

МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ
Східноєвропейський національний університет
імені Лесі Українки
Біологічний факультет
Кафедра ботаніки і методики викладання природничих наук

Ірина Кузьмішина

ФІТОЦЕНОЛОГІЯ

Курс лекцій

Луцьк 2019

УДК 58(477)(075.8)

К 89

Рекомендовано до друку науково-методичною радою Східноєвропейського національного університету імені Лесі Українки (протокол № 8 від 17 квітня 2019 р.)

Кузьмішина І.І. Фітоценологія. Курс лекцій / Ірина Іванівна Кузьмішина. – Луцьк: Вежа-Друк, 2019. – 171 с.

Рецензенти:

К.Б. Сухомлін – доктор біологічних наук, професор, завідувач кафедри зоології Східноєвропейського національного університету імені Лесі Українки

Л.М. Мацюк – методист природничого відділу Волинського інституту післядипломної педагогічної освіти

Курс лекцій підготовлений за матеріалами лекцій з курсу "Фітоценологія", які були прочитані на кафедрі ботаніки і методики викладання природничих наук Східноєвропейського національного університету імені Лесі Українки протягом 2008-2018 рр.

Для бакалаврів біологічних факультетів вищих навчальних закладів (спеціальності 091 "Біологія" галузі знань 09 "Біологія", спеціальності 014 "Середня освіта (Біологія)" галузі знань 01 "Освіта", спеціальності 014.05 "Середня освіта (Біологія та здоров'я людини)" галузі знань 01 "Освіта").

© Кузьмішина І. І., 2019

ВСТУП

Навчальна дисципліна "Фітоценологія" читається при підготовці бакалавра освітньої програми "Біологія". Її метою є сформувати у студентів систему знань про вивчення основних закономірностей будови, флористичного, екобіоморфного і ценопопуляційного складу фітоценозів, взаємин між рослинами, структури, екології, динаміки, поширення, класифікації й історії виникнення фітоценозів, життя і розвитку фітоценозів, об'єднання їх в рослинні угруповання, особливості взаємозв'язку їх з довкіллям, шляхів керування ними з метою раціонального використання рослинних ресурсів.

У курсі лекцій розкрито поняття про фітоценоз, фітоценологію, подано коротку історію фітоценотичних досліджень в Україні, охарактеризовано властивості, структурна організація та кількісні відношення між видами у фітоценозі, основні екологічні фактори та їх вплив на рослини, розкрито поняття ординації, фітоіндикації та динаміки рослинності, незворотних змін у еволюції фітоценозів, подано основні методичні підходи до класифікації фітоценозів, класифікація рослинності України за методом Браун-Бланке, коротко розглянуто еколого-ценотичні та флористичні особливості основних типів рослинності України. Для бакалаврів галузі знань 01 "Освіта" розкрито особливості фітоценотичних знань в шкільній програмі з біології 6-го класу.

ВСТУП. ФІТОЦЕНОЛОГІЯ ЯК НАУКА

- 1 Предмет, мета і завдання навчальної дисципліни "Фітоценологія"
- 2 Місце фітоценології серед інших наук
- 3 Методи фітоценологічних досліджень
- 4 Основні етапи дослідження рослинних угруповань
 - 4.1 Допарадигмальний період
 - 4.2 Період парадигми дискретності рослинного покриву
 - 4.3 Сучасний період (період парадигми континуальності рослинного покриву)
- 5 Роль українських вчених у розвитку фітоценології та вивченні рослинності України

ЛІТЕРАТУРА

Основна:

- Абдулоєва О.С., Соломаха В.А. Фітоценологія. Навчальний посібник. К., 2011.
- Григора І.М., Соломаха В.А. Основи фітоценології. К., 2000.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Соломещ А.И. Современная наука о растительности: Учебник. М., 2001.
- Работнов Т.А. История геоботаники. М., 1995.

Додаткова:

- Алехин В.В. Теоретические проблемы фитоценологии и степеведения. М., 1986.
- Быков Б.А. Геоботаника. Алма-Ата, 1978.
- Вальтер Г. Общая геоботаника. М., 1982.
- Воронов А.Г. Геоботаника. – М., 1973.
- Дохман Г.И. История геоботаники в России. М., 1973.
- Миркин Б.М. Теоретические основы современной фитоценологии. М., 1985.
- Миркин Б.М. Что такое растительные сообщества. – М., 1988.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Наука о растительности (история и современное состояние основных концепций). Уфа, 1998.
- Миркин Б.М., Розенберг Г.С. Фитоценология: Принципы и методы. М., 1978.
- Работнов Т.А. Фитоценология. М., 1978.
- Работнов Т.А. Экспериментальная фитоценология. М., 1987.
- Сукачев В.Н. Растительное сообщество: Введение в фитосоциологию. М.-Л., 1928.
- Трасс Х.Х. Геоботаника: история и современные тенденции развития. Л., 1976.

