльність тварин, що входять до складу біоценозу.

Виразність **екотопічних флюктуацій** залежить від особливостей клімату окремих регіонів. У регіонах з різко континентальним кліматом флюктуації проявляються сильніше, ніж у регіонах з океанічним кліматом.

Рослини з багаторічними надземними пагонами реагують на зміну метеорологічних умов з року в рік не так різко, як трав'янисті рослини.

Тому екологічні флюктуації у лісах менше виражені, ніж на луках та у степах, а у лісових ценозах найбільш значні флюктуаційні зміни відбуваються у трав'янистій синюзі.

**Фітоциклічні флюктуації** пов'язані з особливостями біологічних ритмів рослин, які утворюють даний фітоценоз. Рослини, що здатні домінувати в окремі роки завдяки особливостям життєвого циклу або своєрідності взаємовідносин з консортами, називаються **ценофлюктуантами**.

Так, наприклад, конюшини лучна (*Trifolium pratense* L.) та червонувата (*T. rubens* L.), як правило, приймають незначну участь у формуванні лучних фітоценозів. Але в окремі роки, коли умови зростання для них особливо сприятливі, відбувається масове перетворення їх, до цього часу пригнічених особин, у добре розвинуті, з багатьма генеративними пагонами. Конюшини стають домінуючими рослинами, але тривалість періоду переважання конюшин не перевищує 1-2 роки.

Інколи фітоциклічні флюктуації проявляються тільки на невеликих ділянках, де відбулося обнасення певного виду та масове приживання його проростків. Це спостерігається у моно та олігокарпічних зонтичних – дягеля (*Archangelica officinalis* Hoffm.), борщівника сибірського (*Heracleum sibiricum* L.). Дуб звичайний рясно плодоносить, в середньому, один раз за чотири роки, після чого у фітоценозі спостерігається багато його проростків.

Найчастіше **зоогенні флюктуації** пов'язані з динамікою чисельності комах-фітофагів та мишовидних гризунів. У роки масового розмноження фітофагів та землерійів відбувається порушення фітоценозів, а в роки, коли чисельність цих груп тварин незначна, фітоценози відновлюються. Інколи, наприклад, у лісах під час масового розмноження тварин, що поїдають листя дерев (гусениці комах), порушення відбувається тільки в одному ярусі, що може сприятливо вплинути на рослини інших ярусів.

Зоогенні флюктуації мають циклічний характер. Коливання чисельності тварин тісно пов'язане з щорічними змінами метеорологічних та гідрологічних умов, що впливає на тварин як безпосередньо, так і опосередковано, через коливання у складі та продуктивності фітоценозів.

Діяльність людини викликає флюктуації, якщо інтенсивність та форма її впливу змінюються за роками. **Антропогенні флюктуації** завжди поєднуються з екологічними та іншими флюктуаціями. Більше того, вплив людини змінює вплив метеорологічних та інших факторів на фітоценози.

Наприклад, у степах посуха більш негативно впливає на фітоценози, де проводиться інтенсивне випасання худоби, ніж на пасовищах з меншим навантаженням.

### 4.3 Сукцесії

Кожний фітоценоз рано чи пізно замінюється іншим фітоценозом або зникає внаслідок антропогенного впливу. Здатність до змін – одна з важливих

властивостей фітоценозів, пов'язана з тим, що вони є відкритими системами, які знаходяться під впливом зовнішніх факторів, а також із здатністю фітотрофів і їх консортів змінювати внаслідок своєї життєдіяльності умови їх місцезростання. Незворотні зміни рослинного покриву, що проявляються у заміні одних фітоценозів іншими, отримали назву сукцесій.

Перші праці, присвячені динаміці рослинності (синдинаміці), належать академіку К. Беру. У 40-х роках ХІХ століття він описав первинні сукцесії заростання субстратів при таненні льодовиків.

У ХХ столітті наука про рослинні угруповання пережила справжній «динамічний бум». Важливу роль у розвитку теорії сукцесій відіграли праці дослідників Ф. Клементса, А. Тенслі, В. Людї. В. М. Сукачов вивчав всі можливі типи сукцесій і розробив їх класифікацію. Вагомий внесок у розвиток теорії сукцесій внесли російські та українські учені В. І. Комендар, Б. М. Міркін, К. А. Малиновський та ін.

Б. М. Міркін та Г. С. Розенберг запропонували класифікацію елементарних змін рослинності.

Найвищою одиницею класифікації змін прийнято вважати клас змін. **Виділяють три класи змін: еволюція фітоценозів, сукцесії та катаклізми.** Клас виділяється за більш істотною ознакою – наступністю стадій змін.

Перший клас – це еволюція фітоценозів. У процесі еволюції відбуваються такі зміни, в результаті яких формуються типи фітоценозів, що раніше не існували в природі.

Другий клас змін – сукцесії. Вони виражаються поступовими змінами, в результаті яких виникають угруповання, які вже існують на інших ділянках рослинності.

Катаклізми віднесені до третього класу змін. Вони виникають внаслідок різкого впливу природних або антропогенних факторів, що призводить до часткового або повного знищення фітоценозу.

Еволюція фітоценозів відбувається за рахунок змін двох типів: флорогенезу (становлення флори) та фітоценогенезу (комбінування видів у рослинні угруповання під впливом відбору на рівні фітоценозів). Обидва типи змін повинні розглядатися як аллогенні (екзогенні), викликані зовнішніми умовами. В залежності від діючого фактора серед аллогенних змін розрізняють: кліматогенні, едафогенні (грунтові), зоогенні та антропогенні.

Р. Уїттекер та Дж. Вудвелл розглядають еволюцію рослинності як спонтанний процес і підкреслюють такі його особливості:

1. Відбувається збільшення видового різноманіття, причому на кількість видів впливають стабільність та сприятливість умов навколишнього середовища, а також тривалість часу. Цей процес безмежний.

2. Флорогенез протікає не шляхом утворення зчеплених груп, пов'язаних адаптаціями, а завдяки диференціації екології видів.

3. Дивергенції екології видів відповідає конвергенція морфології угруповань, на яку впливають умови середовища. Але конвергенція фізіономічних ознак при цьому не є абсолютною. Наприклад, в Австралії дощові ліси утворені евкаліптами, а в США – хвойними.

4. Флорогенез відіграє незрівнянно важливішу роль, ніж фітоценогенез. Відбір першочергово впливає на генетичні особливості популяцій видів.

Із зростанням кількості населення на земній кулі, людство більш відчутно впливає на еволюцію фітоценозів нашої планети в цілому. Антропогенна еволюція угруповань може відбуватися під впливом свідомого та стихійного впливів людини. Людина свідомо створює нові види рослин, інтродукує нові елементи флори з інших територій, створює складні та прості антропоценози. В результаті випадкового заносу видів, здичавіння інтродуцентів та ін. відбувається стихійна антропогенна еволюція.

Всі сучасні типи фітоценозів, крім агрофітоценозів, є результатом тривалого еволюційного процесу. Прикладом примітивних рослинних угруповань можуть бути поселення одноклітинних і колоніальних автотрофних організмів у водоймах. Для їх існування і поширення були потрібні певні екологічні умови (температура води, освітленість, наявність у воді вуглекислого газу та розчинів мінеральних солей).

Найбільш еволюційно сформовані і стійкі до змін навколишнього середовища рослинні угруповання були названі В. М. Сукачовим корінними, П.°Д. Ярошенком – вузловими, а Ф. Клементсом, як уже згадувалося, – клімаксовими. Але й такі угруповання продовжують еволюціонувати. Найбільш поширені сучасні типи рослинності – ліси, степи, луки, пустелі. Виникає питання, чи існують генетичні зв'язки між цими типами рослинності, які з них вважати більш давнішими, які з молодшими і ближчими до сучасних.

Розрізняють два основні типи сукцесій. **Первинні сукцесії** розпочинаються з виникненням фітоценозів на субстратах, де раніше рослинність не існувала. **Вторинні сукцесії** розвиваються у місцях, де рослинність раніше існувала, але була знищена з різних причин, або ж у місцях, де один фітоценоз замінюється іншим під впливом певних факторів.

Відповідно до причин, які зумовили напрямок зміни фітоценозів, сукцесії поділяються на **аутогенні (внутрішні чи ендодинамічні)** та **аллогенні (зовнішні чи екзодинамічні)**.

В. М. Сукачов виділив окремий тип сукцесій антроподинамічні.

Аутогенні сукцесії поділяються на сингенез та ендоекогенез (або ценогенез).

**Сингенез** – це саморозвиток фітоценозу, який найбільш яскраво проявляється на перших етапах становлення фітоценозу при активних процесах розмноження та приживання (ецевіса) рослин. Сингенетичні сукцесії - це процес заселення рослинами оголених територій, наприклад, заростання пісків, відслонень, дна водойм.

Розвиток фітоценозів чи їх формування – складний процес. Умовно його поділяють на три стадії; початкова стадія, стадія повного розвитку і стадія згасання фітоценозу.

Початкова стадія розвитку фітоценозу. Ця стадія розвитку фітоценозу характеризується набором випадкових видів рослин, серед яких значна участь однорічників й кореневищних багаторічних рослин. Вони нерівномірно

розміщені на площі і неповністю заселяють її. Горизонтальна і вертикальна структура фітоценозів у цій стадії дуже мінлива.

Рослинні угруповання виникають на вільних від рослин територіях – алювіальних відкладах заплав, на пісках борових терас, на дні висихаючих озер, лиманів. З першого ж року починає формуватись і фітосередовище.

У процесі переходу від початкової стадії до повного розвитку фітоценозу розрізняють **три фази**:

1. Колонія – коли рослини зрідка розміщені на площі. Зв'язок між цими рослинами незначний або цілком відсутній. Колонія складається з рослин одного чи декількох видів, доступ нових видів рослин на цю площу вільний.

2. Агрегація – коли фітоценоз складається з незначної кількості видів, краще пристосованих до умов середовища; нові види проникають ще досить вільно.

3. Зімкнуте рослинне угруповання – коли поверхня ґрунту вкрита рослинами, насиченість видами неповна, можлива поява нових видів.

Стадія повного розвитку фітоценозу. На цій стадії рослинне угруповання досягає максимальної насиченості видами. Добре виявлені ознаки структури фітоценозу. Доступ нових видів ускладнений. У цій стадії найбільша відповідність між рослинним покривом і середовищем. Дальший розвиток фітоценозу уповільнюється. Прикладом цілком сформований рослинних угруповань є фітоценози лісу, степу, луків.

Стадія згасання фітоценозу. Незмінних умов середовища в природі немає. На певній площі степу, луки, ліс під впливом факторів середовища, в тому числі і рослинного покриву, змінюються температурний і водний режим ґрунту, його хімічний склад, збільшується протиріччя між рослинними угрупованнями і середовищем. Для певної частини компоненти фітоценозу нові умови стають несприятливими і це призводить до повільного їх зникання.

Фітоценоз спрощується, деградує. Попередній фітоценоз з характерною для нього структурою, зникає, а на його місці з'являється нове рослинне угруповання.

Згасання (деградація) фітоценозів часто буває на пасовищах, надмірно перевантажених худобою. Деградацією фітоценозів є й переродження рослинних угруповань на солончаки внаслідок поступового засолення луків.

Процес згасання рослинних угруповань буває і в агрофітоценозах. Наприклад, посіви багаторічних трав і злакових або злаково-бобових рослин через 3-5 років помітно зріджуються, а через 8-10 – вироджуються цілком. Ще помітніші згасання на господарських посівах конюшини, еспарцету. Уже на 5-6-му році посіви цих рослин майже цілком гинуть, а на їх місці з'являються бур'яни - пирій повзучий (*Elytripia ropons* L.), осот польовий (*Cirsium arvense* L.) та ін.

**Ендоекогенез** – це зміна рослинності в результаті біогеоценотичного процесу взаємодії фітоценоза і екотопа. У процесі ендоекогенезу відбувається зміна цілком сформованого фітоценозу іншим. Цей процес проходить декілька етапів:

- 1) життєдіяльні процеси рослинного покриву викликають зміну фітосередовища;
- 2) рослинне угруповання втрачає свою зімкнутість;
- 3) у фітоценозі одні компоненти замінюються іншими;
- 4) повністю зникає старий фітоценоз, а на його місці формується новий;
- 5) виникає нове фітосередовище.

Ендоекогенетичні зміни фітоценозів відбуваються в лісі, степу, на луках, болотах, заростаючих озерах.

Якщо прослідкувати за змінами в рослинних угрупованнях, то можна побачити послідовність змін від простих несформованих сполучень до більш стійких сформованих, які найбільш повно відповідають ґрунтово-кліматичним умовам даної місцевості.

Якщо піддати аналізу всі проведені спостереження дослідження, то можна відмітити такі стадії формування фітоценозів від простих до складних:

- відкриті фітоценози;
- серійні угруповання;
- сформовані або встановлені угруповання.

З початком заселення організмами поверхні оголеного субстрату між ними і неживою природою виникає взаємодія. В міру збільшення щільності на даній території починається процес взаємодії організмів між собою. Всі ці взаємодії супроводжуються процесами обміну речовиною і енергією як організмів з середовищем, так і організмів між собою. Цей специфічний тип обміну речовиною і енергією, що характерний для біоценозу, В. М. Сукачов запропонував назвати біогеоценотичним процесом, який продовжується безпосередньо до тих пір, поки на даній території існують організми.

Формування фітоценозів на первинних кам'янистих та скельних розсипищах здійснюється у декілька послідовних фаз:

- скельні бактерії,
- скельні водорості,
- лишайники,
- мохи,
- квіткові рослини.

Скельні розсипища постійно зазнають механічного й хімічного впливу і, особливо, так званого біологічного вивітрювання, яке відбувається в результаті дії спочатку рослинних, а потім тваринних організмів.

Аллогенні сукцесії представлені гологенезом (послідовні зміни зовнішніх факторів, які впливають на цілий географічний ландшафт) та гейтогенезом (локальні зовнішні зміни).

Аллогенні сукцесії відбуваються внаслідок причин, які не пов'язані з середовищем фітоценозу, і для рослинного угруповання є цілком випадковими. Часто цей вплив буває раптовим, катастрофічним, наприклад пожежа в степу чи лісі, зміна русла ріки і затоплення у зв'язку з цим луків.

Залежно від причин, які зумовлюють аллогенні зміни, їх поділяють на пірогенні, гідрогенні, псамогенні, галогенні та зоогенні сукцесії.

**Пірогенні сукцесії** – це зміни фітоценозів, викликані пожежами. Пожежа в лісі чи степу може статися від блискавки, непогашеного багаття.

Часто випалювання проводиться з метою підвищення продуктивності травостою. Найбільшої шкоди завдають пожежі лісам, особливо хвойним, які швидше загоряються і за короткий час можуть вигоріти на значній площі. Від пожежі в лісі гинуть дерева, чагарники і трави.

Пожежа небезпечна для лісу в будь-яку пору року, але найбільше – під час посушливого літа, коли вогонь знищує і суху траву, і лісову підстилку. Більш стійкі проти пожежі дібровні ліси, особливо у першій половині літа, коли наземний ярус їх складається з соковитої трави.

Відновлюється ліс на згарищах дуже повільно. В окремих випадках (найчастіше це буває на невеликих площах) виникає ліс того ж самого типу. Насіння лісових порід потрапляє на згарища з сусідніх ділянок. Частіше після пожежі формуються ліси з тимчасових порід – осики (*Populus tremula* L.) та берези бородавчастої (*Betula pendula* Roth.). Тільки через десятки років на їх місці виростають дібровні чи мішані ліси з основних порід.

Низові пожежі у сосново-ялинових лісах нищать суху лісову підстилку, мохи, лишайники. Від цих пожеж гинуть молоді й старі насадження ялини, бо її коренева система розміщена близько до поверхні ґрунту. Старі ж насадження сосни зберігаються, оскільки її коренева система глибоко в ґрунті, а крона зосереджена на верхівці. Через деякий час лід її покривом з'являється соснова насінна поросль. Таким чином, низові пожежі в мішаних сосново-ялинових лісах призводять до розвитку чистих соснових насаджень.

Отже, низові пожежі в соснових лісах з моховим чи лишайниковим покривом знищують тільки мохи й лишайники, а деревний ярус з сосни звичайної зберігається. У трав'янистому ярусі після пожежі з'являється куничник наземний (*Calamagrostis epigeios* (L.) Roth.).

У тому випадку, коли пожежа знищує мішаний сосново-ялиновий ліс цілком, на згарищі формується ліс з берези бородавчастої й осики.

Значних змін рослинного покриву степів після пожеж не відбувається.

**Гідрогенні сукцесії** фітоценозів зумовлюються зміною водного режиму ґрунту. Як і пірогенні, гідрогенні сукцесії спричинюються природними явищами або виникають внаслідок діяльності людини. Під дією повеневої води в заплавах річок формуються рослинні асоціації з переважанням у травостою злаків і осок. Чим довше застоюється на луках вода, тим біднішим стає видовий склад асоціацій, участь злаків зменшується, а осок – підвищується. У заплавах річок, внаслідок зміни русел утворюються озера, стариці, на яких формуються водні і болотні асоціації.

Гідрогенні сукцесії відбуваються і тоді, коли ґрунти стають бідними на воду. Наприклад, під час осушення торфових боліт зникають мохи й пухівки, а на їх місці з'являються злаки різнотрав'я. Загальний напрямок змін рослинності при осушенні – це мезофітизація та евтрофізація.

**Псамогенні сукцесії** викликаються дією рухливого піску. Значні площі піщаних масивів трапляються на борових (надлучних) терасах у заплавах річок. Вільний від рослинності пісок легко перевідкладається вітром з місця на місце. Псамофітні рослини поступово закріплюють піски і сприяють нагромадженню в них органічних речовин.

**Галогенні сукцесії** зумовлюються акумуляцією в ґрунтах надмірної кількості карбонатних або хлоридних і сульфатних сполук. Нагромадження в ґрунтах хлоридно-сульфатних солей найчастіше буває в долинах річок і лиманах південно-східних областей України. Засолення ґрунтів хлоридними і сульфатними солями призводить до формування галофітних асоціацій (Білик, 1963).

**Зоогенні сукцесії** – це зміни фітоценозів під дією тварин - комах, гризунів, копитних тварин. Надмірне навантаження лісів худобою негативно впливає на флористичний склад рослинних угруповань, знижує продуктивність випасів, погіршує фізико-хімічні властивості ґрунту.

Явище зміни рослинних угруповань внаслідок перевантаження пасовищ худобою Г. М. Висоцький запропонував називати пасквальною дигресією, а процес відновлення попереднього типу рослинного покриття на вигонах – пасквальною демутацією.

Всі вище згадані сукцесії можуть бути викликані діяльністю людини, отже, вони носять і антропогенний характер.

Серед антропогенних змін фітоценозів одними з найбільш вивчених є зміни після вирубування лісів. Суцільне вирубування ділянок лісу призводить до значних змін фітосередовища лісосіки. Тут різко змінюється освітленість, помітно зростає амплітуда середніх температур дня і ночі. Тіньові рослини трав'янистого ярусу дібровного лісу поступово зникають і натомість з'являються світлолюбні рослини, в тому числі і лучні.

Першого ж літа на лісосіці з'являються сходи осики і берези бородавчастої, насіння яких заноситься вітром. Через 5-10 років крони цих дрібнолистяних порід зникають. Під їх пологом утворюється лісова підстилка, верхній шар ґрунту збагачується органічними рештками. Ще через деякий час світлолюбні трав'янисті рослини замінюються компонентами листяних лісів. Створюються умови для росту дуба звичайного, клена звичайного (*Acer platanoides* L.), в'яза гладкого (*Ulmus laevis* Pall.). Спочатку ці породи ростуть повільно, коли ж виходять у перший ярус, то ростуть швидше і перебивають крони берези і осики, що призводить до їх поступового випадання із складу угруповання.

Лісосічна дигресія (поява на лісосіці світлолюбних дрібнолистяних порід) і демутація (відновлення основних порід лісу) бувають тільки тоді, коли відновлення лісу на лісосіці відбувається без втручання людини.

Ще більших змін лісова рослинність зазнає тоді, коли після вирубування і розкорчовування ділянку розорюють і відводять під польові чи городні культури.



Підняття цілини в минулому та використання її під сільськогосподарські культури зумовлювало дуже швидку заміну природних рослинних угруповань степу на культурні фітоценози.

Сукцесійні зміни фітоценозів зумовлюють і такі заходи, як осушування боліт, зрошення природних кормових угідь. Зміна водного режиму боліт під час осушування поліпшує аерацію ґрунтів, сприяє мінералізації органічних речовин, збагачує ґрунт поживними речовинами.

Осокове болото, наприклад, після осушування швидко заростає мітлицею білою (*Argostis alba* L.), лисохвостом колінчастим (*Alopecurus geniculatus* L.), щучкою дернистою (*Deschampsia caespitosa* (L.) Beauv.), тонконогами лучним (*Poa pratensis* L.) та болотним (*Poa palustris* L.).

### ? Питання і завдання для самоконтролю

1. Про який тип флуктуацій йде мова? Пов'язані зі зміною по роках метеорологічних, гідрологічних та інших умов екотопу.
2. Наведіть приклади первинних сукцесій фітоценозів.
3. У процесі переходу від початкової стадії до повного розвитку фітоценозу розрізняють:
  - А – дві фази;
  - Б – три фази;
  - В – п'ять фаз.
4. Надайте визначення. Ендоекогенез – це.....
5. Наведіть приклади пірогенних сукцесій.
6. Який фактор викликає псамогенні сукцесії?
7. Коли відбуваються лісосічна дегресія та демутація?

## Тема 5. Класифікація та ординація рослинності

### План

5.1 Ординація фітоценозів.

5.2 Таксономія фітоценозів.

5.3 Класифікація рослинних угруповань.

### 5.1 Ординація фітоценозів

Класифікація рослинності є центральною частиною фітоценології. Рівень її розвитку відображає рівень розвитку всієї науки.

**Класифікація рослинності (сінтаксономія)** – розділ фітоценології, який включає в себе теоретичне навчання та практичні методи по виділенню умовно однорідних типів (фітоценонів) із фітоценотичного континуума та їх субординацію в сінтаксономічну ієрархію.

Систематизація об'єктів – один з дуже важливих методів їхнього пізнання. Однак для неї потрібно мати досить докладні відомості про основні особливості розглянутих об'єктів, наприклад співтовариств. Це говорить про те, що систематизація є методом вищого порядку.

На основі найважливіших ознак фітоценози можна «групувати» і поміщати в який-небудь ряд, у систему координат (ординація) або розподіляти в порядку супідрядності (субординація).

Термін «ординація» в 1954 р. увів Д. Гудол. **Ординація – розміщення досліджуваних фітоценозів у певній двомірній або багатомірній системі координат.** Розподіл осей координатної сітки на окремі категорії, які найбільш повно характеризують розміщення й ординацію рослинності, проводиться за параметрами екотопу й рослинності. Цей еколого-ценотичний принцип ординації обумовлений тим, що за останні десятиліття накопичено багато даних щодо індивідуальної екологічної оцінки компонентів фітоценозу. Найбільш повно така оцінка відображена в екологічних шкалах. Зокрема, в екологічній шкалі Л. Г. Раменського та його учнів (Раменський, Цаценкін та ін.). Якщо на основі багатьох польових описів зіставити рясність або проєктивне покриття виду з яким-небудь фактором зовнішнього середовища, наприклад, зі зволоженням ґрунту, то весь діапазон зволоженості (від пустельного зволоження до болотного) можна розділити на ряд градацій і встановити для них середній показник рясності або проєктивного покриття.

Так, Л. Г. Раменським була побудована шкала зволоження для ординації видів за її градацією. Шкала зволоження має наступні градієнти: 1-17 – пустельне зволоження; 18-30 – пустельно-степове; 31-39 – сухо-степове; 40-46 – середнє-степове; 47-52 – лугово-степове; 53-63 – свіже-лугове; 64-76 – волого-лугове; 77-88 – сиро-лугове; 89-93 – болотно-лугове; 94-100 – болотне.

Подібні шкали розроблені також для багатства й засоленості ґрунтів, для пасовищної дигресії та алювіальності. За наявності у фітоценозі певних видів рослин можна визначити ступінь вологості й родючості ґрунту, його кислотність, засоленість та ін. Таким чином, за допомогою ординації можна оцінити екологічні умови. Подібні дані забезпечують високий ступінь

вірогідності. При ординації лісової й болотної рослинності, наприклад, Українського Полісся, все розмаїття фітоценозів за характерними для них ознаками групують у певній системі координат. За цим методом досліджувані фітоценози можна розмістити в певні ряди за градієнтами умов і виявити наявність (відсутність) дискретних типів рослинності. На лісових болотах Полісся щодо збільшення потужності торфу чітко виділяються групи асоціацій, які утворюють специфічний торфовий екологічний ряд *Alneum paludosum*, що відображає зміни флористичного складу, ценотичних особливостей і продуктивності.

Якщо робити ординацію рослинності за двовимірною системою координат, то в одному типі фітоценозу часто виявляється різнорідна рослинність, що вимагає проведення ординації за додатковими факторами (одному або декільком).

Класичною ілюстрацією двовимірної ординації може служити класифікація ялинових лісів В. М. Сукачова, побудована за едафо-фітоценотичними рядами. Виділяють синтаксони, розміщені за ступенем зволоження ґрунту в об'єднанні із забезпеченістю рослин елементами мінерального живлення (рис. 12).

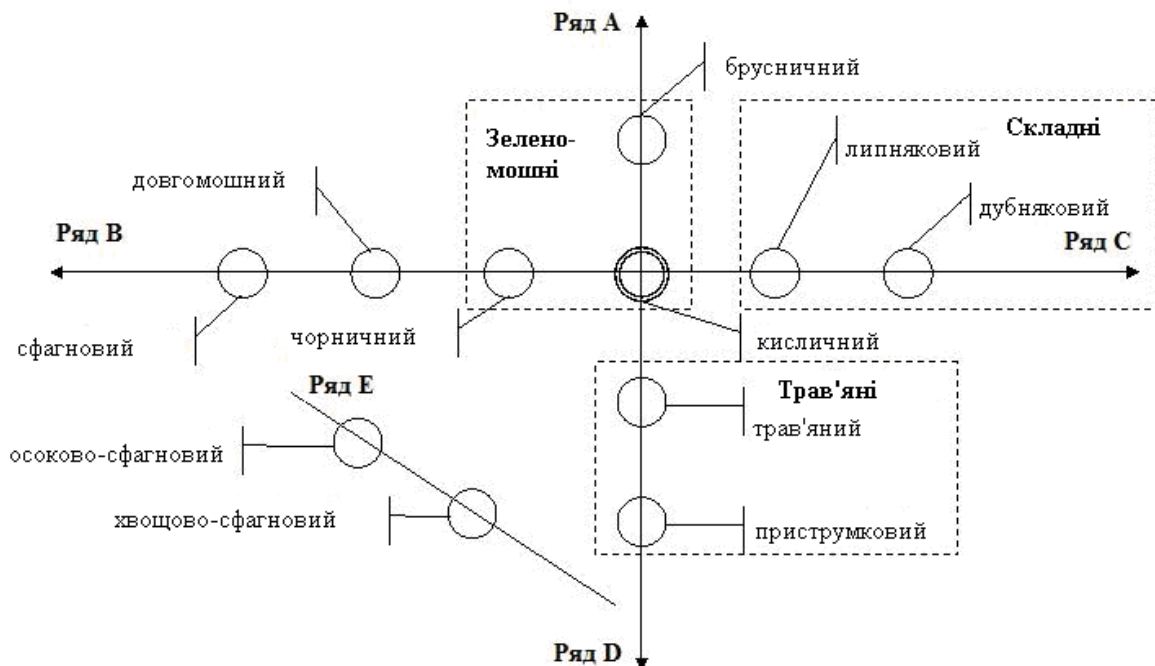


Рисунок 12 – Едафо-фітоценотичні ряди В. М. Сукачова для ялиників. Ряд А – зростання посушливості й бідності ґрунту, ряд В – збільшення застійного зволоження ґрунту, ряд С – зростання багатства ґрунту при нормальному зволоженні, ряд D – зростання проточного зволоження, ряд Е – погіршення аерації ґрунтів із проточним зволоженням.

Дуже вплинула на розвиток лісової фітоценології класифікаційна система П. С. Погребняка, що значно поширилась на початку ХХ ст. на Україні, в

Н	А	В	С	Д	Гігروتопи
0	Пшчана ковила Безсмертник		Перловник Осока волосиста	Дрібні осоки	Ксеро-фільні (дуже сухі)
1	Толокнянка Сон-трава		Звездчатка		Мезо-ксеро-фільні (сухі)
2	Брусниця	Вузьколистна	Ясменник медуниця		Мезо-фільні (свіжі)
3	Зелені мохи Чорниця		Обыкновенная медуниця		Мезо-гігро-фільні (вологі)
4	Молиния Лохина Сфагнум		Жиноча папороть Таволга болотна Недотрога		Гігро-фільні (сирі)
5	Багно Пушица Сабельник Журавлина		Селезеночник Болотна папороть Калужниця		Ультра-гігро-фільні (болота)
Н/Т	Бори	Субори	Складні субори	Дубрави	Трофотопи



Рисунок 13 – Едафічна сітка (за П. С. Погребняком)

Білорусії та європейській частині Росії. Вона призначена для класифікації тільки лісових біогеоценозів.

П. С. Погребняк, який розвивав роботи Є. В. Алексєєва, дав двовимірну едафічну (грунтову) сітку типів, що основана на ординаті зволоження (позначена цифрами) та на ординаті родючості (позначена літерами) (рис. 13). Перетинання ординат дає відповідний тип лісу. У системі координатної сітки П. С. Погребняка екотипічна характеристика лісорослинних умов складена за двома параметрами (родючості (трофності) ґрунтів і зміні ґрунтової вологості).

Він умовно розрізняє шість ступенів вологості та чотири ступені трофності (бори, субори, складні субори й діброви). Бори – це ліси на вкрай бідних ґрунтах, субори – ліси на перехідних, відносно бідних ґрунтах, складні субори характеризуються відносно багатими ґрунтами й, нарешті, діброви – це ліси на родючих ґрунтах. Останню групу можна лише умовно назвати дібровою, тому що в неї (залежно від кліматичних умов) поміщають і букові, і ялицеві, і кедрові, і навіть деякі ялинові й модринові ліси. Діброви у вузькому значенні слова – ліси з перевагою дуба і його широколистяних супутників (клена, липи, ясена, грабу та ін.). Всі можливі сполучення схематично ілюструють розмаїтість лісових типів, які для наочності на схемі охарактеризовані відповідним складом деревного, трав'яного й лишайниково-мохового ярусів.

У межах кожного типу лісу Погребняк виділяє корінні й похідні співтовариства. Наприклад, у типі лісу «сирий бор (А<sub>4</sub>)» корінними будуть сосники, а похідними – березняки, тому що вирубки заселяються березою. У суборах (група типів лісу В) корінними співтовариствами є в північній частині лісової зони сосново-ялинові, у південній – сосново-дубові, а в перехідній смузі – сосново-дубово-ялинові, причому у всіх випадках дуб і ялина утворюють другий ярус під пологом сосни. Похідними формами суборей є березняки, осичняки, ялинники, дубові низькостовбурники або чисті сосняки. Такі похідні форми утворюються в результаті або знищення другого ярусу, або суцільних рубок, або при поселенні сосни на старих орних землях.

Погребняк розуміє тип лісу дуже широко, включаючи в нього завжди більше однієї асоціації. Едафічна сітка Погребняка користується великою популярністю серед українських лісівників як надзвичайно наочна.

Ординаційні методи бувають прямі (для їхнього використання необхідні дані, отримані шляхом хімічних або фізичних методів) і непрямі (аналізуються риси подоби видів або рослинних угруповань, що дозволяють робити екологічні дослідження без трудомістких вимірів). У цьому випадку ординація може бути лінійною, коли аналізується якийсь об'єкт із флористичної або фітоценотичної точки зору щодо якогось одного показника, наприклад, щодо режиму зволоження.

Використання комп'ютерної техніки дозволяє здійснювати багатомірну композиційну ординацію. У вітчизняній фітоценології поки широко не застосовується. Більше використовуються методи класифікації.

## 5.2 Таксономія фітоценозів

Для субординації фітоценозів можливо користуватися різними системами таксонів залежно від завдань, які стоять, і принципів. Тому що цих принципів і завдань досить багато, то існує й кілька різних типів класифікації рослинності.

Поширено наступні системи таксонів, або синтаксонів: Браун-Бланке (асоціації, альянси, порядки, класи), Дю-Ріе (соціації, асоціації, федерації, формації, конформації) і Клементса (лоціації, фаціації, асоціації, формації, панклімакси) та ін.

У нашій країні найпоширенішою системою таксонів є: асоціація, формація, клас формацій і тип рослинності.

Під асоціацією розуміють групу фітоценозів, у яких тотожні головний шар і один з найбільш розвинених другорядних, а також подібні набори популяцій, ґрунти й характер продукції. Серед асоціацій можна виділити (за особливостями інших другорядних шарів) соціації, а тому, що фітоценози мають серіальні модифікації (проценози й анценози) під час свого відновлення або своєї дигресії, то для їхнього вивчення ці модифікації можливо об'єднати в ації.

У деяких випадках корисно розрізняти групи асоціацій, наприклад, група *filicosa* (папоротева) у букових лісах (*Fagus sylvatica-Athyrium filix-femina*; *F. sylvatica-Dryopteris filix-mas* та ін.). Або розділяти асоціацію на субасоціації з віднесенням до них фітоценозів або соціацій, подібних за своєю екологією (наприклад, субасоціації лишайникових борів півночі й таких же борів степової зони).

Під формацією розуміють сукупність асоціацій, головні шари яких складаються тим самим домінуючим видом, рідше тими самими кондомінантами. Близькі формації поєднуються в групи й класи формацій, а останні в типи рослинності. Так, всі асоціації лісового бука становлять його формацію (*Fageta sylvatica*). А формації лісового бука та східного бука (*Fageta orientalis*) – групу букових формацій. Букові, дубові, липові ліси входять у клас формацій літньо-зелених лісів. Формації можна розділити на субформації. Наприклад, субформація соснових рідколісь на сфагнових болотах.

Під типом рослинності розуміють сукупність класів формацій з домінантами, що відносяться до однієї біоморфи. Наприклад, всі формації листяних листопадних дерев або (ширше) всі формації дерев відносять до одного типу листопадних лісів (або просто лісів).

Приведемо кілька прикладів класифікацій рослинності.

### Морфологічна класифікація

Ярусність фітоценозів (характер шарів і складових їх біоморф) дає можливість класифікувати фітоценози за морфологічними ознаками. Системою таксонів у такій класифікації може виявитися: асоціація, інгрегація, порядок інгрегацій, підтип і тип рослинності.

П'ять типів рослинності (лісова, чагарникова, трав'яна, мохова, лишайникова) поділяються на найважливіші підтипи, які у свою чергу розділені

на порядки інгрегацій. У трав'яно-лісовий підтип рослинності входить кілька порядків і в тому числі порядок трав'яно-широколистяних лісів. Він поєднує трав'яні дубові, букові, горіхові, грабові ліси тощо. Але серед цих трав'яних лісів є ряд асоціацій, зв'язаних між собою вікаруючими шарами (наприклад, шаром *Poa nemoralis*). Вони утворюють одну тонконогову інгрегацію (цикл Соколова). У неї входять, зокрема, асоціації: *Quercus robur-Poa nemoralis*; *Fagus orientalis-Poa nemoralis*; *Juglans fatlax-Poa nemoralis*; *Carpinus betulus-Poa nemoralis*.

Географія інгрегації збігається з інгрегаційною частиною ареалу субдомінанта. Як показано О. І. Лесковим, вікаруючі шари, а, отже, інгрегації дозволяють судити про генезис формацій.

### **Екологічна класифікація**

Розробка екологічних класифікацій була почата ще Е. Вармінгом, потім продовжена Л. Дільсом. Підставою для класифікації служить відношення асоціацій до зовнішніх умов, особливо до водного режиму. За основу прийняті екоморфи рослин. Система таксонів звичайна: асоціація, формація, клас формацій, підтип і тип рослинності.

В наслідок того, що екобіоморфи являють собою результат конвергентного розвитку видів або складаються з видів, родинних і у філогенетичному відношенні, екологічні й розглянуті нижче біоекологічні класифікації дозволяють виявляти фітоценогенетичні зв'язки й тому важливі для історії фітоценозів.

### **Біоекологічні класифікації**

Сюди відноситься класифікація Н. Brockman-Jerosch, E. Rubel, у якій виділені чотири типи рослинності: деревної, трав'янистої, пустельної й нижчих рослин – *lignosa*, *herbosa*, *deserta* і *errantia*, що розділяються потім на класи формацій по біоекологічній ознаці (ліси вологі тропічні, деревинно-чагарникові співтовариства з опадаючим листям та ін.). Сюди ж можна віднести класифікацію О. П. Ільїнського, у значній мірі засновану на розходженнях ритміки рослин. Їм виділено 17 типів рослинності, які підрозділені на класи формацій. В 1967 р. була також опублікована класифікація Н. Ellenberg, D. Mueller-Dombois.

### **Генетична класифікація**

Ми ще далекі від створення такої класифікації, заснованої на походженні й історії розвитку асоціацій, однак роботами О. І. Лескова і В. Б. Сочави були зроблені перші кроки в цьому напрямку.

О. І. Лесков вважав, що асоціація еволюціонує разом зі своїми едифікаторами, чому останні є реальними показниками історичних зв'язків, установлення яких передбачає будь-яка природна класифікація.

Зараз ясно, що генетична класифікація сучасної рослинності повинна ґрунтуватися на:

- палеоботанічних, палеогеографічних і ботаніко-географічних фактах;

- обліку географічних центрів флороценогенезу й міграційних шляхів, що полегшували трансгенез;
- фітоценогенезі насамперед клімаксової рослинності;
- подібності синценогенетичних процесів;
- глибині асоційованості основних ценопопуляцій одна з одною і на складності консорцій домінантів і субдомінантів;
- зв'язках асоціацій різних формацій вікаруючими шарами (дослідження інгрегацій) і екзоконсортами;
- генетичному спорідненні домінантів і субдомінантів;
- аналізі ценоелементів, у тому числі характерних видів;
- зв'язках домінантних консорцій (сінузіальні консорції);
- близькості круговороту зольних елементів і складу ґрунтів.

У зв'язку з тим, що процеси фітоценогенезу (від становлення клімаксових асоціацій до зональних типів) включають формування й неклімаксової, а також серіальної рослинності, таксономічні одиниці генетичної класифікації повинні бути більш ємними, інакше вони не зможуть повною мірою відбивати генезис рослинності й генетичні зв'язки між таксонами (наприклад, вікаруючими шарами, подібністю синценогенезу, зв'язками екзоконсортивів).

### **Класифікація агроценозів**

Агроценози класифікували Л. Г. Раменський, О. Д. Фурсаєв і С. С. Хохлов. Автори розрізняють агроценози: окультурені (наприклад, природні ліси й луги, змінені інтенсивними заходами), напівкультурні (створені людиною на місці змінених природних фітоценозів, звичайно не піддаються повсякденному регулюванню, наприклад, сіяні луги), культурні (створені людиною й повсякденно їм регулюються, мають особливий склад і змінене середовище існування, наприклад, посіви й плантації).

Останній клас агроценозів М. В. Марков підрозділяє на групи агроформацій, кожна з яких має домінанти того самого біологічного типу (наприклад, посіви озимих зернових культур, плантації коренеплодів та ін.). До агроформацій відносяться всі групи агроасоціацій з однаковими домінантами. В одну групу агроасоціацій поєднуються всі агроасоціації з однаковими не тільки домінантами, але й приналежними до того ж самого біологічного типу найбільш рясними бур'янами. Нарешті, до агроасоціації, або типу агрофітоценозу, відносяться ценози, що мають ті самі домінанти й подібні набори бур'янів.

### **5.3 Класифікація рослинних угруповань**

Основною проблемою сучасної геоботаніки є класифікація рослинних угруповань, тому що це дозволить аналізувати екосистеми.

Існує кілька способів найменування нижчих таксономічних одиниць. Коротко зупинимося на найважливіших.

Російсько-шведський спосіб. Найменування асоціації (і конасоціації), а, отже, і конкретні фітоценози називають по цьому способі перерахуванням



домінантів (спереду) і субдомінантів. Порядок перерахування залежить не стільки від висоти ярусів, скільки від приналежності домінантів до шарів, що добре розрізняються по біоморфам, довголіттю й ступеню здеревіння рослин – дерева, чагарники, чагарнички й напівчагарнички, трави, мохи й лишайники; при цьому домінанти й субдомінанти різних шарів з'єднуються знаком мінус або менше (<), а одного (кондомінанти й субкондомінанти однієї екобіоморфи) – знаком плюс. Наприклад: *Picea obovata* – *Vaccinium myrtillus* – *Polytrichum commune*; *Rosa alberli* – *Brachypodium pinnatum* + *Poa pratensis*; *Spiraea hypericifolia* < *Stipa lessingiana*.

В останньому випадку «вища» (чагарник) форма зберігає своє місце, але з'єднана з домінантою знаком <, тому що є лише субдомінантом (розріджений ярус у чагарникових степах). Для кондомінантних шарів припустиме перерахування кондомінантів у дужках, наприклад, *Picea schrenkiana* – mh (*Carex caucasica*, *Polygonum nitens*, *Geranium collinum*). У цьому випадку вжите скорочення mh – mixtoherbosum – різнотрав'я. З українськими назвами роблять так само.

Латинський спосіб теж широко розповсюджений. Латинську назву асоціації роблять від основи домінанта (і субдомінантів) шляхом приєднання до неї відповідних суфіксів. До основи родового слова додають суфікс –etum (*Picea*: *Pice-etum*), а до основи видової назви –osum або –etosum (*Oxalis*: *Oxalidosum*) – *Piceetum oxalidosum*, тобто кисличний ялиник. Якщо головний або другорядний шар створений двома домінантами, то їхні назви утворюються як складні іменники, з'єднанням гласної й (або) шляхом утворення орудного відмінка з першого слова (у більшості випадків із закінченням – o): *Pineto-Piceetum oxalidosum*, *Festuceto-Artemisietum*, *Verrucoso-Betuletum herbosum*, тобто кисличний ялиник із сосною, типчаковий полинник і трав'яний березняк із бородавчастої берези.

Назви формацій будуються шляхом додавання до основи родової назви домінанта суфікса -eta: *Piceeta* – ялиник або *Haloxyloneta aphyllii* – саксаульник з *Haloxylan aphyllum*.

Назву конгрегації можна будувати шляхом додавання до родової назви домінанта суфікса -etalia: *Suffruticetalia*.

Назва складається з родової назви основного виду із закінченням і видовим епітетом у родовому відмінку.

Наприклад, райграсовий луг як асоціацію варто називати «*Arrhenatheretum elatioris*». Якщо рід складається тільки з одного виду, то видовий епітет частіше опускають. Так, асоціація букового лісу називається «*Fagetum*». Асоціація пухнатої дуба буде називатися «*Quercetum pubescentis*».

Основною одиницею рослинного покриву після Брюссельського Міжнародного ботанічного конгресу (1910) вважають асоціацію. Після конгресу починають оформлятися геоботанічні школи, які розвивали й уточнювали визначення асоціації. Лише упсальська (шведська) школа висунула як основну одиницю більш дрібну – соціацію, але визнала, що подібні соціації поєднуються в асоціацію.