- Шеляг-Сосонко Ю.Р., Крисаченко В.С., Мовчан Я.И. Методология геоботаники. К., 1991.
- Якубенко Б.Є. Григора І.М., Мельничук М.Д. Геоботаніка: Навчальний посібник. К., 2008.
- Ярошенко П.Д. Геоботаника. М.-Л., 1961.
- Barkmann J.J., Moravec J., Rauschert S. Code of phytosociological nomenclature // Vegetatio. 1976.
- Mueller-Dombois D., Ellenberg H. Aims and methods of vegetation ecology. N.Y. etc., 1974.

1. Предмет, мета і завдання навчальної дисципліни "Фітоценологія".

Предметом вивчення навчальної дисципліни "Фітоценологія" є рослинний покрив як вся сукупність рослин, що утворюють рослинні угруповання різних типів рослинності (фітоценози) в межах певної ділянки земної поверхні незалежно від її величини. **Метою** викладання навчальної дисципліни є вивчення і пізнання основних закономірностей будови, асоціювання видів, життя і розвитку фітоценозів, об'єднання їх в рослинні угруповання, особливості взаємозв'язку їх з довкіллям, шляхів керування ними з метою раціонального використання рослинних ресурсів. **Основними завданнями** вивчення дисципліни "Фітоценологія" є вивчення флористичного, екобіоморфного і ценопопуляційного складу фітоценозів, взаємин між рослинами, структури, екології, динаміки, поширення, класифікації й історії виникнення фітоценозів.

2 Місце фітоценології серед інших наук

Геоботаніка – це наука про фітоценози та рослинні угруповання, їхній склад, структуру, формування, зміни та зв'язок з навколишнім середовищем. Сама назва походить від "гео" – земля і "ботане" – трава, пасовисько. Геоботаніка – це наука не про окремі види, а про поєднання їх (фітоценози та рослинні угруповання), приурочені до певної ділянки землі та до сформованого ними місцезростання. Тим самим підкреслюється тісний зв'язок геоботаніки з географією рослин, з яких до певної міри виділилась і сформувалась фітоценологія як самостійна наука. Фітоценологія бере початок з екології, географії рослин та з ґрунтознавства, з якими вона генетично пов'язана.

Порівняно з анатомією чи систематикою рослин, фітоценологія – молода біологічна наука. Вона сформувалась наприкінці XIX ст. і її поява зумовлена потребами людини. Надмірна інтенсифікація сільськогосподарського та лісогосподарського виробництва у XX ст.

спричинила знищення лісів, степів, лук, боліт на великих територіях. В Україні, з одного боку, це зумовило розширення орних площ, знищення природної рослинності, розвитку ерозії ґрунтів, утворенням яружних систем і зрештою до скорочення площ землекористування. Так, у післявоєнні роки (1945-1960) внаслідок суцільних рубок лісу в Українських Карпатах на сотнях і тисячах гектарів майже повністю були змиті ґрунти, оголилися скелі, які й до цього часу повністю не заліснені. Також у 60-80 рр. ХХ ст. у Поліссі були осушені сотні тисяч гектарів боліт з метою збільшення орних земель, підвищення продуктивності лісів, створення сіяних лук і пасовищ тощо. Але нерегульоване та надмірне осушення призвело до того, що частина площ, раніше зайнятих болотами, стала непридатною для сільськогосподарського і лісогосподарського освоєння, а надмірне осушення боліт спричинило обміління малих і середніх річок басейнів рік Прип'яті, Десни та Дніпра.

З огляду на ситуацію, що склалася, виникла необхідність розробити науково обґрунтовані заходи по відновленню лісів на еродованих ґрунтах, створенню лісонасаджень на осушених болотах та нових агрофітоценозів (неоценозів) на меліорованих землях, а також нормувати випас худоби, створити умови раціонального використання рослинних і торфових ресурсів України. Такий підхід допоможе розв'язати й інші важливі проблеми, зокрема сільськогосподарського освоєння покинутих земель, котрі є в кожному господарстві; створення нових агрофітоценозів, що забезпечують отримання екологічно чистої рослинницької продукції, проведення агролісомеліорації, природоохоронних заходів по збереженню гено- і ценофонду, введення в культуру нових перспективних видів флори України, а також цінних сільськогосподарських рослин, озеленення міст і сіл, раціонального використання природних кормових угідь, застосування мікро- і макро добрив, засобів захисту рослин від шкідників і хвороб тощо. Вирішувати ці проблем можна тільки із залученням геоботаніки та споріднених з нею інших природничих наук.