Таблиця 2. – Фітосоціологічні одиниці (за Ellenberg)

Ранг	Закінчення	Приклад
Клас	-etea	<i>Molinio-Arrhenatheretea</i>
Порядок	-etalia	<i>Arrhenatheretalia</i>
Союз	-ion	<i>Arrhenatherion</i>
Асоціація	-etum	<i>Arrhenatheretum</i>
Субасоціація	-etosum	<i>Arrhenatheretum brizetosum</i>
Варіант	Без закінчення	<i>Salvia</i> – варіант <i>Arrhenatheretum brizetosum</i>
Фація	-osum	<i>Arrhenatheretum brizetosum bromosum erecti</i>

Кілька різних шкіл дають різні визначення асоціацій. Так, серед представників **Радянської школи** найбільш популярне визначення В.°М.°Сукачова: рослинна асоціація, або тип фітоценозу, поєднує фітоценози, що характеризуються однорідним складом, будовою й, в основному, однаковим додаванням складових їх сінюзій і, які мають однаковий характер взаємин як між рослинами, так і між ними й середовищем. В основу виділення асоціацій В.°М. Сукачов кладе насамперед наявність переважаючих видів, що визначають основні риси будови співтовариства й створюють у ньому деякі специфічні умови середовища. Наприклад, асоціація *Pinetum myrtillosum* (бор-чорничник), для неї характерна наявність трьох ярусів: I утворений сосною (*Pinus silvestris*), II – з перевагою чорниці (*Vaccinium myrtillus*) і III – у вигляді суцільного покриву мохів, частіше *Hypnum Schreberi* або *Hylocomium splendens*. По сусідству нерідко зустрічаються асоціації бору-брусничника (*Pinetum vaccinosum*), що відносяться до більш сухих і бідних ґрунтів.

За ступенем виробленості, або стійкості, В. М. Сукачов розрізняє корінні (розвиваються без впливу людини й катастрофічних факторів) і похідні асоціації. Обидва типи можуть бути в різному ступені сталості й часу. П.°Д.°Ярошенко запропонував розрізняти вузлові й короткочасні асоціації. Вузлові асоціації можна розділити на первинні й вторинні. Короткочасні асоціації також діляться на первинні й вторинні.

Наприклад, ялинник кисличник (вузлова первинна), після вирубки на його місці виникає березняк (короткочасна вторинна). На місці вузлової первинної асоціації сосни із другим ярусом дуба після вирубки сосни виникає дубовий ліс (вузлова вторинна). Заростання нових місцеперебувань (пісків, скель, глинистих оголень, галечників та ін.) (короткочасна первинна). В.°В.°Альохін і О. П. Шенніков асоціації вважають лише одиницями фітоценозів.

В. В. Альохін підрозділяв асоціацію бору-чорничника *Pinetum myrtillosum* на соціацію *Pinus silvestris - Vaccinium myrtillus - Hypnum Schreberi* й соціацію *Pinus silvestris - Vaccinium myrtillus - Hylocomium splendens*.

Подібно асоціаціям можна розрізняти мікроасоціації: корінні й похідні, первинні й вторинні, вузлові й короткочасні.

Основну увагу **українських фітоценологів** було спрямовано на розробку принципів і методів еколого-фітоценотичної (домінантної) класифікації (Шеляг-Сосонко та ін.). Від повноти обліку флористичного складу залежить можливість відображення певних властивостей фітоценозу й подальшого використання отриманих синтаксонів в екологічних і типологічних розробках.

Лише в останні 20 років в українській фітоценології почала інтенсивно розвиватися еколого-флористична або класифікація Браун-Бланке.

Першою спробою цільового збереження фітоценотичних матеріалів в Україні було створення фітоценотеки Інституту ботаніки ім. М. Г. Холодного. Багато матеріалів, що зберігалися в дослідників, уже загублені. Надалі було запропоновано створити національну фітоценотеку України для збереження фітоценотичного матеріалу.

Найбільш яскравим виразником **шведської школи** був Дю-Ріе. Він надавав першорядного значення видам, що домінують у кожному ярусі, важливим вважає підрозділ асоціацій на соціації. За Дю-Ріе соціація поєднує стійкі фітоценози з однаковими домінантами в кожному ярусі.

Як асоціацію, так і соціацію Дю-Ріе вважає одиницями стабільності рослинних співтовариств. Для лабільних необхідні інші класифікаційні одиниці. До лабільного він відносить нестійкі зарості на молодих місцеперебуваннях, зарості бур'янів та ін.

При характеристиці соціацій і асоціацій ця школа надає великого значення константам, тобто видам, які можуть і не домінувати, але зустрічаються на всіх або майже на всіх ділянках даної соціації або асоціації.

Главою **флористичної (французької) школи** є Браун-Бланке. Її дотримуються також німецькі, угорські, польські, румунські й ін. геоботаніки. Асоціація встановлюється по видах, властивих тільки їй або головним чином їй. Звідси й великий обсяг асоціацій. Характерні види не завжди є їх домінантами. Наприклад, в асоціації рододендрона волосистого й соснового станика (*Mugo-Rhodoretum hirsuti*) характерними видами є не тільки рододендрон і сосновий стланник, але й гірська смородина, силезська верба та ін. В асоціації дубово-березового лісу з *Quercus robur* і *Betula pendula* (*Querceto-Betuletum*) характерними видами є осика, майник дволистий, седмічник та ін.

Завершальним етапом дослідження фітоценозів є побудова класифікації. Виділення конкретних одиниць різних рівнів є важливим завданням, яке різні геоботанічні школи вирішують по-різному.

## ? Питання і завдання для самоконтролю

1. Термін «ординація» введений в науку:

А – Л. Г. Раменським;

Б – Г. Еленбергом;

В – Д. Гудолом;

Г – В. Альохінім.

2. Надайте визначення.

Ординація – це .....

3. Наведіть приклади двовимірних ординацій рослинності.

4. Розставте відповідні індекси згідно із класифікаційною схемою типів лісу за П. С. Погребняком (А, В, С, Д).

Бори, діброви, суборі, складні суборі.

5. Головною одиницею рослинного покриву більшість фітоценологів вважають:

А – аспект,

Б – асоціацію,

В – популяцію,

Г – субасоціацію.

6. Встановіть відповідність між представниками та назвами геоботанічних шкіл:

Браун-Бланке

Швейцарська

Клементс

Шведська

Гамс

Англо-американська

Дю-Ріе

Французька

7. Якщо рід складається тільки з 1 виду, то при класифікації фітоценозів видовий епітет найчастіше:

А – опускають,

Б – зберігають.

8. Встановіть відповідність між латинськими закінченнями та відповідними рангами:

-etum

субасоціація

-etosum

фація

-osum

асоціація

9. Які класифікації рослинності Вам відомі?

10. Чому на даному етапі розвитку фітоценології неможливо створення генетичної класифікації рослинності?

11. За яким принципом дається назва асоціації за латинським способом?

12. Наведіть приклад вузлової первинної асоціації.

## Тема 6. Основи індикаційної фітоценології

### План

- 6.1 Історія індикаційної фітоценології.
- 6.2 Основні поняття індикаційної фітоценології.
- 6.3 Оцінка сполученості індикаторів та індикатив.
- 6.4 Серії фітоценозів як індикатори процесів.
- 6.5 Рослини-біомонітори.

### 6.1 Історія індикаційної фітоценології

Спостерігаючи за рослинами, людина ще в далекій давнині орієнтувалася по них у просторі й часі. Перші записи про рослини-індикатори виявлені в працях Теофраста (IV-III ст. до н. е.), де міститься чимало порад про те, як по характері рослинності судити про властивості земель. Аналогічні відомості можна зустріти в працях римлян Катона й Плінія Старшого. Ідею біоіндикації по рослинах сформулював ще в I ст. до н. е. Колумелла.

В XI ст. з розвитком екології рослин були закладені основи індикаційної геоботаніки. У середині XIX ст. були відмічені пошкодження рослин димом навколо бельгійських та англійських содових фабрик, а вже в 1850 р. Штекхардт опублікував свої спостереження о пошкодженнях димом ялин. Пізніше повідомлялось о характерних змінах фарбування рослин під час військового застосування отруйних газів.

У Росії основоположником біоіндикаційного використання рослин, оцінки властивостей ґрунтів і гірських порід, що підстилають, по особливостях розвитку рослин і складу рослинного покриву вважають О. П. Карпінського. Його роботу «Чи можуть живі рослини бути показниками гірських порід і формацій,....» (1841 р.) дотепер нерідко використовують. Російський геохімік О.°Виноградов уважав, що по хімічному складі організму можна встановити його походження. Б. Келлер в 1909 р. писав, що дика рослинність є чудовим показником стану навколишнього середовища в цілому й ґрунтів окремо; в 1912 р. він склав перший визначник умов виростання по зовнішніх ознаках місцевої рослинності.

Наприклад, у ландшафтах Підмосков'я, скупчення верховодок на лугах можуть бути визначені не стільки по флористичному складі лугових фітоценозів, скільки по тривалості окремих фенофаз, тому що площі, під якими залягають верховодки, позначаються тривалим цвітінням ряду видів.

На сучасному етапі екологічних досліджень, у зв'язку із постійним підвищенням техногенного забруднення навколишнього середовища, постає важливе та актуальне завдання пошуку індикаторів для оцінювання стану антропогенно зміненого середовища.

В Україні проблема індикації умов техногенно забрудненого середовища, яка вже достатньо давно розвивається за кордоном, почала привертати увагу дослідників приблизно з кінця 80-их років XX ст. І якщо раніше проводились фрагментарні дослідження стосовно екології видів, індикаційної геоботаніки тощо, то тепер біоіндикація виділяється як самостійний науковий напрямок.

Досліджується можливість індикації на рівнях фізіологічних, біохімічних, морфологічних та біоритмологічних, хорологічних (зміни ареалів видів рослин) реакцій, а також на біоценотичному і ландшафтному рівнях.

У 90-і роки в Україні активно починає досліджуватись фітоіндикація динаміки екологічних факторів. Найдоступнішим для спостереження і дослідження компонентом біогеоценозів є рослинний покрив. Між компонентами біогеоценозу існує тісний взаємозв'язок, котрий дає змогу за зміною одних елементів судити про зміну інших. Щоб виявити закономірності таких змін, застосовують методи індикації екологічних факторів за видовим складом рослинних угруповань.

На сьогодні, у зв'язку із постійним підвищенням у повітрі та ґрунті вмісту важких металів, актуальним стає використання рослин як організмів-моніторів стану техногенного середовища. Порівняння видів за їх здатністю до нагромадження ряду елементів свідчить, що для пасивного моніторингу аеротехногенного забруднення середовища важкими металами найбільш придатні такі синантропні види, як *Taraxacum officinale* Wigg., *Artemisia vulgaris* L., *Plantago media* L., *Cichorium intybus* L.

В якості фітоіндикаторів використовують мохи (бріоіндикація), лишайники (ліхеноіндикація), рослинні угруповання, окремі види судинних рослин, зміни в їх розповсюдженні, рості та розмноженні, тератологічні зміни.

На сучасному етапі екологічних досліджень, як зазначає Я. П. Дідух, все частіше індикаторами стану середовища виступають не види рослин (тобто елементи), а їх ознаки, властивості (тобто структури елементів). Таке переміщення центру ваги з елементів на їх структуру свідчить про зміну методології в дослідженні рослинних угруповань у напрямку поглибленого вивчення їх організації та взаємозв'язку і залежності із зовнішніми екологічними умовами, воно має велике наукове і практичне значення.

## 6.2 Основні поняття індикаційної геоботаніки

**Біоіндикатори – організми, присутність, кількість або особливості розвитку яких служать показниками природних процесів, умов або антропогенних змін середовища перебування.**

Умови, обумовлені за допомогою індикаторів, називаються **об'єктами індикації, або індикатами**, а процес визначення – **індикацією**. Індикаторами можуть бути окремі організми або їхні сполучення (ценози).

Існують різні форми біоіндикації. Якщо дві однакові реакції викликаються різними антропогенними факторами, то говорять про **неспецифічну біоіндикацію**. Якщо ж ті або інші зміни, що відбуваються, можна зв'язати тільки з одним фактором, мова йде про **специфічну біоіндикацію**.

Якщо біоіндикатор реагує значним відхиленням життєвих проявів від норми, то він є **чуттєвим біоіндикатором**. **Акумулятивні біоіндикатори**, навпроти, накопичують антропогенні впливи здебільшого без таких порушень, що проявляються швидко. Значне нагромадження забруднення, що поступово

перевищує нормальний рівень, найчастіше відбувається на рівні екофізіологічних або біоценотичних процесів.

Звичайно в природі всі види біоіндикації включені в ланцюжок реакцій, або процесів, що відбуваються послідовно. Якщо антропогенний фактор діє безпосередньо на біологічний елемент, то мова йде про **пряму біоіндикацію**. Але нерідко біоіндикація стає можливою тільки після зміни стану під впливом інших безпосередньо порушених елементів. У цьому випадку ми маємо справу з **непрямими біоіндикацією і біоіндикатором**.

Наприклад, при застосуванні 2,2-дихлорпропіонової кислоти частка злаків на сухуватому лузі зменшується приблизно з 55 до 12 – 14 % і відповідно збільшується частка різнотрав'я (пряма біоіндикація на трофічному рівні первинних продуцентів). Ця зміна співвідношення злаків і різнотрав'я спричиняє зрушення в пропорції прямо- і рівнокрилих (непряма біоіндикація на трофічному рівні консументів 1-го порядку).

Навіть у середині організму спостерігається певна супідрядність реакцій, що виникають у відповідь на який-небудь антропогенний фактор. Перша реакція створює основу для первинної біоіндикації, наступна – для вторинної.

Прямі індикатори підземних вод в аридних регіонах: чиевики, верблюжа колючка. Непрямий індикатор локальних скупчень підпищеної верховодки – розріджені зарості *Aristida pennata* у пісках пустель. Ця рослина вказує на слабку закріпленість піску, отже, там є гарна аерація й інфільтрація опадів. Прямі індикатори більш надійні й достовірні.

Наявність дуже чутливих біоіндикаторів приводить до ранньої індикації, коли реакція помітна вже при мінімальних дозах через дуже короткий час і відбувається в місці впливу фактора на елементарні молекулярні або біохімічні процеси.

Залежно від часу розвитку біоіндикаційних реакцій можна виділити 6 різних типів чутливості (рис. 14).

I тип: біоіндикатор дає через певний час, протягом якого він ніяк не відповідав на вплив (відсутність ефективного рівня), одноразову сильну реакцію й відразу втрачає чутливість (вище верхнього ефективного рівня).

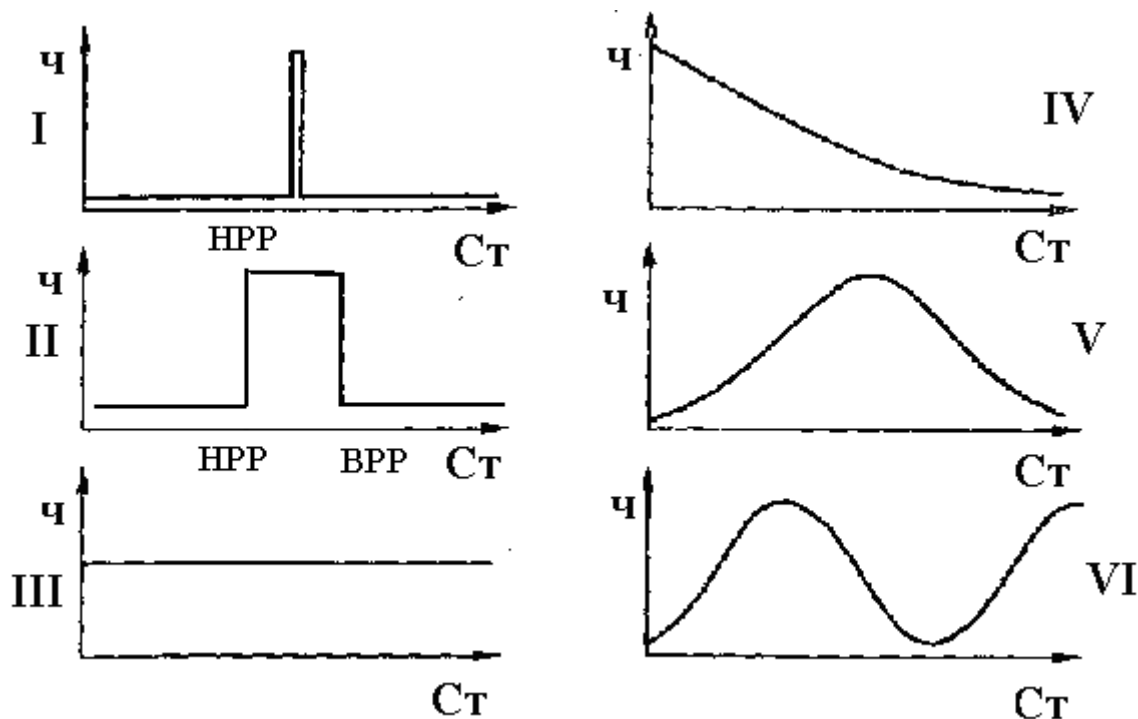
II тип: як і в першому випадку, реакція раптова і сильна, однак триває відомий час, а потім різко зникає.

III тип: біоіндикатор реагує з моменту появи порушуючого впливу з однаковою інтенсивністю протягом тривалого часу.

IV тип: після негайної сильної реакції спостерігається її загасання, спочатку швидке, потім більш повільне.

V тип: з появою порушуючого впливу починається реакція, що стає усе більш інтенсивною, поки не досягає максимуму, а потім поступово загасає.

VI тип: реакція V типу неодноразово повторюється; виникає осциляція біоіндикаційних параметрів.



НРР – нижче рівня реакції; ВРР – вище рівня реакції; Ст – стресор; ч – чуттєвість

Рисунок 14 – Типи біоіндикації в залежності від розвитку реакції в часі

### 6.3 Оцінка сполученості індикаторів та індикатів

Зв'язок між індикатором та індикатом називається індикаційним. Щоб індикатор міг розглядатися як такий, він повинен зустрічатися частіше за наявності індиката, ніж без нього. Однак ця спряженість може бути різною. Кількісним вираженням спряженості індикатора та індиката є вірогідність індикатора. Найпростішим, але не дуже точним способом визначення вірогідності індикатора стосовно до якого-небудь регіону є наступний. На різних ділянках досліджуваного співтовариства в межах даного регіону здійснюється опис пробних майданчиків, робляться ґрунтові розрізи, відбираються проби ґрунтів, проводиться неглибоке буравлення до ґрунтових вод, відбираються й аналізуються їхні зразки, а також і зразки материнських ґрунтоутворюючих порід і ґрунтових вод. Шляхом статистичної обробки отриманого матеріалу визначається вірогідність індикаційного значення співтовариства. Для цього необхідно, щоб число вивчених площадок було досить велике.

Якщо індикаційне значення співтовариства визначається вперше, то бажано мати не менш п'ятдесяти описів з розрізами та із пробами ґрунтів і вод. Якщо ж здійснюється перевірка вже відомого індикатора, то число описів може бути скорочене до 5-10. Для оцінки вірогідності індикаторів існує багато різних шкал. Одна з найбільш простих і розповсюджених шкал наводиться у таблиці 3. Оцінки вірогідності даються у ній на основі відсоткового співвідношення випадків, у яких досліджуваний індикатор та індикат зустрінуті спільно, і тих,



коли індикатор зустрінутий без індиката; загальне число досліджених пробних ділянок приймається за 100 %.

Абсолютні індикатори зустрічаються рідко. Варто користуватися індикаторами, що мають високий і достатній ступінь вірогідності. Спряженість індикаторів з різними індикатами повинна визначатися незалежно, відособлено для кожного з індикатів, тому що співтовариство, що не виявило зв'язку з одним індикатором, може мати дуже міцний зв'язок з іншим (наприклад, фреатофіти, індиферентні до ґрунтових умов, мають чіткий зв'язок із глибиною залягання й мінералізацією ґрунтових вод).

Таблиця 3. – Шкала вірогідності індикаторів

Загальне число пробних ділянок (%)		Ступінь вірогідності
зі сполученням індикатора й індиката	без сполучення індикатора й індиката	
100	0	найвищий (абсолютний індикатор)
Більше 90	Менш 10	високий (вірний індикатор)
Від 75 до 90	Від 10 до 25	достатній (задовільний індикатор)
Від 60 до 75	Від 25 до 40	низький (сумнівний індикатор)
Менш 60	Більше 40	незначний (індикація неможлива)

Якщо значення індикатора визначається вперше й зібраний матеріал досить великий (причому збір його проводився шляхом випадкового вибору ділянок, не зв'язаних ні з певним співтовариством, ні з певним індикатом), то доцільно застосувати більш точні методи обробки отриманих даних, з обчисленням різних коефіцієнтів спряженості, що висвітлюють надійність зв'язку рослини й середовища.

Для багатьох рослинних співтовариств індикаційне значення вже визначене, і відомості про нього внесені в спеціальні індикаційні довідники. Для цих довідників обрані індикатори, що мають високу й достатню вірогідність.

Вірогідність не визначає повністю практичну цінність індикатора. Важливим є й те, наскільки часто зустрічається індикатор у межах площі, на якій є присутнім індикат. Ця характеристика називається значимістю індикатора. Індикатори, що мають високу вірогідність, можуть мати дуже малу значимість, якщо вони зустрічаються рідко. Для орієнтовної оцінки значимості застосовна наступна шкала (табл. 4).

Вірогідність і значимість – поняття не тотожні. При оцінці вірогідності виходять із суми ділянок, на яких зафіксований індикатор, і визначають відсоток ділянок, на яких він сполучений з індикатом. При визначенні ж значимості за ціле приймається сума вивчених ділянок індиката й визначається частота зустрічей індикатора в їхніх межах. Для практичного застосування індикаторів треба знати їх вірогідність і значимість.

Таблиця 4. – Шкала значимості індикаторів

Частота зустрічей індикатора в межах площі, зайнятій індикатором (% від досліджених ділянок індикатора)	Значимість
91—100	Відмінна
76—90	Гарна
51—75	Нормальна
10—50	Низька
Менш 10	Незначна

#### 6.4 Серії фітоценозів як індикатори процесів

Об'єктами індикації (індикатами) можуть бути не тільки ґрунти, гірські породи, підземні води, але й різні процеси. Індикаторами процесів є еколого-генетичні ряди фітоценозів, тобто просторові ряди, у яких рослинні співтовариства розташовуються поруч один з одним у тій послідовності, у якій вони переміняються в часі відповідно до змін середовища. Таким чином, еколого-генетичний ряд являє собою серію співтовариств (або частину серії), розгорнуту в просторі (під серією при цьому розуміється послідовна зміна співтовариств у часі, викликана однією сукцесією). Для цих рядів характерний генетичний зв'язок між їхніми членами. Прикладами еколого-генетичних рядів можуть служити пояса, створювані рослинністю у водоймах, що обсихають і заростають, або на поверхні порід, що руйнуються під дією вивітрювання. За поданнями С. В. Вікторова, у межах «поля породи», тобто площі, однорідної по своїм літологічним умовам, залежно від ходу процесу вивітрювання й ґрунтоутворення розвивається серія фітоценозів, які, незважаючи на ряд розходжень, мають відому флористичну спільність і поступово еволюціонують друг у друга так, що вся рослинність «поля породи» утворює єдину взаємозалежну систему. Це один із прикладів розвитку еколого-генетичного ряду.

У рослинному покриві існує величезне число екологічних рядів рослинних співтовариств. Серед них є як еколого-генетичні ряди, так і такі, у яких члени ряду не мають ніякого генетичного зв'язку один з одним.

Еколого-генетичні ряди розрізняються по наступних двох ознаках: 1) плавність переходів сусідніх фітоценозів і 2) наявність екологічних реліктів на ділянках співтовариств, які граничать друг із другом. Під плавністю переходу маються на увазі деяка невизначеність границь між сусідніми ділянками співтовариств і поступовість зміни співтовариств у просторі. Однак ця ознака не є вирішальною, тому що зустрічаються випадки, коли ділянки співтовариств не мають генетичного зв'язку один з одним, але й не мають чіткі межі. Більш надійною ознакою служать екологічні релікти. Це окремі види, або окремі синузії, або цілі мікроценози, що існують у вигляді дрібних крапель у тло співтовариства, що займає дану ділянку в цей час, але є залишками фітоценозу, що існував тут раніше.

Оскільки в еколого-генетичних рядах ділянки співтовариств, що змінюють один одного, лежать поруч, то на більш ранньому відрізку ряду певне співтовариство представлене суцільною ділянкою, а на більше пізньому – від нього збереглися тільки розрізнені фрагменти, що є екологічними реліктами. Наприклад, у водоймі, що обсихає, на мілководді можуть бути суцільні зарості очерету й комишу, а там, де води вже немає й сформувався осоковий кочкарник, серед нього зустрічаються тільки невеликі очеретяні й комишеві ділянки, що вказують на присутність тут у минулому мілководдя із прибережно-водними макрофітами. Помітити екологічні релікти іноді досить важко. Тому для виявлення еколого-генетичних рядів доцільно спочатку звертати увагу на плавність меж (тому що вони більш помітні), а пізніше уточнювати первісні подання по наявності екологічних реліктів.

У польових умовах різні еколого-генетичні ряди зустрічаються у вигляді комплексів, елементи яких мають плавні межі й характеризуються присутністю екологічних реліктів. Особливо важливі так звані «циклічні комплекси», тобто такі, у яких на елементах комплексу, що сусідять, зустрічаються екологічні релікти, протилежні по характері свого зв'язку із середовищем (наприклад, релікти-ксерофіти й релікти-гігрофіти). Це свідчить про оборотність процесів, що протікають у межах даного комплексу, і про циклічну нестабільність екологічних умов.

Еколого-генетичні ряди використовуються для індикації різних процесів. Найбільш важливо виявити самі ранні стадії процесів, коли вони ще не дуже добре помітні на місцевості. Рослинність має надзвичайну чутливість реакції на зміну екологічних умов і тому стає індикатором будь-якої перебудови в природній обстановці, коли інші компоненти ландшафту ще не вказують на неї. У практиці польових індикаційно-геоботанічних досліджень еколого-генетичні ряди застосовуються найбільш часто для визначення різних стадій процесів вивітрювання гірських порід і ґрунтоутворення, заболочування, засолення, карстових, зсувних, селевих процесів, а також різних змін ландшафту, викликаних діяльністю людини.

Коли дослідження ведуться із застосуванням аерометодів, доцільно використовувати для індикації не еколого-генетичні ряди фітоценозів, а ряди природно-територіальних комплексів. Члени ряду в цьому випадку розрізняються не тільки за рослинністю, але й за іншими фізіономічними компонентами ландшафту й особливо за рельєфом. Такі ряди йменуються ландшафтно-генетичними і по суті подібні до розглянутих вище.

Більшість індикаційних зв'язків і закономірностей мають регіональний характер, тобто проявляються в якій-небудь певній групі регіонів (або, рідше, в одному регіоні). Ця особливість індикаторів приводить до розподілу їх на панареальні, регіональні й локальні (за ступенем географічної стійкості індикаційних зв'язків). Зв'язок панареальних індикаторів з індикатором однаковий у всьому ареалі індикатора. Так, очерет – панареальний індикатор підвищеної вологості субстрату в межах розвитку своєї кореневої системи. Панареальні індикатори нечисленні й звичайно відносяться до прямих. Частіше зустрічаються регіональні індикатори, що мають постійний зв'язок з індикатором

лише в межах певної фізико-географічної області, і локальні, що зберігають індикаційне значення лише на площі відомого фізико-географічного району. Вони в основному є непрямыми.

Проведення спеціальних геоботанічних індикаційних досліджень окремо для кожного природного регіону практично не доцільно, тому що пов'язане зі значними непродуктивними витратами. Тому виникає завдання екстраполяції індикаційних даних, тобто поширення їх з вивчених територій на аналогічні по фізико-географічних умовах, не піддані спеціальним дослідженням або не доступні для них. Екстраполяція може бути різною за двома основними показниками: дальності й повноті. Під дальністю екстраполяції Б. В. Віноградов розуміє відстань, на яку індикатор може бути розповсюджений з тієї території, де він виявлений, на райони, які дослідником не відвідувалися. За ступенем дальності він розрізняє ряд видів екстраполяції.

1. **Внутрішньоконтурна екстраполяція**, тобто поширення значення індикатора з тих точок опису, на яких він був виявлений, на весь контур даного співтовариства й найближчі прилягаючі ділянки, зайняті тим же фітоценозом; це найпростіша операція, яка постійно проводиться при польових індикаційних дослідженнях на основі встановлення меж ділянок того самого ценозу, що лежить поблизу від досліджуваної ділянки.

2. **Внутрішньоландшафтна екстраполяція** – поширення значення індикатора на всі ділянки даного співтовариства, що лежать усередині певного ландшафту (причому віддалення ділянок друг від друга може бути значним); цей вид екстраполяції здійснюється звичайно на основі дешифрування аерофотознімків і, рідше, шляхом наземної або аеровізуальної рекогносцировки території.

3. **Регіональна екстраполяція**, тобто поширення значення індикатора з одного регіону, для якого він виявлений, на інші, більш-менш подібні. У цьому випадку екстраполяція можлива лише між ландшафтами-аналогами, ступінь подібності яких установлюється шляхом аналізу фізико-географічних, ландшафтних, геоботанічних і ґрунтових карт вивченого регіону й регіонів, на які передбачається робити екстраполяцію, а також при використанні літературних даних.

4. **Дальня екстраполяція**, тобто поширення значення індикатора з одних природних умов на інші, істотно відмінні (з однієї зони в іншу або з одного континенту на інший). Проводиться на основі аналізу великої кількості літературних даних і картографічних матеріалів. Цей вид екстраполяції поки дуже рідкий.

Проблема екстраполяції індикаторів – одна із найскладніших в індикаційній фітоценології.

## 4.5 Рослини-біомонітори

### Біотести на водоростях

Класичним тест-об'єктом на забруднювачі є одноклітинна зелена водорість хлорела (*Chlorella vulgaris* Beijer.). Її переваги для експрес-аналізу забруднення агроценозу полягають у короткому життєвому циклі й можливості проводити оцінку за такими показниками, як пігментне секторування, порушення споруляції клітин і летальність.

Метод, заснований на оцінці чисельності живих особин і динаміки її фітомаси, дає в остаточному підсумку уявлення про вплив токсикантів на тривалість життя й плідність тест-системи. Існує альгологічна оцінка фітотоксичності гербіцидів (метод «паперових дисків»). Оцінюється інтенсивність росту біоіндикатора *Ch. vulgaris* залежно від концентрацій токсиканта. За альгіцидні приймають концентрації речовини повністю гнітючі ріст водоростей на дисках.

Інший метод оцінки хімічних речовин, заснований на ефекті вповільненої флюоресценції (ВФ). Цей ефект проявляється в рослин при наявності сформованого фотосинтетичного апарата. Гербіциди (інгібітори фотосинтезу) здатні змінювати інтенсивність ВФ. Під дією дуже низьких концентрацій гербіциду різко інгібується ВФ, що реєструється на спеціальній установці. Цим способом можна виявити наявність гербіцидів інгібіторів реакцій Хіла, однак у випадку інших пестицидів метод малоефективний.

Багато методів біологічного тестування засновані на візуальних оцінках. Досить придатні для цієї мети зелені й діатомові водорості. Під дією токсикантів спочатку зелена маса водорості міняє колір – стає густо-коричневою або навпаки, знебарвлюється. Деякі токсиканти не викликають помітних змін кольору, однак водорості втрачають тургор і легко ушкоджуються.

Існують досить надійні способи кількісної реєстрації впливу забруднювачів, наприклад, плазмоліз. Для визначення кількості загиблих кліток користуються методом вітального фарбування. Живі клітини сильно обмежують проникнення в протоплазму органічних речовин, і будучи поміщеними в розчин ряду барвників, практично не офарблюються. У мертві клітини фарба проникає вільно, завдяки чому наявність загиблих клітин легко піддається обліку.

Система тестів, що фіксують зміни яких-небудь функцій організму, заснована на швидкості руху протоплазми, що у багатьох клітин здатна робити кругові рухи (циклозіс). Реакція вповільнення або зупинки протоплазми найкраще помітна на рослинах з подовженими клітинами, такими як харові водорості (*Charophyta*), дюнаміла (*Dunamilla*) і елодея (*Elodea*). Присутність свинцю в середовищі, наприклад, впливає на швидкість руху протоплазми, починаючи з концентрації 0,5 мг/мл.

Для тестування ґрунту, забрудненого важкими металами використовують тест обліку біологічної розмаїтості водоростей на одиницю площі. При найменшому забрудненні ґрунту, першими з водоростевих співтовариств «вибиваються» зелені водорості. Жовто-зелені водорості, особливо

одноклітинні, є показниками чистоти й здоров'я ґрунту. Їхнє зникнення стає сигналом на забруднення. Однак, ґрунтові водорості, як індикатори, мають обмеження: найчастіше збідніння структури альгопедоценозу вказує на ступінь загального забруднення, без диференціювання окремих контаминантів.

### Біотести на мохах

Метод індукції флюоресценції хлорофілу дозволив досліджувати активність фотосинтетичного апарату в ряду рослин при зміні зовнішніх умов середовища. Ця особливість хлорофілу була запропонована як індикаторна ознака порушень, викликаних впливом полутантів. Зручним об'єктом для досліджень послужив листовий мох *Mnium hotnum* L., у якого добре проглядається одношарова структура гаметофіту. Модульований (шляхом перемикання світлових і темнових фаз) розвиток флюоресценції суспензії хлоропластів служить критерієм із забруднення повітря двоокисом сірки.

Аналіз мохів методом мас-спектрометрії може виявити забруднення важкими металами, мохи накопичують їх у значних кількостях.

### Біотести на лишайниках

Лишайники є надійними індикаторами забруднення повітря й традиційно використовуються для цілей біоіндикації. Основні причини, що обумовлюють малу стійкість лишайників і їхніх угруповань до атмосферного забруднення наступні:

1. висока чутливість водоростевого компоненту лишайників, пігменти якого під дією забруднювачів швидко руйнуються;
2. відсутність захисних покривів і пов'язане із цим безперешкодне поглинання газів сланями лишайників;
3. високі вимоги до кислотності субстрату, зміна якого понад певний показник призводить до загибелі лишайників.

Широко відомий той факт, що на забруднених територіях лишайники відсутні. Це пов'язане з тим, що лишайники, на відміну від вищих рослин, поглинають речовини всім таломом без попередньої фільтрації води ґрунтом (табл. 5).

Конкретним методом оцінки концентрації діоксиду сірки в навколишнім середовищі є реакція лишайників. При його концентрації вище  $0,3 \text{ мг/м}^3$  спостерігається повна відсутність лишайників – лишайникова пустеля. При рівні в  $0,05 \text{ мг/м}^3$  -  $0,20 \text{ мг/м}^3$  присутні ксанорії, фісули, анатіії, леканори. Багатство лишайникової флори свідчить про концентрації не більше  $0,05 \text{ мг/м}^3$ . Найбільш чутливим до діоксиду сірки є епіфітний лишайник *Nurogymnia physodes*, при концентрації  $0,23 \text{ мг/м}^3$ , його повне відмирання відбувається в плинні двадцяти дев'яти доби, а при  $0,08 \text{ мг/м}^3$  некроз 60% талому. Індикаторами на діоксид азоту, є лишайники, як епіфітні, так і епігейні, які містять азотофіксуючі синьо-зелені водорості, але механізми визначення по них істотно відрізняються. Так, при збільшенні концентрації діоксиду азоту, його концентрація в епіфітних лишайниках збільшується, що пов'язане з його поглинанням з повітря й з опадів. Однак, у таломі епігейних лишайників, які

здатні до азотофіксації, його загальна концентрація зменшується, як передбачається, це пов'язане з порушенням азотистого обміну. Подібний ефект так само викликає діоксид сірки.

Таблиця 5. – Оцінка ступеня забрудненості повітря за допомогою лишайників

Зона	Ступінь забрудненості повітря	Наявність (+) або відсутність (-) лишайників		
		кущистих	листуватих	накипних
1	Забруднення немає	+	+	+
2	Слабке забруднення	-	+	+
3	Середнє забруднення	-	-	+
4	Сильне забруднення («лишайникова пустеля»)	-	-	-

При застосуванні лишайників варто користуватися шкалою стійкості конкретного виду до забруднювача (табл. 6). Шкала реакції лишайників на полютанти (для умов Північного Кавказу й Передкавказзя) розроблена С.°Б.°Криворотовим. Він виділяє 4 типи цих організмів з 127 видів:

- 1 тип – стійкі до забруднення лишайники (25);
- 2 тип – чутливі до дії атмосферного забруднення (42);
- 3 тип – дуже чутливі до забруднення види (23);
- 4 тип – лишайники, що не переносять забруднення (37).

Лихенодіагностика дозволяє здійснювати картування території по ступені забруднення атмосферного повітря. Однак, можливості лишеноіндикації обмежені чутливістю нативних видів, оскільки багато лишайників акумулюючи забруднювачі з атмосфери при його хронічному впливі гинуть від низьких концентрацій, що найчастіше не досягають встановлених для людини й теплокровних тварин нормативів.

В умовах лабораторії, якщо лишайники помістити в камери з певною вологістю, температурою й концентрацією забруднювача, то про ступінь ушкодження біотесту прийнято судити по змінах його структури: візуально (колір, морфологія, утворення діаспор) і мікроскопічним (життєздатність водоростевого шару). Флуоресцентна мікроскопія дозволяє оцінити руйнування хлорофілу в клітках фітобіонта; електронна мікроскопія реєструє такі ультраструктурні зміни водоростевих і грибних клітин, як збільшення щільності цитоплазми й руйнування органел.

Таблиця 6. – Розподіл видів лишайників за їх реакцією на поллютанти

Чутливість	Лишайники
Дуже чутливі	<i>Bryoria implexa</i> (Бріорія переплутана) <i>Evernia prunastri</i> (Евернія сливова) <i>E. mesomorpha</i> (Евернія мезоморфна) <i>Ramalina farinacea</i> (Рамаліна мучниста) <i>Usnea florida</i> (Уснея квітуча) <i>U. longissima</i> (Уснея найдовша) <i>U. dasypoda</i> (Уснея густоборода) <i>Lobaria pulmonaria</i> (Лобарія легочна) <i>L. verrucosa</i> (Лобарія бородавчата)
Чутливі	<i>Parmelia sulcata</i> (Пармелія бороздчата) <i>P. sperata</i> (Пармелія цапина) <i>Parmeliopsis ambigua</i> (Пармеліопсис сумнівний) <i>P. hyperopta</i> (Пармеліопсис темний) <i>Physcia caesia</i> (Фісція сиза) <i>Ph. grisea</i> (Фісція сіра) <i>Ph. aipolia</i> (Фісція сіро-блакитна) <i>Ph. stellaris</i> (Фісція зірчаста)
Стійкі	<i>Hypogymnia physodes</i> (Гіпогімнія вздута) <i>Phaeophyscia orbicularis</i> (Феофісція округла) <i>Xanthoria parietina</i> (Ксанторія постенна) <i>X. substellaris</i> <i>Caloplaca cerina</i> (Калоплака воскова) <i>C. pyracea</i> (Калоплака вогнена) <i>Lecanora allophana</i> (Леканора різноманітна) <i>Candelariella scorteia</i> (Канделярієла жовточно-жовта)

На рисунках 15 та 16 представлені різні типи лишайників за їх морфологічними ознаками й чутливістю до забруднення середовища.

Одним з методів індикації за допомогою лишайників є так званий «трансплантаційний метод». Потрібно:

- 1) зібрати лишайники, які ростуть на незабрудненій місцевості, зі шматочками субстрату (кори);
- 2) прикріпити їх до планшетів;
- 3) виставити планшети в різних місцях там, де необхідно оцінити забруднення повітря;
- 4) відзначати зміну стану лишайників із часом і потім зробити висновок про якість атмосфери в районі досліджень.



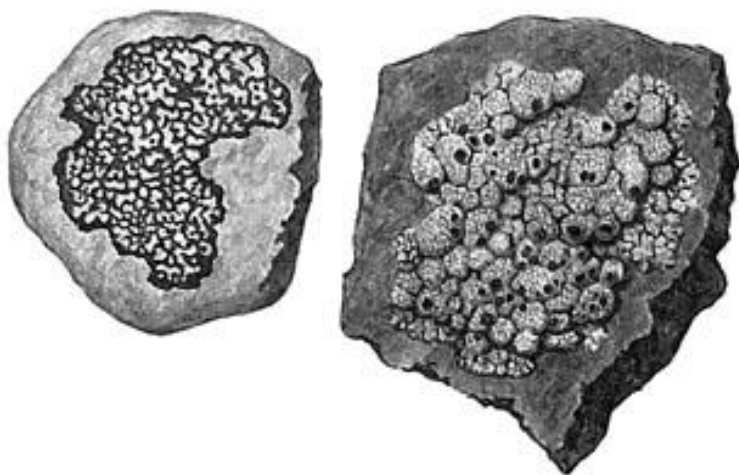


Рисунок 15 – Накипні лишайники найбільш терпимі до забрудненого повітря. На рисунку *Rhizocarpon geographicum* та *Haematomma ventosum*.

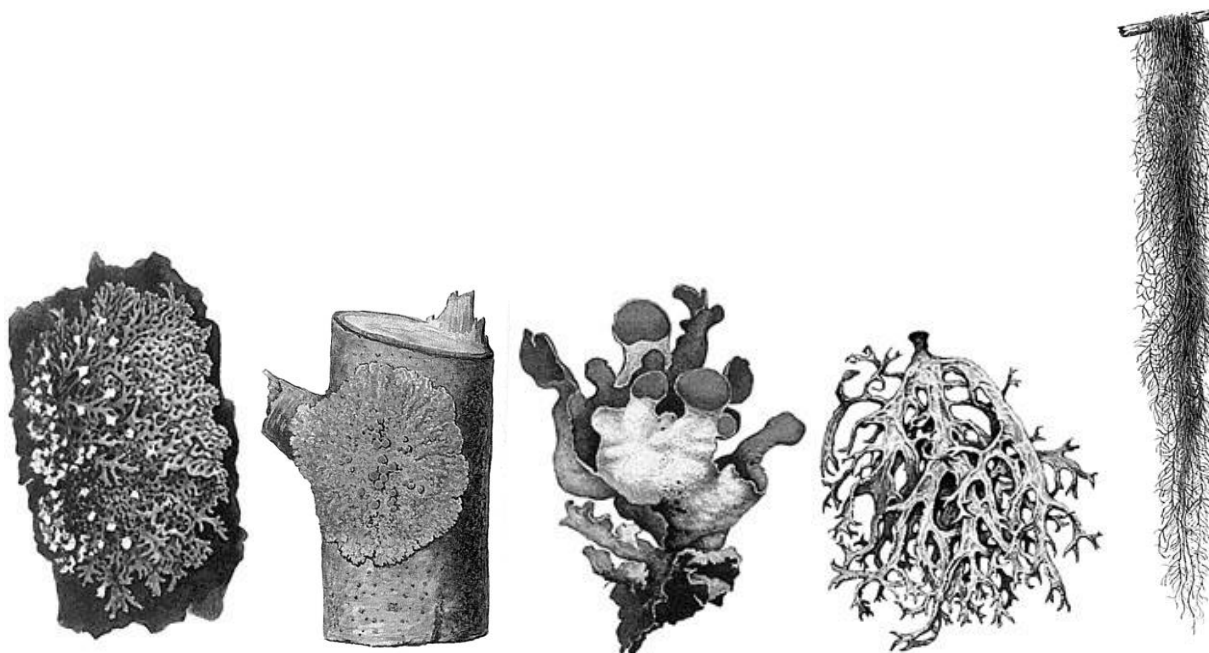


Рисунок 16 – Листуваті лишайники – *Hydrogymnia physoides*, *Xanthoria parietina* та *Nephroma arcticum*. Куцїстї лишайники ростуть лише в чистому повітрі. На рисунку *Evernia Prunastri* та *Usnea longissima*.