Термін "геоботаніка" був введений в науку Л. Грізебахом ще в 1866 р. Він надав йому широкого тлумачення як сукупності всіх розділів тогочасної ботанічної географії. Згодом відокремилися екологія і фітоценологія, або геоботаніка.

Л. Грізебах вважав, що **геоботаніка** – це розділ ботаніки, який вивчає властивості рослин на Землі в їхньому взаємозв'язку з навколишнім середовищем. На його думку, геоботаніка має ширше поняття і включає в себе екологію та географію рослин.

Близьку до цієї точки зору висловив і швейцарський учений

Е. Рюбель (1922), який розумів геоботаніку як науку про зв'язки рослинного світу з навколишнім середовищем. Пізніше він розширив це поняття і включив до геоботаніки синморфологію й синтаксономію. У своїх працях Е. Рюбель вживав і такі терміни, як екологічну, морфологічну, історичну, географічну та систематичну фітоценологію. Ним вперше були розроблені фізіономо-екологічні принципи класифікації рослинності різних регіонів Земної кулі.

У такому ж розумінні, як і Л. Грізебах, в 1866 р. термін "геоботаніка" застосовував і російський вчений Ф.Й. Рупрехт. Він вважав, що **геоботаніка** має вивчати походження і розподіл рослин, виходячи з особливостей геології земної поверхні. В надрукованій праці "Геоботаническое исследование черноземов" типи рослинності були кваліфіковані ним як флори, а також описані ландшафти степів, їх історія виникнення.

Інший відомий російський вчений А.М. Краснов розглядав **фітоценологію** (геоботаніку), як науку про залежність між характером ботанічних формацій рослинного царства і життям та історією гірських порід, які слугували субстратом для цих формацій. Отже, фітоценологія, за А.М. Красновим, – це наука про ботанічні формації та ґрунтознавство у широкому розумінні цього слова. Він уперше зробив спробу вирішити проблему історичного розвитку формації.

Значний внесок у становлення **фітоценології**, як науки, зробив С.І. Коржинський, який вважав основним її завданням накопичення й опрацювання відомостей про рослинний покрив і рослинні формації, їхню динаміку, з'ясування генетичних рядів формацій. На його думку, формації є найбільш сталими рослинними угрупованнями і саме вони утворюють рослинний покрив будь-якої території. Він писав: "Как результат многовековой борьбы за существование в каждой стране вырабатываются из видов наиболее жизненных и приспособленных к данным климатическим и топографическим условиям особые комбинации форм, образующие т.н. растительные формации. Эти формации суть устойчивых форм общежития растений ... формации суть ботанико-географических единиц. Они определяют своим составом характер растительного покрова страны".

Видатною постаттю в геоботаніці був Й.К. Пачоський, як тривалий час вивчав флору і рослинність України. У праці "Стадии развития флоры" автором чітко висловлена думка, що при дослідженні рослинності геоботанік має справу з двома об'єктами – видом рослин, який є предметом флори, і асоціацією та формацією, які є предметом рослинності, або **флорографії**. Останню Й.К. Пачоський визначав як науку про генезис, життя, розвиток поширення асоціацій (формацій).

Пізніше він назвав флорографію "фітосоціологією". Й.К. Пачоський поділяв погляди еволюційне підходу до рослинного покриву.

Терміном "фітосоціологія" користувалися й інші геоботаніки та флористи. Ж. Браун-Бланке вважає, що всеохоплююче поняття "соціологія" – це наука про співіснування різних організмів, яка трактується неоднозначно і включає в себе ряд окремих понять:

- соціологію – вчення про людське суспільство (суспільство у вузькому розумінні цього слова),
- зоосоціологію (науку про угруповання тварин),
- **фітосоціологію**, або **ботанічну соціологію** (науку про рослинні угруповання).

При цьому нерідко ототожнювались загальні закономірності життя суспільства та життя рослинних і тваринних організмів, хоча добре відомо, що в суспільстві діють соціальні закони, а в рослинному і тваринному світі, навпаки, біологічні.

Більш прийнятним виявився термін "фітоценологія", який вперше був запропонований австрійським ботаніком Х.Г. Гамсом. В основу сучасної фітоценології покладено вчення про фітоценоз. Звідси й походить сама ця наука. Раніше вважалося, що поняття "фітоценоз" за своїм змістом рівнозначне поняттю "рослинне угруповання". Але за сучасними поглядами ці терміни потрібно розглядати окремо.

В.В. Альохін вважав, що **фітоценологія** – це частина ботаніки, яка вивчає рослинні об'єднання (фітоценози) з усіх можливих точок зору (будова, розвиток, зв'язок із середовищем, розподіл на земній кулі). В.М. Сукачов визначив фітоценологію як розділ ботаніки, котрий вивчає закономірності складу, розвитку і розподілу на земній поверхні фітоценозів, або рослинних угруповань.

Чеський вчений Я. Кліка пропонує таке визначення: "**Фітоценологія** – це наука про рослинні угруповання (фітоценози) та навколишнє їх середовище".

Відомий російський геоботанік О.П. Шенніков вважає, що **фітоценологія** – це наука, яка вивчає рослинність в динаміці, тобто в її перетворенні, змінах, а термін "фітоценологія" є синонімом поняття "геоботаніка".

Б.О. Биков також розглядає **геоботаніку** як синонім фітоценології – як науку про рослинні угруповання, або фітоценози, про їхню будову і внутрішні взаємозв'язки та зв'язки із зовнішнім середовищем, про розвиток їх у просторі та про шляхи використання і перетворення.

Всі наведені вище визначення мають багато спільного щодо змісту і майже всі автори поділяють думку, що в основі вчення про рослинність лежить фітоценоз, його внутрішні центичні

закономірності, взяті у взаємозв'язку з навколишнім середовищем. Отже, за визначенням І. М. Григори та В. А. Соломахи (2008), **геоботаніка** – це наука про рослинний покрив, його формування, структуру, зміни, класифікацію, просторове розміщення і поєднання фітоценозів у зв'язку з навколишнім середовищем. Це наука не про окремі види, а про їх поєднання (рослинні угруповання) та більші за обсягом природні комплекси – рослинний покрив, його приуроченість до ґрунтово-кліматичних умов і сформованих локальних місцезростаєнь, властивих відповідному регіону. Цим самим підкреслюється тісний зв'язок геоботаніки з географією рослин, з якої вона до певної міри виділилась і сформувалась як самостійна наука.

Деякі західноєвропейські вчені часто вживають такий термін, як "синекологія", під яким розуміють науку про рослинні угруповання. Вживання цього терміна пов'язано з поглядами на місце синекології в системі наук. Так, Ю. Одум відзначає, що загальна екологія ділиться на дві частини: аутоекологію (екологію індивідумів) та синекологію (екологію груп організмів). У межах синекології, у свою чергу, виділяють екологію популяцій, або екологію груп організмів одного виду; екологію угруповань та екологію екосистем, тобто екологію угруповань з їхнім абіотичним (неживим) оточенням.

Деякі вчені вичленовують у складі екології чотири відділи: екологію видів, екологію популяцій, екологію рослинних угруповань, екологію екосистем. Згідно з цим тлумаченням фітоценологію слід розглядати як частину синекології. Напротивагу на думку А.Г. Воронова фітоценологія включає в себе синекологію як екологію рослинних угруповань з відділами: морфологія фітоценозів, географія, розвиток, зміни, класифікація. Потрібно не ототожнювати фітоценоз із рослинним угрупованням, а розглядати останній як тип фітоценозу, тобто об'єднання флористично та екологічно близьких фітоценозів.

До середини 90-х років російські вчені, за традицією, називали екологічну ботаніку фітоценологією (наукою про рослинні угруповання) і розглядали її як синонім геоботаніки. **Наука про рослинність** (НПР) – це міждисциплінарний комплекс, що включає декілька наук, які досліджують закономірності відносини рослин до умов середовища в просторі і в часі на рівнях від індивідуума і популяції до рослинності великих фітохорій. У цілому за обсягом він відповідає геоботаніці в широкому розумінні Г. Вальтера (1982) і науці про рослинному покриві в розумінні Б. А. Юрцева.

Словосполучення «наука про рослинність» точно відповідає англійському «Vegetation Science». Освоєння НПР дозволяє студентам, з одного боку, сформувати цілісне уявлення про закономірності

відносин рослин і умов середовища на рівнях від організму до великих фітохорій, а з іншого – вивчити екологію як науку про екосистеми. Оскільки умови середовища і гетеротрофні компоненти не входять до складу рослинних угруповань і рослинності в цілому, але визначають їх, розглядати рослинність у відриві від цих компонентів екосистем неможливо. НПП – це варіант екології з акцентом на роль і особливості складу, структури і функції автотрофного компонента екосистеми. Міждисциплінарний комплекс НПП включає як науки, що були досить розвинуті вже на початку минулого століття (фізіогноміка – вчення про життєві форми), так і ті, що сформувалися на початку нашого століття (фітоценологія), і, нарешті, ті, які отримали розвиток тільки в останні десятиліття ХХ століття (симфітоценологія, популяційна біологія, вчення про стратегії).