Крім того, можна провести оцінку на місцевості. Наприклад, у лісових насадженнях біля великих промислових підприємств, населених пунктів.

### Біотести на вищих рослинах

Зручними об'єктами для вивчення впливу умов перебування є види **хвойних**. Хвойні розглядаються у зв'язку з можливістю цілорічних спостережень. При дослідженні хвойних для біоіндикації використовують різноманітні параметри (опадання хвої, її пігментацію, кількість воску

кутикули, вміст фенолів, інтенсивність фотосинтезу). Аналізується фарбування хвої (порушення пігментації), кількість воску, вміст фенольних з'єднань. При перевищенні межі витривалості листків, за вмістом діоксиду сірки, відбувається їхнє обпадання. З'єднання фтору дають специфічну реакцію хвої, побіління листової пластинки біля основи, і наступне потемніння, пов'язане з некрозом, зменшується площа листків у хвойних (табл. 7).

Покритонасінні рослини також дуже широко використовуються. Для біотестування відпрацьовано чимало методів на різних культурах: білій гірчиці (*Sinapis alba* L.), озимій і яровий пшениці (*Triticum aestivum* L.), вівсі (*Avena* L.), гречці (*Fagopyrum* L.), огірку (*Cucumis* L.), крес-салаті (*Lepidium sativum* L.), сої (*Glycine* L.), льоні (*Linum* L.), грястиці збірній (*Dactylis glomerata* L.).

На **гірчиці** враховують ступінь інгібування первинного корінця проростка після обробки насіння протидводольним гербіцидом. Визначають також зів'янення рослин, гальмування приросту листків, надземної маси проростків.

**Редис** є традиційним біотестом при дослідженні залишків пестицидів у ґрунті й кінцевій продукції рослинництва, тому що має в порівнянні з іншими об'єктами найбільш високу чутливість до фітотоксичних препаратів, що обумовлено високою енергією проростання його насіння і скоростиглістю культури.

На **огірку й гречці** тестують гербіциди – похідні сечовини й фенолкарбамати. При цьому в огірка враховують ріст первинного кореня, у гречки – стовщення стебла, деформацію зародкових листків, а також гальмування росту.

**Крес-салат** використовується як тест-об'єкт для оцінки забруднення повітря й ґрунту. Тест триває 10 днів. При наявності шкідливих речовин знижується відсоток схожості й інгібується ріст зародкових корінців. До недоліків даного тесту можна віднести неспецифічні зміни, що утрудняють виявлення конкретного забруднювача. Очевидно, це пояснюється наявністю генетичної неоднорідності культури.

**Овес і рис** використовують як індикатори ґрунтових протизлакових гербіцидів, тому що це найбільш чутливі види серед злакових культур. При цьому основним тестом є інгібування росту зародкового кореня й листка.

Дія пестицидів на злаках виявляється по їхньому впливі на морфогенез рослин, що проявляється в змінах типу морфозів. В **озимій пшениці**, при високому пестицидному навантаженні найпоширенішим і стійким типом морфозу є «колотівка», тобто збільшення числа колосків на уступі колосового стрижня. Внесення мінеральних добрив може також прямо або побічно приводити до появи морфозів колосся в озимій пшениці (у межах 7-39 % залежно від гідротермічного режиму й виду добрив). Колосові морфози й фазовий індекс, характеризуючи інтенсивність впливу на рослину агрохімікатів і інших факторів, що ушкоджують, можуть бути успішно використані в якості діагностичної тест-системи.

Таблиця 7. – Біоіндикатори шкідливих речовин у повітрі при активному моніторингу

Компоненти забруднень	Біоіндикатори	Симптоми
Фтористий водень (HF)	Тюльпан, гладіолус, півник, петрушка кучерява	Некрози верхівок й країв листків. Накопичення фтору у сухій речовині
Озон (O <sub>3</sub> )	Тютюн, шпинат, соя	Некротичні плями та некрози на верхньому боці листків
Пероксиацетилнітрат	Кропива жалка, тонконіг однорічний	Смугасті некрози на нижньому боці листків, смугасті некрози листків
Двоокис сірки (SO <sub>2</sub> )	Люцерна, гречиха, подорожник великий, горох, конюшина інкарнатна	Міжжилкові некрози та хлорози
Двоокис азоту	Шпинат, махорка, селера	Міжжилкові некрози
Хлор (Cl <sub>2</sub> )	Шпинат, квасоля, салат	Збліднення листків, деформація хлоропластів
Етилен (C <sub>2</sub> H <sub>4</sub> )	Петунія, салат, томат	Відмирання квіткових бруньок, дрібні квіти у петунії, закручування листків, підвищення пероксидазної активності
Фторид-іон, іони металів (Pb, Zn, Cd, Mn, Cu)	Райграс багатоквітковий, мітлиця повзуча та мітлиця тонка Кінський каштан	Накопичення у сухій речовині
Сполучення шкідливих речовин у повітрі (SO <sub>2</sub> , HCl, NO <sub>2</sub> , HF)	Ялиця, ялина, сосна	Зниження вмісту хлорофілів а та b, зменшення віку голок й затримання росту

Видимо, успішне рішення проблем біоіндикації багато в чому буде визначатися підбором, а іноді й спрямованим створенням сортів (ліній) культурних рослин, чутливих до забруднення. Нажаль, у цей час подібні сорти й лінії в Україні відсутні. Тому зусилля дослідників повинні бути спрямовані на пошук перспективних форм і роботу з ними. Так, в Англії, спеціально виведений сорт тютюну Bel W3, що характеризується сприйнятливістю до

вмісту озону в повітрі. С допомогою цього сорту була створена картосхема Британських островів, що характеризує їхнє забруднення озоном. При слабкому впливі озону на тютюн через кілька днів по всій поверхні листової пластинки утвориться густа мережа некротичних плям срібlistого кольору (табл. 6). Як еталон порівняння одночасно висаджується відносно стійкий до озону сорт тютюну Bel В.

Успішне застосування знаходять дикоростучі фітотести зокрема із **родини ряскових**. Ряскові – самі дрібні квіткові рослини, при сприятливих умовах розмножуються цілорічно (переважно вегетативно). Інтенсивність фототаксису хлоропластів у листоподібних стеблинках ряски, оцінювана по зміні кількості хлоропластів в епістрофному положенні, можна розглядати як чутливий показник, що свідчить про ступінь забруднення елементів агроландшафту. Явище негативного фототаксису й послужило основою методу фітотестування. Завдяки цим перевагам ряску можна назвати «екологічною дрозоділою». Метод індукції флюоресценції хлорофілу ліг в основу тест-системи, що визначає забруднення води важкими металами за допомогою вищих рослин – ряски малої (*Lemna minor* L.). Ряска мала (*Lemna minor*) і ряска трійчаста (*Lemna trisulcs* L.), чутливі до забруднення води, при вмісті в ній до 10 мкг/мл іонів Ва, Сu, Mg, Fe, Со. На кожний забруднювач у видів рясок проявляється специфічна реакція. На мідь (0,1-0,25 мг/мл) – листоподібні стеблинки реагують повним роз'єднанням із груп і зміною кольору із зеленого на блакитний; реакція проявляється через 4 години після впливу. На цинк (0,025 мг/мл) реакція полягає в зміні фарбування листоподібної стеблинки: з насичено-зеленої до безбарвної; де зеленими залишаються тільки точки росту. Барій (0,1-0,25мг/мл) викликає повне роз'єднання листоподібних стеблинок, відпадиння коріння і зміну фарбування із зеленого на молочно-біле. Кобальт (0,25-0,0025 мг/мл) – повне припинення росту й втрату фарбування.

Вищі рослини теж можуть служити індикаторами забруднення повітря. Інтерес представляють видимі морфологічні зміни, використовувані для біоіндикації. Це часто виражається в зміні кольору листків.

За Дмитрієвим, під впливом шкідливих газів і важких металів у рослин розвивається зміна кольору:

- 1) пожовтіння країв або ділянок листків у листяних порід під дією хлоридів;
- 2) почервоніння у вигляді плям, наприклад, на листках смородини, під дією діоксиду сірки;
- 3) побуріння (побронзовіння) листків і хвої під впливом газів у складі диму;
- 4) сріблястий колір листків у трав'янистих рослин (тютюн) під дією озону.

Крім того, у рослин може розвиватися **некроз** – відмирання обмежених ділянок тканини листка або хвої. Як показано на рисунку 17, виділяють наступні форми некрозів на листках: крапкові, плямисті, міжжилкові, крайові, типу «риб'ячого кістяка», верхівкові, паралельні.

1) У лип при дії діоксиду сірки часто спостерігаються міжжилкові некрози. Вони приводять до відмирання листкової пластинки між бічними жилками першого порядку.

2) Крайові некрози листка досить характерні для лип при дії на них солі, застосовуваної для танення снігу й льоду.

3) Сполучення міжжилкових і крайових некрозів приводить до появи візерунка типу «риб'ячого кістяка».

4) Верхівкові некрози часто виникають у хвойних (ялина, сосна, ялиця) під дією діоксиду сірки.

5) Лінійні некрози характерні для листків однодольних рослин при дії на них газів, що входять до складу диму.

6) Некрози оплодню вражають квітки часто при дії діоксиду сірки на дводольні рослини.









			
Крапкові	Плямисті	Міжжилкові	Крайові
			
Тип "Риб'ячого кістяка"	Верхівкові	Верхівкові	Паралельні

Рисунок 17 – Форми некрозів на листках.

При розвитку некрозів спочатку змінюється колір, потім уражені ділянки осідають, висихають, розриваються, вицвітають або офарблюються в бурий колір за рахунок дубильних речовин.

Крім того, при дії діоксиду сірки можуть в'янути листки (зокрема, у малини). Під дією різних забруднювачів листки або хвоя можуть обпадати.

Збільшення й зменшення листків і хвої свідчить про дію забруднювачів. Так, хвоя подовжується під дією нітратів і коротшає при дії діоксиду сірки. У ягідних чагарників дим зменшує площу листків та ін.

Зміни форми росту й розгалуження (кущовидні, подушечні дерева) часто виникають при сильному забрудненні атмосфери.



13. Які форми некрозів на листках деревних рослин ви знаєте?

Перелічити.

14. До якої із видів екстраполяції відноситься така характеристика: поширення значення індикатора на всі ділянки даного співтовариства, які розташовані всередині визначеного ландшафту?

15. Як використовуються еколого-генетичні ряди фітоценозів?

16. Наведіть приклади тест-об'єктів, які широко використовуються.

17. Більш чутливими до забруднення повітря є лишайники:

А – накипні;

Б – листоваті;

В – кущисті.

18. Які зміни спостерігаються у рослин під дією?

а) діоксиду сірки;

б) засолення ґрунту.

## Тема 7. Созологічні аспекти фітоценології

### План

- 7.1 Фітосозологія як новий напрямок фітоценології.
- 7.2 Охорона генофонду і ценофонду України.
- 7.3 Види, занесені до «Червоної книги України».
- 7.4 Флористична значимість заповідних територій і збереження генофонду України.
- 7.5 Створення степових фітоценозів на місці степів, які колись існували.
- 7.6 Антропогенна трансформація флори південного сходу України.

### 7.1 Фітосозологія як новий напрямок фітоценології

У сучасній фітоценології сформувався новий напрямок – фітосозології, предметом вивчення якого є природоохоронні ботанічні об'єкти – види рослин і рослинні угруповання. Ці питання нині і в майбутньому будуть актуальними, і перспективи розвитку фітосозології набуватимуть у суспільстві все більшого значення.

У фітосозології відособлюються відповідні розділи аутофітосозології – індивідуальної охорони ботанічних об'єктів і синфітосозології – охорони рослинних угруповань.

Завданням фітосозології є:

- виявлення, інформатизація та вивчення динаміки генофонду та фітоценофонду, що потребує охорони;
- з'ясування причин та наслідків загроз і екобезпеки, їх виникнення під впливом синантропних, техногенних і природних екологічних факторів;
- розробка теоретичних і практичних питань охорони, ренатуралізації та репатріації гено- і ценофонду в природні екосистеми;
- створення екологічної мережі та прогнозу збалансування співвідношень природних екосистем і агроландшафтів;
- фітосозологічне обґрунтування методів раціонального використання та відновлення і збагачення біорізноманіття.

Хронологічно можна виділити три етапи в розвитку фітосозології в південно-східному регіоні України.

Перший етап (кінець XIX ст. – середина XX ст.) характеризується залученням уваги держави й громадськості до усвідомлення необхідності збереження унікальних природних об'єктів. Створюється програма мережі заповідників.

Другий етап (50-80 роки XX ст.) характеризується інтенсивним вивченням складу флори регіону, виявленням раритетних видів. У цей період вносяться пропозиції по формуванню списків видів для Червоних книг і виходять перші її видання.

Третій етап (з 80 рр. дотепер) – період цілеспрямованих, всебічних, комплексних фітосозологічних досліджень.



## 7.2 Охорона генофонду і ценофонду України

У сучасну епоху охорона природи має виключно важливе значення. На значній території винищена лісова рослинність, розорані степи і луки, осушені й освоєні болота, розширюється площа орних земель, відкритих гірських вирубок, міліють малі і середні річки тощо. Відбувається небувалий тиск на природні екосистеми. Як наслідок, скорочуються площі екосистем, бідніє флора. Виникає необхідність збереження природи.

В Україні є 7010 заповідних територій загальною площею 2557,8 тис. га (4,2%): вони включають 2 національні парки, 12 державних заповідників, близько 450 заказників і велику кількість пам'яток природи, які служать еталоном і місцем збереження рідкісних та зникаючих видів рослин і фітоценозів різних типів рослинності. В Україні ростуть 700 рідкісних видів і є велика кількість фітоценозів, що потребують охорони з боку держави та місцевих органів влади. Разом з тим, мережа природно-заповідних об'єктів ще не повністю сформована відповідно до території країни, репрезентативності різних видів та фітоценозів, їх типовості.

Крім того, через систему ботанічних садів частина рідкісних видів, у тому числі занесених до Європейського Червоного Списку і «Червоної книги України», вирощуються, розмножуються з тим, щоб поповнити аборигенні фітоценози зникаючими видами.

**Категорії природоохоронних об'єктів.** У природному стані росте до 500 видів рослин та нескінченна різноманітність рослинних угруповань, які потребують охорони. Але, оскільки ці види займають неоднозначне положення у природних екосистемах і знаходяться на різній стадії розвитку та представленості в різних типах рослинності й рослинному покриві України, вони одночасно набули різної категорії значимості та необхідності охорони. Залежно від рівня представленості в природі та потреби в охороні, науковцями розроблена система категорій природно-охоронних ботанічних об'єктів. Для віднесення ботанічного об'єкта до певної категорії враховується ботанічна значимість, типовість, рідкісність, репрезентативність, соціологічна цінність, національна і регіональна раритетність, ендемізм та інші параметри.

В Україні рідкісні та зникаючі види рослин і фітоценози охороняються за такими категоріями: національні парки, заповідники, заказники, пам'ятки природи тощо. Нижче наводиться статус цих категорій природоохоронних об'єктів.

**Рідкісні види рослин України та їх охорона.** В Україні близько 7 тис. видів вищих рослин, з них понад 700 потребують охорони та заповідності. Україна – індустріальна і малозаліснена країна, її залісненість становить 14%. Під впливом високого антропогенного тиску потерпають природні рослинні комплекси. Багато видів природної флори зникли або на межі зникнення. В світі щодня зникає 1 вид або підвид, а для його відновлення потребується 6-16°тис. років. Виникає нагальна необхідність охорони генофонду природної та культурної флори України.

До рідкісних рослин належать зникаючі види, що знаходяться на межі

вимирання, скорочують свій ареал, зменшують кількість місцезнаходжень. Вони можуть бути двох категорій природоохоронності: види загальнодержавного або національного і регіонального рівнів. До перших належать види, які потребують охорони з боку держави через ботанічні сади та ландшафтні об'єкти. Серед них такі: дріада восьмипелюсткова, осока Девелла, рододендрон жовтий, роговик Біберштейна, ковила українська. До других – види, які охороняються у природоохоронних об'єктах місцевого підпорядкування. Наприклад, у Запорізькій області, відносяться – ефедра двоколоскова, астрагал понтичний, анемона лісова, горицвіт весняний, ряст ущільнений, аврнія скельна та ін. Рідкісні види мають значення не лише для збереження генофонду природної флори, але й примноження генофонду диких співродичів видів культурної флори – дикі яблуна і груша, терен колочий, шипшина, калина, смородина, дерен тощо.

Із числа рідкісних видів є чимало таких, які мають важливе господарське значення різного використання: лікарські рослини – бобівник трилистий, гірчак-ракові шийки, глід одноматочковий, живокіст лікарський; харчові – костяниця, брусниця, бузина чорна, горобина звичайна, журавлина болотна; декоративні – первоцвіт весняний, сон чорніючий, анемона дібровна та ін. Тому збереження рідкісних рослин різного рівня заповідності набуває глобального природоохоронного значення.

Розорювання цілинних степових ділянок, вирубування лісів, систематичне сінокосіння, випасання і зникнення лук, меліорація, зрошування та інші антропогенні дії обумовили зникнення та скорочення ареалів і місцезростань багатьох видів рослин. Тому нині важко знайти вужачку звичайну, гронянку півмісяцеву, вудсію альпійську, марсилію чотирилисту, бо майже кожний третій вид папоротей є рідкісним у флорі України.

Рідкісними видами є й хвойні: тис ягідний, який практично був знищений у XIV-XVI ст.; було вирубано понад 27000 дерев у віці до 500 років, з них модрина польська, сосна Станкевича, с. Сосновського, ялівець високий. Нині зникають цінні соснові насадження.

Багато рідкісних видів є серед квіткових рослин. Частина з них уже зникли (ацерас людиноподібний, армерія покутська, сосна Порца, нігрителя чорна). Є й такі, що зростають тільки в одному місці (тюльпан скіфський, деревій голий, наперстянка шерстиста, головачка Літвінова, цибуля Виноградникова).

Чимало ендеміків і реліктів, які мають статус рідкісних видів – волошка перлиста, рододендрон східнокарпатський, тирлич роздільний, азалія понтійська, роговик Біберштейна, бук кримський, дріада восьмипелюсткова, айстра альпійська, нарцис вузьколистий, ковила українська.

За останні десятиріччя в рослинному покриві України відбуваються інтенсивні зміни, які призвели до значного скорочення площ лісів, лук, пасовищ, боліт, степів, що, у свою чергу, призвело до помітного збіднення фітоценофонду природного покриву України та окремих типів рослинності. У зв'язку з цим, важливого значення набуває проблема збереження фітоценофонду.

Сучасна природна рослинність збереглася на 1/3 загальної площі України. У її складі виділяється: лісова (8 млн. га), лучна (6 млн. га), болотна (2,5°млн.°га), степова (1,5 млн. га), меншу площу займає галофільна (1 млн. га), псамофітна, прибережно-водна та інші типи рослинності.

У складі лісової рослинності на Поліссі переважають соснові, сосново-дубові, вільхові ліси; в Лісостепу – дубові, грабово-дубові, ясеневі-дубові; в Степу – байрачні, дубові, заплавні дубові; в Карпатах – дубові, дубово-грабові, букові, ялинові ліси мезофільного типу; в Криму – букові, соснові та дубові ліси ксерофільного типу зі специфічним видовим складом для кожного синтаксону і відображенням зональних особливостей. Вони мало репрезентовані у природоохоронному фонді і потребують охорони та збереження.

Другу позицію у структурі природної рослинності займає лучна. Основні її площі зосереджені в зонах Полісся, Карпат, Лісостепу і Степу. У їх складі виділяються класи: степові, подові, суходільні, низинні, заплавні, гірські, болотні луки. У більшості випадків вони зосереджені в заплавах середніх і великих річок усіх зон. Лучна рослинність найменше репрезентована в мережі природоохоронних об'єктів України.

Третю позицію займає болотна рослинність. Розрізняють відкриті та лісопокриті болота. За характером живлення та іншими параметрами болотна рослинність представлена низинним (евтрофним), перехідним (мезотрофним) та верховим (оліготрофним) типами. Верхові та перехідні болота – це в основному лісові болота: сосново-сфагнові, сосново-березово-сфагнові і березово-сфагнові. Болотна рослинність охороняється повніше, але й у її складі є чимало рідкісних синтаксонів, які виявились під загрозою зникнення або значного скорочення ареалу.

Низинні болота включають лісоболотні вільхові, вільхово-березові та березові фітоценози, а відкриті – осокові, осоково-гіпнові, осоково-сфагнові й інші болотні угруповання.

Степова рослинність у природному стані збереглася лише на ділянках, які не підлягають освоєнню, у заповідниках, заказниках, у гірських районах Криму. Ще менше поширені галофільна, псамофітна та прибережно-водна рослинність.

У сучасних умовах антропогенного тиску на природні екосистеми і ландшафти одним з найефективніших заходів збереження природної рослинності є надання статусу заповідності об'єкту та включення його в природоохоронну мережу природно-заповідних територій. Доцільність збереження ценогенофонду визначається ценотичною значимістю природно-заповідних територій.

1. Поширеністю та виявленням на них типових еталонних рослинних угруповань.

2. Наявністю рідкісних і зникаючих рослинних угруповань.

3. Наявністю соціологічно значимих видів рослин.

4. Національною і регіональною раритетністю фітоценофонду.

5. Репрезентативністю рідкісних флористичних елементів, занесених до «Червоної книги України», Європейського Червоного Списку.

На більшості природоохоронних об'єктів за рівнем представленості є майже всі типові рослинні угруповання. Так, в Ялтинському заповіднику представлені ліси із сосни Паласа, с. Сосновського, ялівцю високого, дуба пухнастого, д. скельного, бука східного, б. кримського; у Карпатському – тиса ягідного, ялини європейської, смереки білої, бука лісового; в Поліському – берези повислої, б. пухнастої, сосни звичайної та інших. Завдяки аналізу флористичної і ценотичної представленості стає можливим правильно вирішити питання репрезентативності природоохоронних об'єктів, а також відобразити охоплення рівня різноманітності фітоценозів у рослинному покриві України.

Рідкісність рослинних угруповань визначається такими ознаками:

- наявністю реліктових, ендемічних, рідкісних, прикордонноареальних та видів, що мають велике ботаніко-географічне та ботаніко-історичне значення. Наприклад, соснові ліси з підліском з азалії жовтої, ліси із сосни крейдяної, чагарничково-трав'яні угруповання з домінуванням рододендрона східнокарпатського, лісові угруповання з тису ягідного;

- наявністю угруповань, які знаходяться на границі свого ареалу. Це ялинові ліси на Поліссі; ліси із сосни Паласа, які розвиваються в Криму біля північної границі поширення; випуклі оліготрофні болота Мак, Морочно 1, які знаходяться на південній межі поширення;

- унікальні для України рослинні угруповання. Наприклад, тисовий гай на Івано-Франківщині, який зберігся на площі 22 га, яйли в Криму, ковилові степи з ковили української в «Асканії Новій»;

- угруповання, едифікаторами яких є рідкісні види рослин: оліготрофні сосново-сфагнові болота із суцільним сфагновим покривом з сфагнуму бурого, с. папілозного та водні зарості з сальвінії плаваючої, водяного горіха;

- угруповання, які мають важливе господарське значення, але скоротилися під впливом господарської діяльності людини: журавлинники, старі дубові ліси у Лісостепу, ялинові ліси в Карпатах тощо;

- угруповання, корінні едифікатори яких асоціюють з видами, занесеними до Європейського Червоного Списку.

### 7.3 Види, занесені до «Червоної книги України»

Завданням агрофітоценології та геоботаніки є не тільки розробка сучасних технологій одержання максимальної кількості та високої якості рослинницької продукції при мінімальних затратах енергетично-речовинних засобів вирощування культур, але й створення нових принципів збереження і примноження гено- та ценофонду рослинного покриву України. Особливої гостроти ця проблема набуває у зв'язку з інтенсивністю антропогенного впливу на природні екосистеми. Згідно з цим, уже нині виділяється кілька категорій рослин, що потребують охорони з боку держави та органів місцевої влади. Найбільш поширеними є п'ять категорій рідкісних рослин, закодзовані

цифровими індексами, прийнятими в Міжнародній спілці охорони природи.

1. Рослини, що ніби зникли та які за останні десятиріччя не зустрічаються. Можливо, вони зовсім зникли, або десь ще збереглися в малодоступних і недостатньо вивчених місцях, трапляються десь у культурі, ботсадах, господарствах. Це види, чисельність яких настільки скоротилась, що майже неможливе їх відновлення без спеціальних заходів щодо їх відтворення.

2. Рослини, які знаходяться під загрозою зникнення, виявлені в кількох (1-3) місцях і фактично перебувають на грані зникнення, чисельність їх різко скорочується і якщо не вжити спеціальних охоронних заходів, то можуть зникнути.

3. Рідкісні рослини – види, які виявлені в 5-10 пунктах місцезростання, займають незначну площу і трапляються у невеликій кількості. Тепер вони ще не знаходяться під загрозою зникнення, але за несприятливих природних чи антропогенних умов можуть зникнути.

4. Зникаючі рослини – види, кількість особин, місцезростань, ареал яких скорочується. Їх називають також малопоширеними. Вони ще недостатньо вивчені, в результаті чого такі рослини не можна віднести до видів перших трьох категорій.

5. Невизначені рослини – види, які також називають відтворюваними. Про них немає достатніх достовірних даних. Вони не підлягають масовому збору і потребують постійного контролю за їх станом. Тому ці рослини не зареєстровані як такі, що потребують охорони.

Особливої уваги заслуговують види перших двох категорій. Вони занесені до «Червоної книги України». У випуску 1980 року таких в Україні налічувалось 108 видів. З тих пір їх кількість зросла, і наступний випуск включив більше. У цьому відношенні особливо вразливі види з родини орхідних або зозулинцевих, яких у флорі України налічується 66. Усі вони належать до рідкісних і вимагають різного ступеня охорони. Найпоширенішими є види роду зозулинець – з. запашний, з. обпалений, з. дрібнокрапчастий, з. блідий, з. болотний, з. пурпуровий, пальчатокорінник травневий, п. плямистий, п. Фукса, любка дволиста, коручка болотна, венерині черевички та інші.

Рідкісним для Карпат є едельвейс, або білотка альпійська з високогір'я Чорногори та Близниці. Це рослина-легенда, символ мужності та відваги, оспівана в піснях, розказана в легендах. Збереглась на майже недоступних скелях. Місцями вирощується в альпінаріях.

Білоцвіт весняний в Україні росте в Закарпатті та Прикарпатті на відкритих вологих луках. Цвіте ранньою весною, місцями ще й сніг не зійде. Рослина дивовижної краси, дуже декоративна. Розвивається масово, створюючи яскравий білий килим на фоні темних або молодих зелених лук та водних озерець талого снігу.

Водяний горіх плаваючий досить поширений по всій Європі, в Україні росте у водоймах Полісся, Лісостепу, Степу. Рослина має цілісні ромбічні плаваючі листки на черешках до 3-4 см. Квітки яскраві, білі, мають глибокочотирироздільну чашечку, після цвітіння її частки попарно зростаються

і залишаються при кістянкоподібному плоді у вигляді чотирьох колючок. У плодах міститься до 52% крохмалю і 15% білків, через що рослину вирощують як харчову та декоративну.

Горицвіт звичайний – це багаторічна рослина з яскравим суцвіттям у вигляді кошика. Довго цвіте, чим визначається його декоративність. Чудова лікарська рослина. Заслугове на введення в культуру. Під впливом антропогенної дії поступово вимирає, потребує збереження.

Гронянка півмісяцева трапляється дуже рідко в Карпатах, на Поліссі, в Лісостепу, Гірському Криму. Росте на вологих або свіжих луках. Ця папороть утворює перисто-розсічену вайю, дольки чи сегменти якої мають півмісяцеву форму заокруглення, звідки і видова назва рослини. Зараз вона поступово зникає зі складу флори України.

Дріада восьмипелюсткова – рідкісна рослина високогір'я Карпат. Росте на скелях і далеко у Заполяр'ї. Це рослина дольодовикового періоду. Невеличкі кущики її туляться по розщілинах та виступах скель. Рослина має досить велику гарну квітку та декоративні плоди. Поступово скорочує свій ареал. Потребує повної охорони.

Журавлина дрібнопліда – рідкісна рослина з яскравими пурпуровими квітками та темно-червоними ягодами. Росте сланким кущиком, довгі ниткоподібні стебла і пагони покриті шкірястими листками. Ягоди дрібні, їстівні, містять 3-4% сахарози, 2-5% органічних кислот, з яких до 50% становить лимонна кислота, менше аскорбінової, саліцилової та інших. Плоди широко використовують як лікарський засіб. Внаслідок гідромеліорації боліт на Поліссі залишились відомими лише 12 місцезростань, кількість яких скорочується. Потребує охорони.

Айстра альпійська – одна з найкрасивіших рослин, що росте на стрімких скелях Карпат. Має великі яскраві кошики з високим ступенем декоративності, заслугове на введення в культуру. Потребує охорони.

Нарцис вузьколистий у природному стані росте лише на Закарпатті (поблизу м. Хуста), де утворює суцільні зарості («Долину нарцисів»). Рослина неймовірної краси та граціозності. Потребує захисту.

В Україні росте понад 200 видів з числа рідкісних та тих, що занесені до «Червоної книги України», яка є зібранням фактів про унікальні знахідки нашої планети, над якими виникла небезпека зникнення.

Збереження генофонду рідкісних і зникаючих видів рослин та створення банку даних про них здійснюється шляхом різних форм заповідності й вирощування в ботанічних садах з наступним введенням у природні екосистеми і ландшафти.

#### **7.4 Флористична значимість заповідних територій і збереження генофонду України**

В Україні розвинена мережа природно-заповідних ботанічних об'єктів. В їх охороні, пізнанні та призначенні важливе значення має флористична значимість, флористичне багатство і кількість цінних для науки видів.

Флористичне багатство – це загальна кількість видів, що ростуть на природно-заповідних територіях. Цінність природоохоронних об'єктів визначається наявністю рідкісних, реліктових, ендемічних видів, видів, що знаходяться на межі ареалу, прикордонноареальних, диз'юнктивноареальних, репрезентативних видів.

Для виділених заповідних територій відомий кількісний видовий склад, хоч він ще може уточнитись і доповнюватись. Уявлення про флористичне багатство заповідних територій дають наступні дані (табл. 8).

Як видно з таблиці 8, 3 заповідники мають понад 1000 видів, а такий відомий як «Асканія Нова» налічує всього лише 451 вид, що пояснюється одноманітністю його фітоценозів. Незначне флористичне багатство (506 видів) обумовлено також невеликими розмірами («Мис Март'ян»). Отже, за кількістю видів флористична значимість заповідників неоднорідна. Більшу цінність мають ті заповідники, в яких флористичне багатство вище.

Флористична значимість природно-заповідних територій визначається й кількістю видів, занесених до «Червоної книги України». До неї включено 151 вид, але в заповідниках охороняється лише 96 видів. Розподіл їх по заповідниках дуже неоднорідний: більше їх в Ялтинському, Карпатському

Таблиця 8. – Кількість видів флори у заповідниках України

Заповідник	Площа, га	Флористичне багатство, судинні рослини
Поліський	20097	602
«Росточья»	2080	700
Карпатський	12706,5	800
Каневський	1035	835
Український степовий	1634,4	926
Луганський	1575,5	1036
«Асканія Нова»	11054	451
Чорноморський (суша)	9448	624
«Дунайські плавні»	9251	563
Ялтинський	14591	1363
Карадазький	2046,1	1033
«Мис Март'ян»	120	506

(відповідно 47 і 37 видів), а найменше – в «Асканії Новій» та «Дунайських плавнях» (6 і 2 види). Окремі види, а їх 66, охороняються в кількох заповідниках, наприклад, гронянка півмісяцева, пальчатокорінник м'ясочервоний, п. плямистий, коручка болотна, лілія лісова, офрис кримський, зозулинець блідий, з. блощичний, з. запашний, з. розмальований, скополія карніолійська, сальвінія плаваюча, тюльпан Шренка, ковила українська тощо. Близько 30 видів з флори України, що охороняються в одному із заповідників, серед них: журавлина дрібноплода, шафран Гейфелів, цибуля ведмежа,

тюльпан скіфський, нарцис вузьколистий, вудсія альпійська, росичка проміжна, меч-трава болотна. Більшість з них є ендемічними або видами, які знаходяться на границі свого поширення, або ж є рідкісними.

Із рідкісних видів «Червоної книги України» 55 не знайдені на заповідних територіях. Це аконіт Жакена, айстра альпійська, астрагал мохнатоквітковий, шафран банатський, вовчі ягоди пахучі, тирлич жовтий, білотка альпійська, марсilea чотирилиста, тюльпан дібровний, т. південнобузький, хамедафне чашкова та інші. До цієї групи належать і найбільш рідкісні види, які були зафіксовані лише на деяких ектопах. Це грабельки Бекетова, переломник Козо-Полянського, зозулинець жилкуватий, орлики трансільванські, тюльпан двоквітковий, дріада восьмипелюсткова, первоцвіт дрібний, тирлич весняний.

Важливою складовою урбоєкосистеми м. Запоріжжя є о. Хортиця. Він є найбільшим островом долини Дніпра (довжина 11,2 км, ширина 2,4 км). Площа острова – 2650 га. У 1958 р. Хортиці було надано статус пам'ятки природи місцевого значення, а в 1965 р. острів проголошено історико-культурним заповідником. У 1984 р. плавні острова стали зоною абсолютної заповідності. У 1993 р. історико-культурний заповідник отримав статус Національного заповідника «Хортиця» (НЗХ). Проте й до останнього часу Хортиці як ботанічному об'єкту приділяється мало уваги. На невеликій ділянці суші представлені зразки різних типів рослинності, що обумовлено різноманіттям умов зростання. Тому рослинний світ острова відрізняється надзвичайно різноманітним видовим складом і включає за попередніми підрахунками близько 2 тисяч видів рослин, серед яких багато унікальних, рідкісних, реліктових або ендемічних.

Отже, ці дані свідчать про наступне.

1. Високу флористичну значимість видів, занесених до «Червоної книги України» та Європейського Червоного Списку.

2. Не всі рідкісні та зникаючі види охоплені мережею природоохоронних заповідних територій.

3. Заповідні території недостатньо репрезентують рідкісні види, головні типи та ценотичне фіторізноманіття аборигенної рослинності.

## **7.5 Створення степових фітоценозів на місці степів, які колись існували**

У північних степах розвинені більш барвисті співтовариства зі значною участю яскраво квітучих дводольних рослин, до півдня перевага злаків збільшується, роль дводольних рослин зменшується, види барвистого різнотрав'я переміняються видами південного, безбарвного різнотрав'я. Розораність степів і порушеність їх людиною в Україні збільшуються з півночі на південь і із заходу на схід.

Дослідження із цієї проблеми були проведені в Ставропольському НДІ сільського господарства під керівництвом В. В. Скрипчинського. Їм був розроблений метод пересадження дернини зі збережених ділянок цілинних степів у місця, призначені для відтворення степів, які колись існували. Цей



метод був успішно використаний, розроблена технологія пересадження дернини й опублікована інструкція. Особливим варіантом цього методу є пересадження дрібнороздроблених ділянок дернини – «дернокрошки» розміром 2-5 см. Застосування «дернокрошки» забезпечувало можливість при використанні дернини з 0,8 м<sup>2</sup> цілинного степу відтворити стінну рослинність на площі 25 м<sup>2</sup>. Більшість видів добре приживалася, відбувалася «пооява» видів, не відзначених у вихідному фітоценозі, очевидно, які перебували в спочиваючому стані (насіння, підземні органи).

Інший метод відтворення степової рослинності розроблений Д.С. Дзидовим (1983). Він складається у висіві насіння, заготовлюваного механізованим шляхом із застосуванням силосного комбайна на ділянках із цілинною степовою рослинністю. Насіння заготовляють у кілька строків, для того, щоб до складу суміші, що висівається, увійшли види з насінням, що дозріває рано й пізно. Насіння висівають силосним комбайном з роздрібненими надземними органами рослин, що виконують роль мульчи. Технологія відтворення степової рослинності по цьому методі включає прикочування й підкошування бур'янів. Застосування цього методу дало позитивні результати.

Відтворення знищеної рослинності має багатобічне значення. Результати досліджень ставропольських ботаніків заслуговують високої оцінки. Розроблені ними методи можна використати не тільки для відтворення степів, але й інших типів трав'яної рослинності.

## **7.6 Антропогенна трансформація флори південного сходу України**

Людська діяльність викликає широкий клас змін рослинності. Це антропогенна еволюція флори. Як і природна еволюція, цей тип змін рослинності відрізняється від сукцесій «новизною результату» і може бути прогресивним або регресивним по продуктивності й видовій розмаїтості. Основні категорії антропогенної еволюції – це цілеспрямовані й стихійні зміни.

Антропогенна еволюція рослинності – це сукупність процесів синантропізації, більшість із яких супроводжується спрощенням структури, зниженням видової розмаїтості, зменшенням кількості співтовариств та їхньої продуктивності. Найбільш істотні типи антропогенної трансформації флори поєднуються в трьох напрямках:

а) ускладнення структурно-функціональної організації, які приводять до якісних перетворень, що характерно для природного ходу флорогенезу;

б) перебудова структури, заміна окремих елементів, які не приводять до якісних змін, що ініціюють перші етапи антропогенної трансформації флори в напівприродних екосистемах;

в) спрощення структури, уніфікація функцій, характерних для трансформованих флор в антропогенних екологічних комплексах.

В останні роки ведуться роботи з дослідження флор різних країн. Дуже актуальні ці проблеми й для України. Рослинність України значно змінена антропогенним впливом. При відносно повному вивченні загальної флори України, про що свідчать численні видання. В деяких регіонах ще повністю не

завершений навіть період інвентаризації рослин. Це стосується, зокрема, Запорізької області.

Розмаїтість природних умов, характер взаємодії природних і антропогенних факторів, а також історичний розвиток рослинного миру обумовили багатство рослинних співтовариств нашої країни. За результатами досліджень геоботаніків, в Україні описані асоціації, які відносяться до численних формацій з 10 типів рослинності: ліс, рідколісся, чагарники, солончаки, томиляри (чебречники), степ, луг, болото, саваноїди та водна рослинність.

До зональних типів, які спричиняють специфіку відповідних зон, відносяться ліси й степи, всі інші мають зональне й інтразональне поширення, що зв'язано зі специфікою ґрунтових умов.

Однак на Україні існує ймовірність зміни нині існуючих охоронюваних співтовариств менш коштовними.

Попри беззастережне втручання людини у довкілля й порушення природної рівноваги, в Запорізькій області зафіксовано понад 1000 видів дикої флори. Деякі захоплюють нові території або повертаються до колишніх місць зростання на необроблюваних ділянках. Рослини, що вважались рідкісними зненацька вириваються не тільки на околицях сіл, але й посеред великих міст – в глухих закутках парків, на узбіччях доріг, вздовж залізниць, у захисних смугах промзони.

Пригнічений стан ефемероїдів в приміських лісах та парках – вірний показник погіршення екологічного стану у лісі. Слідом за ефемероїдами будуть пригнічуватися і інші рослини.

Зональна флороценотипна структура (перевага степо-, петро-, псамофітону) втрачається, якщо 25-30% будь-якої флори становить синантропофітон. Виключенням є флори природно-заповідного фонду й збіднені флори, здатні до поновлення. Тому що географічна приуроченість напівприродних екосистем поєднує їх із природними (на відміну від штучних екологічних комплексів), та наявність географічної приуроченості флор свідчить про їхню приналежність до тої або іншої категорії екосистем. Найбільшого рівня антропогенної трансформації будь-яка флора досягає тоді, коли участь парціальної флори властивої антропогенним екотопам у її складі становить 55-60%. На цьому рівні парціальні структури, що руйнуються, втрачають перевагу вододільних і ярово-балкових парціальних флор, характерну для рівнин. Флора здобуває уніфікований вид, її парціальна диференціація майже відсутня, вона стає штучною.

Особливо гостро стоїть проблема збереження флори південно-східних районів України, де вплив людини (промисловість, сільське господарство, рекреація) особливо великий, причому вплив промислового забруднення носить фоновий характер і не може бути виключений навіть на охоронюваних територіях. Наприклад, острів Хортиця розташований у межах міста Запоріжжя і зазнає значного антропогенного пресингу, здебільшого він не забудований і вкритий антропогенно-природною рослинністю. Флористичний склад

о.°Хортиця постійно змінюється, особливо це стосується ефемероїдів як гарно-квітучих видів (11 із 13 видів, знайдених у північно-східній частині острова, потребують охорони).

Також існує небезпека біологічного забруднення північноамериканськими видами навколишнього середовища України внаслідок антропохорного замету. Погроза забруднення визначається їхніми біологічними властивостями, зокрема здатністю багатьох з них витримувати місцеві умови (мінімальну річну суму активних температур, довжину дня), толерантністю до широкого спектра екологічних умов, що сприяє активному поновленню виду в нових умовах, агресивністю видів, більшість із яких є бур'янистими й у себе на батьківщині, у захопленні нових територій. Виявлено групи видів, які характеризуються подібними біологічними потребами, що детермінують процес їхньої диференціальної натуралізації в різних ботаніко-географічних областях.

Очевидно, що для збереження природи від повного знищення природної рослинності необхідно знизити роль некерованого процесу синантропізації. Оптимізація природокористування припускає пошук компромісних рішень між використанням і охороною, при яких відбувається нормальне відтворення природних ресурсів. Для оптимізації рослинності необхідний розрахунок граничних антропогенних навантажень на рослинні співтовариства при випасі худоби й заготівлі лікарської сировини, підвищення адаптивності й стабільності сільськогосподарських культур, мінімальна обробка ґрунту, контроль чисельності бур'янистих рослин, використання корисних властивостей рудеральних співтовариств, біологічні міри боротьби зі шкідниками.

### **? Питання і завдання для самоконтролю**

1. Які завдання стоять перед фітосозологією?
2. Які три етапи можна виділити в розвитку фітосозології в південно-східному регіоні України?
3. Перерахуйте основні категорії природоохоронних об'єктів.
4. Які п'ять категорій рослин прийняті в Міжнародній спілці охорони природи?
5. Назвіть 3-4 рослини, занесені до «Червоної книги України».
6. Надайте визначення. Флористичне багатство – це.....
7. Від чого залежить флористичне багатство природоохоронних територій?
8. В Україні на сьогодні переважає такий тип природної рослинності:
  - А – лісова;
  - Б – лучна;
  - В – болотна;
  - Г – степова.
9. У чому полягає ценотична значимість природно-заповідних територій?
10. Перерахуйте ознаки, за якими визначається рідкісність рослинних угруповань.
11. Які методи можливо використовувати для відтворення степових фітоценозів?

12. Чому існує небезпека біологічного забруднення флори південного сходу України видами північноамериканського походження?
13. Які заходи необхідно застосовувати для оптимізації рослинності?

## Лабораторний практикум

### Лабораторна робота №1-2

#### Тема: Опис степового фітоценозу

**Мета:** вивчити особливості степового фітоценозу.

**Матеріали:** довідники, рулетки, олівці, бланки, фотоапарати, ручні лупи, методичні вказівки.

**Об'єкти:** степовий фітоценоз.

#### Питання для обговорення

1. Опишіть особливості клімату районів, які зайняті степовою рослинністю.
2. Ярусність степових ценозів.
3. Продуктивність степових ценозів.
4. Мінімальний розмір площі виявлення фітоценозу.

#### Хід роботи

Здобувачі освіти формують підгрупи (по 2–3 студента), кожна з яких обирає дослідну ділянку на запропонованій території. За результатами дослідження заповнити нижченаведений бланк. Використовувати додатковий матеріал (Додаток А).

### БЛАНК ОПИСУ СТЕПОВОЇ РОСЛИННОСТІ

Студент, дослідник: П.І.Б. \_\_\_\_\_

Дата опису: «\_\_» \_\_\_\_\_ 20\_\_ р.

Площа дослідної ділянки: \_\_\_\_\_ м<sup>2</sup>

Формація \_\_\_\_\_

Асоціація \_\_\_\_\_

Географічне положення: обл., р-н, село, урочище \_\_\_\_\_

Оточення \_\_\_\_\_

Рельєф місцевості: плакори \_\_\_\_\_ балка \_\_\_\_\_ схили \_\_\_\_\_

експозиція схилу \_\_\_\_\_ кут нахилу \_\_\_\_\_

Мезорельєф \_\_\_\_\_

Мікрорельєф \_\_\_\_\_

Нанорельєф \_\_\_\_\_

Ґрунти: структура ґрунтового профілю \_\_\_\_\_

Рівень ґрунтових вод \_\_\_\_\_

Глибина скипання \_\_\_\_\_

Зволоження з поверхні \_\_\_\_\_

Вплив тварин на поверхню ґрунту і рослинність \_\_\_\_\_

Загальне проективне покриття \_\_\_\_\_

Ярусність: I \_\_\_\_\_ II \_\_\_\_\_



Задернованість, \_\_\_\_\_ %

Головні дернинні види: \_\_\_\_\_

Розміри дернин: довжина \_\_\_\_\_ ширина \_\_\_\_\_ висота \_\_\_\_\_

Відсоток розрідженості, вільних від рослин площ \_\_\_\_\_

Ефемери та ефемероїди: \_\_\_\_\_

### Моховий покрив

Загальне покриття \_\_\_\_\_

Видовий склад наземного покриву

Назва виду	Висота, см	Покриття, %	Фенофаза	Життєвість	Розміщення

### Сучасний стан рослинності степів

Вплив господарської діяльності людини на степові екосистеми

Причини розрідженості травостою \_\_\_\_\_

Порушеність внаслідок використання техніки \_\_\_\_\_

Походження степів: первинні чи вторинні степові угруповання \_\_\_\_\_

Порушеність внаслідок випасу \_\_\_\_\_

Порушеність внаслідок техногенного впливу \_\_\_\_\_

Ерозійні явища: їх виявленість та розвиток \_\_\_\_\_

Закущеність території \_\_\_\_\_

### Господарська оцінка степів

Сучасний стан використання: сінокосіння \_\_\_\_\_ випасання \_\_\_\_\_

\_\_\_\_\_ навантаження \_\_\_\_\_

Види тварин, що випасаються в степу: \_\_\_\_\_

Продуктивність степів (ц/га): зеленої маси, повітряно-сухого стану

## Продуктивність травостою облікових ділянок.

№ з/п	Фітомаса облікових ділянок, г					Урожай	
	пр. 1	пр. 2	пр. 3	пр. 4	пр. 5	1 м <sup>2</sup>	Середній на 1 га

Фітомаса проби у свіжому стані \_\_\_\_\_ повітряно-сухому \_\_\_\_\_

Господарська оцінка степового угруповання \_\_\_\_\_

Синантропні рослини: бур'яни аборигенні, адвентивні \_\_\_\_\_

Отруйні рослини \_\_\_\_\_

### Пропозиції щодо поліпшення степової рослинності

Культуртехнічні заходи: розчистка сміття, наносів, порід \_\_\_\_\_

Поверхнєве поліпшення степової рослинності \_\_\_\_\_

Підсів травосумішей злаково-бобових трав \_\_\_\_\_

Внесення добрив \_\_\_\_\_

Зрізання бур'янів \_\_\_\_\_



## Лабораторна робота № 3-4

**Тема: Опис лісового фітоценозу****Мета:** вивчити особливості лісового фітоценозу.**Матеріали:** довідники, рулетки, олівці, бланки, фотоапарати, ручні лупи, методичні вказівки.**Об'єкти:** лісовий фітоценоз.**Питання для обговорення**

1. Особливості ярусного розподілу у лісових фітоценозах.
2. Навести приклади позаярусної рослинності.
3. Охарактеризувати вплив диких тварин на формування лісових ценозів.
4. Методи визначення діаметру дерев.
5. Перерахувати фенологічні фази деревних рослин.
6. Надайте визначення поняття аспект.

**Хід роботи**

Здобувачі освіти формують підгрупи (по 2–3 студента), кожна з яких обирає дослідну ділянку на запропонованій території. За результатами дослідження заповнити нижченаведений бланк. Використовувати додатковий матеріал (Додаток А).

**БЛАНК ОПИСУ ЛІСОВОГО ФІТОЦЕНОЗУ**

№ \_\_\_\_\_ 20\_\_ р.

Тип лісу або асоціації \_\_\_\_\_

Географічне положення (область, район) \_\_\_\_\_

Топографічне положення (якщо схил, указати його експозицію й ухил у градусах, а також указати висоту над рівнем моря) \_\_\_\_\_

Загальний характер рельєфу \_\_\_\_\_

Мікрорельєф і його походження \_\_\_\_\_

Поверхнева гірська порода \_\_\_\_\_

Ґрунт (назва типу, потужність, забарвлення, механічний склад, структурність, ступінь зволоження). Ознаки ці відзначаються для всіх горизонтів або хоча б для двох верхніх \_\_\_\_\_

Підстилка (потужність, відсоток покриття) \_\_\_\_\_

Оточення (ін. лісові типи, луки, села тощо ) \_\_\_\_\_

Вплив людини \_\_\_\_\_

Вплив диких  
тварин \_\_\_\_\_

Ступінь зімкнутості крон (світлова повнота) деревостою \_\_\_\_\_

Розмір пробної площі \_\_\_\_\_

### Опис деревостою

Порода	Ярус	Склад (по пок- риттю стов- бурів)	Діаметр, см		Висота Н, м		Вік (пере- важа- ючий)	Фено- фаза
			перева- жаючий	тах.	перева- жаюча	тах.		

Загальні

зауваження \_\_\_\_\_

### Опис поновлення

Порода	Склад (у десятих частках)	Рясність	Висота, см	Вік	Походження (насіinne, порослеве)	Стан (життє- вості)

Загальні

зауваження \_\_\_\_\_

### Опис підліска

Порода	Склад	Висота Н, м		Стан (життєвість)	Фенофаза
		перева- жаюча	max.		

Загальні зауваження \_\_\_\_\_

### Опис надґрунтового покриву

Загальний характер \_\_\_\_\_

Ступінь покриття у відсотках \_\_\_\_\_

Поділ на яруси, їхня висота й характер \_\_\_\_\_

Мікрогруповання, їхній зв'язок з тими або іншими умовами (характер мікрорельєфу, розвиток підстилки тощо) і склад всіх їхніх ярусів (включаючи й деревний) \_\_\_\_\_

Назва рослини	Рясність	Покриття, %	Життєвість	Фенофаза	Загальні зауваження

Мохово-лишайниковий покрив на поверхні ґрунту (ступінь покриття в %, потужність живого й мертвого шару) \_\_\_\_\_

Позаярусна рослинність (ліани й епіфіти, указати склад і рясність) \_\_\_\_\_

Аспект чагарниково-трав'яного й мохово-лишайникового покривів (фізіономічна характеристика) \_\_\_\_\_

Загальні зауваження для всього співтовариства (типовість співтовариства, його динаміка, вузловий або короткочасний характер, господарська оцінка) \_\_\_\_\_

Підпис \_\_\_\_\_

### Лабораторна робота № 5

#### Тема: Вивчення підстилки

**Мета:** вивчити склад та особливості лісової підстилки.

**Матеріали:** ваги, пінцети, сушильна шафа, довідники, рулетки, зошити, олівці, ручні лупи, методичні вказівки.

**Об'єкти:** зразки лісової підстилки.

#### Питання для обговорення

1. Надати визначення. Опад – це .....
2. Надати визначення. Отпад – це .....
3. Який вплив підстилки на процеси, які відбуваються у лісі?
4. Співвідношення запасів підстилки на відкритих просторах та під кронами дерев.

#### Хід роботи

Підстилку збирають із площі 0,5 x 0,5 м<sup>2</sup> (під час екскурсії у лісовий фітоценоз). Висушують. Зважують окремо. Розбирають на фракції (сухі листки – указати яких рослин (у г), частини відмерлої дернини, залишки гілок, плодів, що напівзруйнувалися та ін.). Дані заносять у таблицю.

Фракція	листки	гілки	кора	трава	плоди	коріння рослин	напів-розкладені залишки
Загальна суха вага, г							

Безпосередньо на ділянці вивчають і вказують наступне.

1. Ступінь покриття ґрунту підстилкою:

більше 90 % – цільове;

70-90 % – переривчасте;

50-70 % – середнє;

20-50 % – плямисте;

менше 20 % – спорадичне.

2. Зв'язаність із субстратом.

Різновид зв'язаності:

- міцелярна;
- ризоїдна;
- дернинна;
- коренева;
- корпова.

Градація зв'язаності:

- незв'язана – уся підстилка без зусиль розділяється в сухому стані на складові частини;
- слабкозв'язана – ознака проявляється лише в «агрегатних» частинах підстилки, за допомогою коріння або міцелію;
- середньозв'язана – у випадку, коли не менше половини (до 80 %) пов'язано з міцелієм, коренем, ризоїдами;
- сильнозв'язана – більше 80 % субстрату перебувають у міцному зв'язаному стані.

3. Потужність зв'язку підстилки із ґрунтом:

- слабкий зв'язок – підстилка легко відокремлюється від поверхні ґрунту й складається з 1-2 шарів опаду;
- відносно міцний зв'язок – відділення підстилки від ґрунту утруднено;
- сильний зв'язок.

## Лабораторна робота № 6

**Тема: Особливості геоботанічного вивчення лісових ценозів**

**Мета:** ознайомитися з морфологічною структурою лісового фітоценозу, з'ясувати компоненти її вертикальної та горизонтальної організації.

**Матеріали:** гербарій, довідники, зошити, олівці, ручні лупи, методичні вказівки.

**Об'єкти:** лісові співтовариства, які характерні для України.

### Питання для обговорення

1. Фітоценоз та його ознаки (площа, межі, виявлення флори фітоценозів).
2. Флористичний склад фітоценозу (визначення флористичного складу фітоценозу, причини, що зумовлюють флористичне багатство фітоценозу, роль рослин у фітоценозі).
3. Структурна організація фітоценозу (ярусність, синузальність, мозаїчність, комплексність, континуальність).
4. Кількісні відношення між видами у фітоценозі (проективне покриття та методи його оцінки, життєвість виду, ярусність, числові методи прямого обліку).

## Хід роботи

**Завдання 1.** Користуючись геоботанічними описами широколистяного та соснового лісів, встановити вертикальну структуру фітоценозів. Результати внести до таблиці (табл. 1).

Таблиця 1. – Ярусність, види рослин

I	II	III	IV
Широколистяний ліс			
Сосновий ліс			

**Завдання 2.** Користуючись довідковим матеріалом, заповнити таблицю 2. При характеристиці біоморфологічних особливостей рослин, біоморфи розрізняють за класифікацією І. Г.Серебрякова.

Таблиця 2. – Характеристика лісових фітоценозів, які зустрічаються на території України

Рослинне угруповання	Географічне поширення	Головні види рослин	Біоморфологічні особливості рослин

## Лабораторна робота № 7

### Тема: Вивчення екоморф деревних рослин

**Мета:** визначити вимоги наведених деревних рослин до різних екологічних факторів.

**Матеріали:** довідники з дендрології, визначники, зошити, олівці, методичні вказівки.

**Об'єкти:** деревні рослини.

### Питання для обговорення

1. Світло як екологічний фактор. Групи деревних рослин по відношенню до інтенсивності освітлення.
2. Тепло-важливіший екологічний фактор. Класифікація дерев.
3. Основні екологічні групи деревних рослин за відношенням до вмісту води в атмосфері і ґрунті.
4. Газовий склад атмосфери. Вплив вітру на рослини.
5. Класифікація деревних рослин за санітарно-гігієнічними властивостями.

6. Перелічити димо- та газостійкі види деревних порід.

### Хід роботи

**Завдання 1.** Використовуючи теоретичні відомості з довідкових видань, розподілити наведені нижче види лісових культур за відношенням до інтенсивності освітлення.

**Завдання 2.** Класифікувати деревні рослини за шкалою теплолюбності (дуже теплолюбні, теплолюбні, середньо вибагливі, маловимогливі).

**Завдання 3.** Ранжувати запропоновані види рослин у групи за відношенням до вологості: ксерофіти, ксеромезофіти, мезоксерофіти, мезофіти, гігромезофіти, мезогігрофіти, гігрофіти.

**Завдання 4.** Розподілити наведені види деревних рослин за відношенням до забезпечення ґрунту поживними речовинами (оліго-, мезо- та мегатрофи; ацидофіли, кальцієфіли, нітрофіли, псамофіти та ін.)

**Завдання 5.** Серед запропонованих нижче деревних рослин виділити димо- і газостійкі та нестійкі до газів види.

Ялина колюча, модрина сибірська, сосна звичайна, сосна кримська, вільха чорна, клен гостролистий, береза повисла, бук східний, граб звичайний, дуб черешчатий, акація біла, тополя чорна, липа серцелиста, ясен звичайний, гіркокаштан кінський.

### Лабораторна робота № 8

#### Тема: Взаємовідносини між рослинами у фітоценозах

**Мета:** вивчити різні типи взаємовідносин між рослинами, які формуються у фітоценозах.

**Матеріали:** довідники, гербарій, рулетки, ручні лупи, бінокуляри, препарувальні голки, зошити, олівці, методичні вказівки.

**Об'єкти:** різні приклади взаємовідносин між рослинами.

У фітоценозах формуються різні типи взаємовідносин. 1) Між окремими групами та видами будь-яких рослин (мікогенні, альгогенні, ліхеногенні тощо). 2) Між живими компонентами, що населяють рослинне угруповання. Їх називають ценотичними. Вони поділяються на прямі та побічні. 3) Між різними екосистемами та їх компонентами.

### Питання для обговорення

1. Що представляють собою кореневі бульбочки на коренях бобових рослин?
2. Надайте визначення. Мікориза – це .... Типи мікоризи.
3. Серед яких груп рослин особливо багато чисельні епіфіти?
4. Перерахувати пристосування епіфітів до уловлювання та збереження вологи.
5. Паразитизм і його ценотична роль.
6. Типи ліан. Особливості їх біології.

### Хід роботи

Навести приклади ценотичних відносин. Оформити у вигляді таблиці 1.

Таблиця 1. – Взаємовідносини між рослинами

№ з/п	Ценотичні відносини	Приклади
1.	Удушення	
2.	Паразитизм	
3.	Напівпаразитизм	
4.	Симбіоз (облігатний)	
5.	Симбіоз (факультативний)	
6.	Мікориза	
7.	Епіфітизм	
8.	Міжвидова конкуренція	
9.	Внутрішньовидова конкуренція.	
10.	Конкуренція за умови живлення.	
11.	Алелопатія	

Зробити висновки відносно ценотичної ролі взаємовідносин між рослинами.

### Лабораторна робота № 9

#### Тема: Оцінка забрудненості повітря за допомогою лишайників (ліхеноіндикація)

**Мета:** навчитися проводити оцінку забруднення повітря за допомогою візуального методу ліхеноіндикації.

**Матеріали:** рамка для визначення ступеня покриття лишайниками стовбурів дерев розміром 10×10 см з клітинами 1×1 см, зошити, олівці, ручні лупи, методичні вказівки.

**Об'єкти:** 10 старих, але здорових дерев, що ростуть окремо.

Лишайники поширені по всій земній кулі і чутливі до забруднення атмосферного повітря речовинами, які збільшують кислотність середовища (SO<sub>2</sub>, NO<sub>2</sub>, HF, HCl), тоді як важкі метали і радіонукліди, що накопичуються на





Роблять висновок про ступінь забрудненості повітря на досліджуваній території за таблицею 2.

Таблиця 2. – Ступень забруднення повітря.

Зона	Ступінь забрудненості повітря	Наявність (+) або відсутність (-) лишайників		
		кущистих	листуватих	накипних
1	Забруднення немає	+	+	+
2	Слабке забруднення	-	+	+
3	Середнє забруднення	-	-	+
4	Сильне забруднення («лишайникова пустеля»)	-	-	-

### Лабораторна робота № 10

#### **Тема: Вивчення рослин, які занесені до «Червоної книги України»**

**Мета:** вивчити узагальнені відомості про сучасний стан деяких видів рослин флори України.

**Матеріали:** гербарій, «Червона книга України», зошити, олівці, ручні лупи, методичні вказівки.

**Об'єкти:** рослини, які занесені до «Червоної книги України».

«Червона книга України» є основним державним документом, у якому містяться узагальнені відомості про сучасний стан видів тварин і рослин України, що перебувають під загрозою зникнення, та заходи щодо їх збереження та науково обґрунтованого відтворення.

«Червона книга України» є основою для розробки подальших дій, спрямованих на охорону занесених до неї видів. З 9 квітня 2021 року до Червоної книги України занесено 1544 види, з них 857 – рослини.

#### **Питання для обговорення**

1. Категорії природоохоронних об'єктів.
2. Який предмет вивчення фітосозології?
3. Роль ботанічних садів у охороні видів рослин.

#### **Хід роботи**

**Завдання 1.** Розглянути надані гербарні зразки рідкісних, зникаючих та реліктових рослин.

**Завдання 2.** Заповнити таблицю за допомогою «Червоної книги України». Вибрати рослини, які зустрічаються у Запорізькій області (20 видів).

Таблиця 2. – Рослини Запорізької області, які занесені до «Червоної книги»

Вид (укр., лат.)	Категорія охорони	Місце зростання	Народно- господарське значення

Зробити висновки про перспективи збереження та відновлення наведених видів.

**ВИКОРИСТАНА ЛІТЕРАТУРА**

1. Григора І. М., Якубенко Б. Є., Мельничук М. Д. Геоботаніка : навчальний посібник. Київ : Арістей, 2006. 448 с.
2. Приступа І. В. Основи геоботаніки та фітоценології : навчальний посібник для студентів біологічного факультету напрямів підготовки «Садово-паркове господарство», «Біологія». Запоріжжя : ЗНУ, 2011. 110 с.
3. Лаптев О. О. Екологія рослин з основами біогеоценології. Київ : Фітосоціоцентр, 2001. 144 с.
4. Жизнь растений. Ред. Федоров А. А. Т. 1. Москва : Просвещение, 1974. 487 с.
5. Городецька Н., Василюк О. Правові аспекти проблем охорони видів Червоної книги України. *Екологія, право, людина*. 2012. № 15-16. С. 63-68.
6. Кобів Ю. Словник українських наукових і народних назв судинних рослин. Київ : Наукова думка, 2004. 800 с.
7. Остапко В. М., Поляков А. К. Фитосозологическая оценка регионального ландшафтного парка «Зуевский» (Донецкая обл.). *Промышленная ботаника*. 2003. Вып. 3. С. 44-51.
8. Биоиндикация загрязнений наземных экосистем. Ред. Р. Шуберта. Москва : Мир, 1988. 350 с.
9. Григора І. М., Соломаха В. А. Основи фітоценології. Київ : Фітосоціоцентр, 2000. 239 с.
10. Лесная энциклопедия. URL: <http://dendrology.ru/forest/index.shtml> (дата звернення 20.09.2021).
11. Фест, Лоренц. URL: [https://ru.wikipedia.org/wiki/Фест\\_Лоренц](https://ru.wikipedia.org/wiki/Фест_Лоренц) (дата звернення 05.11.2021).
12. Антон Кернер. URL: [https://uk.wikipedia.org/wiki/Антон\\_Кернер](https://uk.wikipedia.org/wiki/Антон_Кернер) (дата звернення 05.11.2021).
13. Вальтер Г. Растительность земного шара. Эколого-физиологическая характеристика. Т. III. Тундры, луга, степи, внетропические пустыни. Издательство «Прогресс» Москва 1975. URL: <https://scicenter.online/geografiya-mirovaya-scicenter/rastitelnost-zemnogo-shara-ekologo.html> (дата звернення 13.10.2021).
14. Енциклопедія «Рослини світу». URL: <http://roslunu.com.ua> (дата звернення 25.10.2021).

## РЕКОМЕНДОВАНА ЛІТЕРАТУРА

**Основна:**

1. Якубенко Б.Є., Попович С.Ю., Устименко П.М. Геоботаніка : підручник. Київ : Вид-во Ліра-К, 2019. 348 с.
2. Приступа І.В. Основи геоботаніки та фітоценології : навчальний посібник для студентів біологічного факультету напрямів підготовки «Садово-паркове господарство», «Біологія». Запоріжжя : ЗНУ, 2011. 110 с.

**Додаткова:**

1. Григора І.М., Якубенко Б.Є., Мельничук М.Д. Геоботаніка : навчальний посібник. Київ : Арістей, 2006. 448 с.
2. Григора І.М., Соломаха В.А. Основи фітоценології. Київ : Фітосоціоцентр, 2000. 239 с.
3. Фельбаба-Клушина Л.М., Комендар В.І. Фітоценологія з основами синфітосозології : навчальний посібник. Ужгород : Ужгород. ун-т, 2001. 212 с.
4. Григора І.М., Соломаха В.А. Рослинність України (еколого-ценотичний, флористичний та географічний нарис). Київ : Фітосоціоцентр, 2005. 452 с.
5. Maltseva, S. Y., & Solonenko, A. N. (2015). Urban flora of city Primorsk (Zaporozhskaya oblast, Ukraine). *Chernomorsk. bot. zh*, 11(4), 433-437.
6. Y. I. Maltsev, I. A. Maltseva, A. N. Solonenko, & A. G. Bren (2017). Use of soil biota in the assessment of the ecological potential of urban soils. *Biosystems Diversity*, 25 (4), 257-262.
7. Остапко В.М. Эйдологические, популяционные и ценотические основы фиосозологии на юго-востоке Украины. Донецк : ООО «Лебедь», 2005. 408 с.
8. Екофлора України/ Відпов. ред. Я.П. Дідух. Київ : Фітосоціоцентр. Т. 1. 2000. 284 с.; Т. 2. 2004. 480 с.; Т. 3. 2002. 496 с.; Т. 5. 2007. 584 с.
9. Лабораторний та польовий практикум з екології. За ред. Замостяна В.П і Дідуха Я.П. Київ : Національний університет «Києво-Могилянська академія», 2000. 214 с.
10. Вальтер Г. Общая геоботаника. Москва : Мир, 1982. 261 с.
11. Биоиндикация загрязнений наземных экосистем. Ред. Р. Шуберта. Москва : Мир, 1988. 350 с.
12. Дідух Я.П., Плюта П.Г. Фітоіндикація екологічних факторів. Київ : Наук. думка, 1994. 280 с.
13. Шелегеда В.І., Шелегеда О.Р. Рідкісні і зникаючі рослини Запорізької області. Запоріжжя: «Тандем Арт Студія», 2008. 96 с.
14. Алехин В.В. Теоретические проблемы фитоценологии и степеведение. Москва : Изд-во МГУ, 1986. 213 с.
15. Викторов С.В., Ремезова Г.Л. Индикационная геоботаника. Москва : Изд-во Моск. ун-та, 1988. 168 с.
16. Геоботанічне районування Української РСР. Ред. А.І. Барбарич. Київ : Наук. думка, 1977. 306 с.
17. Дідух Я.П., Плюта П.Г. Фітоіндикація екологічних факторів. Київ : Наук.

думка, 1994. 280 с.

18. Червона книга України. Рослинний світ. Ред. Ю.Р. Шеляг-Сосонка. Київ : Вид-во «Українська енциклопедія» ім. М.П. Бажана, 1996. 608 с.
19. Сеннов С.Н. Лесоведение и лесоводство. Москва : Академія, 2008. 256 с.

### **Інформаційні джерела:**

1. Рослинні угруповання. URL: [https://learn.ztu.edu.ua/pluginfile.php/30236/mod\\_resource/content/1/%D0%A0%D0%BE%D0%B7%D0%B4%D1%96%D0%BB%2012.%20%D0%A0%D0%BE%D1%81%D0%BB%D0%B8%D0%BD%D0%BD%D1%96%20%D1%83%D0%B3%D1%80%D1%83%D0%BF%D0%BE%D0%B2%D0%B0%D0%BD%D0%BD%D1%8F.pdf](https://learn.ztu.edu.ua/pluginfile.php/30236/mod_resource/content/1/%D0%A0%D0%BE%D0%B7%D0%B4%D1%96%D0%BB%2012.%20%D0%A0%D0%BE%D1%81%D0%BB%D0%B8%D0%BD%D0%BD%D1%96%20%D1%83%D0%B3%D1%80%D1%83%D0%BF%D0%BE%D0%B2%D0%B0%D0%BD%D0%BD%D1%8F.pdf)
2. Методичні рекомендації. URL: <http://eprints.mdpu.org.ua/id/eprint/6365/1/%D0%9C%D0%B5%D1%82%D0%BE%D0%B4%D0%B8%20%D0%B1%D0%BE%D1%82%20%D0%B4%D0%BE%D1%81%D0%BB.pdf>
3. Кафедра СПГ та генетики ЗНУ. URL: <http://zplant.awardspace.info/>
4. Бібліотека «Жизнь растений». URL: <http://plant.geoman.ru/>
5. Библиотека о растениях. URL: <http://plantlife.ru/>

## Додаток А

### ПЛАН ВИВЧЕННЯ РОСЛИННОГО ПОКРИВУ (ФІТОЦЕНОЗУ) НА КОНКРЕТНІЙ ТЕРИТОРІЇ

#### 1. Вибір облікової площі

Оглянути ділянку, обійти її, перетнути в декількох напрямках, вибрати й відміряти облікові площі. Розмір облікових площ у лісі від 400 до 1000 м<sup>2</sup>, у лугових і степових фітоценозах не більше 100 м<sup>2</sup>.

#### 2. Характеристика місцеперебування співтовариства (екотопу).

Положення ділянки в рельєфі (у долині, на схилі, крутість схилу, експозиція, приналежність до басейну ріки, озера), особливості мікрорельєфу – наявність дрібних нерівностей, бугрів, купин, вимоїн, діяльність тварин, людини. Водопостачання території: чи стікають води або затримуються, чи є ґрунтові води, наявність застою поталих вод, зволоження верхівкове або низове.

#### Характеристика ґрунту:

- горизонт А – акумулятивний:

A<sub>0</sub> – мертві залишки рослин (лісова підстилка, степова повсть, верхня, не перегнила частина дерновини, торф). Ступінь розкладання, склад, наявність міцелію грибів, інші включення.

A<sub>1</sub> – гумусовий (перегнійно-акумулятивний) горизонт: наявність коренів рослин, сліди діяльності тварин.

A<sub>2</sub> – підзолистий (горизонт вимивання) або елювіальний: механічний склад, фарбування, затечи гумусу, включення, проникнення коренів.

- горизонт В – ілювіальний (горизонт вмивання): фарбування, щільність (іноді дуже щільний), структура, характер окремоостей, на які розпадається, вологість. У цьому горизонті можуть бути включення (підгоризонти): залізисті, гіпсові, утримуючі з'єднання Fe (II).

- горизонт С – материнська порода, не змінена ґрунтоутворювальними процесами.

#### Генетичний тип ґрунту:

- підзолисті ґрунти характерні для лісової зони, особливо під лісовою рослинністю;
- дерново-підзолисті – для лісової зони під змішаними проясненими лісами й рослинністю суходільних луків;
- лугові алювіальні ґрунти формуються в заплавах рік й озер під луговою рослинністю, материнською породою служать наноси рік (алювій) і у верхніх горизонтах спостерігається шаруватість, пов'язана із щорічними відкладеннями мінерального матеріалу;
- лучно-болотні й болотні ґрунти утворюються в умовах підвищеної вологозабезпеченості й характеризуються нагромадженням торфу (горизонт A<sub>1</sub>), горизонт A<sub>2</sub> слабо виражений або не виражений;
- чорноземні ґрунти утворюються під степовою рослинністю, де в умовах високих літніх температур і недовіку вологи не йде підзолювання, в

горизонті  $A_1$  накопичується гумус, горизонт  $A_2$  відсутній. Розрізняють потужні чорноземи ( $A_1$  досягає товщини 1 м) і деградовані ( $A_1$  досягає 50 см). У лісостеповій смугі деградовані чорноземи зустрічаються й під лісами (діброви);

- каштанові ґрунти характерні для південних степів, горизонт  $A_1$  менш потужний, чим у чорноземах і має більш світле, коричневе забарвлення.

#### Структура ґрунту:

визначають струшуванням шару ґрунту на долоні, при цьому він розпадається на великі або дрібні грудки, окремі піщини, пил. Якщо грудки великі – структура великогрудкувата, якщо дрібні – дрібногрудкувата, якщо пил і піщини – ґрунт безструктурний.

#### Механічний склад ґрунту:

- пісок: у сухому стані брилок не утворює, у вологому стані не скачується в кульку;

- сугесь: у сухому стані утворює мало зв'язані брилки із шорсткуватою поверхнею, при струшуванні вони розсипаються, у вологому стані можна скачати кульку, але при спробі розкотати її в шнур вона розсипається;

- суглинок легкий: у сухому стані утворює брилки, які легко роздавлюються пальцями;

- суглинок середній: сухий зразок містить агрегати з вираженими гранями й кутами, роздавлюється пальцями, при зволоженні розкочується в шнур, згинається в кільце, утворюючи тріщини;

- суглинок важкий: агрегати в сухому зразку не роздавлюються пальцями, при зволоженні розкочується в шнур і згинається в кільце, не утворюючи тріщин;

- глина: сухий зразок утворює грудки, які не розминаються пальцями, при зволоженні розкочується в тонкий шнур, згинається в кільце, не утворюючи тріщин. Такий ґрунт при зволоженні утворює кірку, а при висиханні розтріскується.

Це відповідно супіщані, суглинні ґрунти та ін.

### 3. Визначення кількісного співвідношення видів у співтоваристві

Проводиться в лісовому фітоценозі або при наявності чагарників, великих трав, де границі особин добре видні. У лісовому фітоценозі проводять при описі запасів деревини. Якщо ж таке завдання не ставиться, то становлять формулу деревостою, у якій указують відносне число дерев різних порід на пробній площі. Загальне число стовбурів на цій площі приймається за 10. Формула деревостою:  $E_5 B_3 T_2$ , тобто у фітоценозі 50% ялини, 30% берези, 20% тополі. Якщо чітко виражені яруси, то формула деревостою пишеться для кожного ярусу. Наприклад: I ярус:  $E_8 T_2$ ; II ярус:  $B_5 E_3 T_2$ . У лісовому фітоценозі визначається зімкнутість крон, тобто площа, зайнята кронами дерев при проектуванні їх на небо. При цьому встановлюється процентне співвідношення зайнятих кронами й вільними ділянками неба. Зімкнутість крон виражається в десяткових частках (наприклад, 0,5) і записується слідом за формулою деревостою (для всього ярусу або під'ярусу).



#### 4. Вивчення структури фітоценозу

У лісовому фітоценозі проводять опис по ярусах, починаючи з верхнього ярусу, що вважається першим (I). Спочатку описують один або кілька ярусів дерев, потім чагарників, останніми описують трави. Якщо трав'яних ярусів багато, то їх описують окремо, закінчуючи опис мохами або чагарниками, що покривають ґрунт. Тимчасові яруси в лісі, утворені підростом, називають пологами. Їх описують окремо.

Вивчення вертикальної структури в трав'янистих фітоценозах часто неможливо через не чітко виражені яруси. Наочне подання про вертикальну структуру дає замальовка вертикальної проекції, зроблена за допомогою квадрата-сітки (рама в 1 м<sup>2</sup> з натягнутими через кожен дециметр шнурами).

Горизонтальна структура фітоценозу описується після вивчення особливостей мікрогруповань, утворених нерівностями рельєфу або життєвих форм самих рослин.

#### 5. Вивчення вікового складу ценопопуляцій

Рослини у своєму індивідуальному житті проходять стан молодості, зрілості, старості. Життєвий цикл рослини поділяється на 4 вікових періоди, а в межах кожного виділяються підперіоди або вікові стани:

- латентний період – рослина перебуває в стані зародка в непророслому насінні;

- догенеративний (віргінільний) період охоплює життя рослини від проростання насіння до досягнення полової зрілості (перше цвітіння). Вікові стани наступні: а) проростка, б) ювенільне – рослина живиться самотійно, але зберігає деякі риси подібності із проростком, в) іматурне (напівдоросле) – рослина має перехідні риси від ювенільного до дорослого, г) доросле вегетативне – рослина має риси або вигляд дорослого, але ще не цвіте й не плодоносить;

- генеративний період (статева зрілість) – рослина досягає повного морфологічного розвитку, здатна цвісти й плодоносити. Нерідко можна розрізнити вікові стани молодих, середньовікових і старіючих генеративних рослин;

- старечий (сенільний) період – післягенеративної вегетації, коли рослина внаслідок старіння втратила здатність до статевого відтворення. Загальні розміри рослини і його органів зменшуються, у трав'янистих рослин сенільні особини по розмірах і вигляду нерідко подібні з ювенільними й навіть проростками.

При вивченні вікового складу ценопопуляцій досить обмежитися розподілом особин на вікові групи:

- віргінільні (особини до цвітіння);
- дорослі (генеративні);
- старі.

На облікових площадках можна з'ясувати «генеративність» популяції, тобто відношення числа генеративних пагонів до загального їхнього числа. Чим вище «генеративність», тим більше в складі популяцій дорослих квітучих рослин. У видів з інтенсивним насінним розмноженням показником вікового

складу популяції буде відношення числа молодих рослин до загального їхнього числа. Віковий склад популяції виду в ценозі свідчить про особливості «поводження» цього виду в даних умовах. Показником особливостей видових ценопопуляцій служить життєвість видів. Крім вікового складу популяції виду його життєвість проявляється в переважних розмірах, інтенсивності росту дорослих особин, фенотипічної мінливості в межах популяції.

#### 6. Вивчення життєвості видів у фітоценозі

Життєвість видів фітоценозу визначається окомірно по 3-бальній шкалі:

I – рослина у фітоценозі нормально цвіте й плодоносить (у популяції є особини всіх вікових груп), дорослі особини досягають нормальних для видів розмірів;

II – рослина пригноблена, що виражається в менших розмірах дорослих особин, насінне розмноження можливо;

III – рослина пригноблена так сильно, що спостерігаються різкі відхилення в морфологічному вигляді (розгалуженні, формі листків та ін.) дорослих рослин, насінне розмноження відсутнє (немає квітучих і плодоносних пагонів).

#### 7. Вивчення відносної рясності видів

Окомірне встановлення відносної рясності видів роблять за допомогою умовних шкал.

##### Шкала для обліку рясності видів у співтоваристві по Друде:

Sociales (soc) – рослини зустрічаються масою, особини зникаються своїми надземними частинами, утворюючи зарість, тло в співтоваристві.

Copiosae (cop) – рослини зустрічаються в дуже великій або великій кількості, надземні частини їх не зникаються. Бал підрозділяється на:

Cop<sub>3</sub> – дуже рясно;

Cop<sub>2</sub> – рясно;

Cop<sub>1</sub> – досить рясно.

Sparsae (sp) – рослини зустрічаються в невеликій кількості, зрідка (розсіяно).

Solitaria (sol) – рослини зустрічаються рідко, одинично.

Unicum (un) – рослина знайдена на пробній площадці тільки в одному екземплярі.

#### 8. Визначення проективного покриття за допомогою малої сіточки

##### Раменського

Подання про кількісні співвідношення видів у співтоваристві дає також визначення покриття. Покриття – площа, займана в співтоваристві надземними органами окремих видів або цілих ярусів. Розрізняють справжнє, проективне та індивідуальне покриття. Перше відповідає площі, зайнятій на ґрунті основами пагонів рослин даного виду (групи видів), а друге – проекції їхніх надземних органів на цю площу. Практично звичайно визначають проективне покриття, тому що воно дає подання про використання світла органами різних рослин. Розглядаючи травостій зверху через цю малу сіточку, визначають, скільки осередків припадає на проекцію рослинності й скільки на не прикриту травною поверхню ґрунту. Сіточку потрібно тримати на висоті приблизно 1 м від

поверхні ґрунту. Повторюючи такий облік у різних місцях ділянки, одержують середню величину проективного покриття з точністю до 5% і більше. Воно виражається як для всього травостою, так і для окремих видів у відсотках. Отримані дані зіставляють з еталонами градацій проективного покриття за Раменським.

**Додаток Б**  
**ФЕНОЛОГІЧНІ ФАЗИ ТА ПІДФАЗИ У ДЕРЕВ, ЧАГАРНИКІВ,**  
**ЧАГАРНИЧКІВ, НАПІВЧАГАРНИКІВ**

1. **Вегетативна фаза:**

- початок сокоруху – поява перших крапель соку;
- набухання бруньок;
- початок росту пагона;
- позеленення листових бруньок – початок розходження лусок, які прикривають бруньку;
- розвиток перших листків – листові пластинки повністю розгорнулися й досягли нормальних розмірів;
- розгортання більшої частини листків.

2. **Бутонізація:**

- набухання квіткових бруньок – брунька значно виступає з пазухи листків;
- розгортання квіткових бруньок, початок розходження лусок, які прикривають бруньку;
- масове розгортання квіткових бруньок – розкриття понад 50% квіткових бруньок.

3. **Цвітіння:**

- розкриття першої квітки;
- масове цвітіння – повне розкриття віночків у більшій частині квіток на рослині (у вітрозапильних рослин – висипання пилку при похитуванні гілки);
- в'янення поодиноких квіток;
- завершення цвітіння – в'янення більшій частині квіток на рослині.

4. **Плодоносіння:**

- початок зав'язування плодів – часткове опадання віночків у поодиноких квіток;
- масове зав'язування плодів – повне опадання віночків всіх квіток;
- початок дозрівання – часткова зміна забарвлення та консистенції поодиноких плодів;
- масове дозрівання плодів – повна зміна забарвлення та консистенції більшій частині плодів;
- початок опадання плодів;
- опадання всіх плодів.

5. **Завершення вегетації:**

- початок зміни забарвлення листків;
- масова зміна забарвлення листків;
- початок опадання листків;
- масовий листопад;
- опадання більшій частині листків;
- опадання майже всіх листків.

### 6. Період відносного спокою.

Період відносного спокою проходить по-різному. В зв'язку з цим виділяють дві групи рослин: перша – ті, які періодично скидають листя на зиму; друга – ті, які зберігають листя протягом всього року. У одних рослин в цей період відбувається ріст бруньок, у інших він відсутній. В залежності від погоди може відбуватися обмерзання окремих частин рослини, з'являтися морозобоїни, засихати окремі частини рослин.

## ФЕНОЛОГІЧНІ ФАЗИ ТА ПІДФАЗИ У ОДНОРІЧНИХ РОСЛИН

### 1. Вегетативна фаза:

- поява сходів;
- утворення розетки;
- початок формування стебла й покриття листками;
- повне покриття листками.

### 2. Бутонізація:

- набухання квіткових бруньок;
- формування бутонів;
- повна бутонізація.

### 3. Цвітіння:

- розкривання першої квітки;
- повне цвітіння;
- відцвітання.

### 4. Плодоносіння:

- початок зав'язування плодів;
- наявність лише незрілих плодів;
- наявність лише дозрілих плодів;
- початок обсіменіння;
- обсіменіння при цвітінні;
- обсіменіння при наявності недозрілих плодів;
- обсіменіння при наявності лише дозрілих плодів;
- обсіменіння після повного висихання чи смерті рослини.

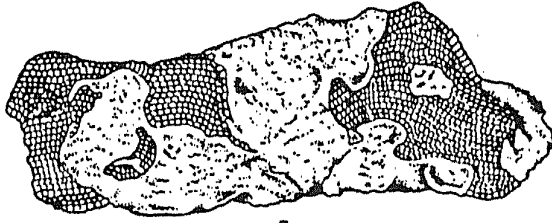
### 5. Завершення вегетації:

- початок зміни забарвлення листків;
- висихання та відмирання всієї рослини.

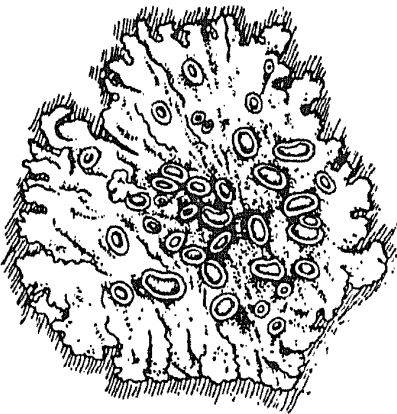
### 6. Період відносного спокою.

Період відносного спокою переноситься в стані життєздатного насіння в ґрунті або зимуючих вегетативних органів, що розвинулися з осені (у зимуючих однорічників).

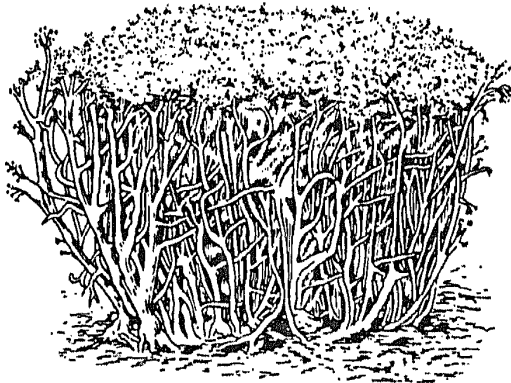
**Додаток В**  
**Типи слані лишайників**



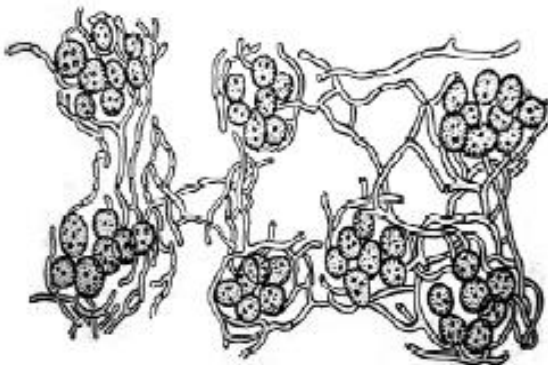
Накипна слань



Листувата слань



Кущиста слань



Лепрозна слань

Навчально-методичне видання  
(українською мовою)

Приступа Ірина Володимирівна

**ЛІСОВА ФІТОЦЕНОЛОГІЯ:**  
**Навчально-методичний посібник**  
для здобувачів ступеня вищої освіти бакалавра  
спеціальності «Лісове господарство»  
освітньо-професійної програми «Мисливське господарство  
та рослинні ресурси»

Рецензент *І. О. Полякова*  
Відповідальний за випуск *В. О. Лях*  
Коректор *І. В. Приступа*