Отже, коротко, **фітоценологія** – вчення про фітоценози, або рослинні угруповання. Фітоценологію слід розглядати як частину геоботаніки, тобто вчення про рослинний покрив Земної кулі, що крім фітоценології включає ботанічну географію (географію рослин і географію рослинності).

3 Методи фітоценологічних досліджень

Основними методами геоботанічних досліджень при вивченні рослинності є маршрутний і стаціонарний. Маршрутний, в свою чергу, поділяється на рекогносцирувальний і детально-маршрутний.

Рекогносцирувальний метод дослідження застосовують тоді, коли перед дослідником поставлено завдання дати загальну геоботанічну характеристику території, визначити основні типи ландшафту і закономірності розподілу рослин серед них, дослідити і з'ясувати залежність між рослинними угрупованнями, рельєфом та ґрунтами.

Рекогносцирувальною є перша екскурсія в природу, коли у студентів формується уявлення про загальне синтаксономічне розмаїття регіону. За порівняно короткий час лінійними маршрутами охоплюється значна територія. В окремих випадках закладаються і описуються пробні площі. Як результат рекогносцирувального дослідження складається картосхема з характеристикою основних типів рослинності досліджуваної території, визначаються основні маршрути і профілі роботи під час проведення подальшої інвентаризації рослинності. Паралельно визначається рівень знання студентами природної флори, що є запорукою якісного дослідження. Кожна незнайома рослина повинна бути загербаризованою для її ідентифікації в лабораторних умовах.

Детально-маршрутний метод дослідження застосовують, коли потрібно зібрати відомості не тільки про типи рослинності, але і про основні асоціації цих типів.

Стаціонарний метод дослідження забезпечує детальне геоботанічне вивчення рослинності на конкретній території, враховуючи сезонні і флуктуаційні зміни. В процесі стаціонарного дослідження вивчаються зміни аспектів рослинних угруповань, вплив антропогенних факторів на приріст біомаси, складається календар фенологічних фаз компонентів фітоценозу, визначається реакція їх на зміну світлового, мінерального і гідрологічного режиму. Найчастіше тематика стаціонарних досліджень розраховується на декілька років.

Результати досліджень стають науковою основою для розкриття законів розвитку фітоценозів для вироблення найефективніших заходів по раціональному використанню угідь.

Залежно від завдання і типу дослідження застосовується той чи інший метод вивчення рослинності. Методами, загальними для всіх типів досліджень, є методи пробних площ, екологічних рядів, профільних ліній (трансект).

Метод пробних площ. Пробні площі для геоботанічного опису закладаються в однорідних (гомогенних) ділянках рослинності, відмічених в ході рекогносцирувальної екскурсії: відмінні окомірно варіанти сухих і вологих лісів, луків, рудеральні угруповання та інші. Використовують для описів пробні площі квадратної форми, для лісів вони можуть бути 25 x 25 м², для луків – 5 x 5 м² або частіше 10 x 10 м². Рослинність, фітоценози якої мають менші розміри або представлені вузькими смугами (прибережно-водна рослинність, зарості рудеральних рослин вздовж доріг), допустимо описувати в природних межах.

Геоботанічні описи складаються на спеціальних бланках. Кожен опис обов'язково повинен містити (1) дату, прізвище автора, географічне положення і місцезростання.

2. Назва асоціації. На пробній площі визначають домінантні рослини в одному або кількох ярусах і за ними дають назву асоціації. Якщо асоціація складається з кількох ярусів, для визначення її назви краще брати домінанти двох чи трьох ярусів. Така назва асоціації буде найбільше відповідати її морфологічним ознакам. Традиційно назви асоціацій будують двома способами з двох слів:

- 1) родова назва домінанти пануючого ярусу + *etum*;
- 2) видова або родова назва домінанти підпорядкованого ярусу + *osum*.

Наприклад: *Pinetum cladinosum*.

В Скандинавській школі використовують повні назви домінантних рослин асоціації і з'єднують їх знаком "+", якщо види з одного ярусу, і знаком "-", якщо вони належать до різних ярусів.

Наприклад: *Agrostis alba* + *Poa pratensis*; *Quercus robur* – *Coryllus avellana* – *Convallaria majalis*.

3. Господарське використання фітоценозу. Дослідник відмічає, в якому стані перебуває площа асоціації (цілина, переліг, сінокіс, перезрілий ліс, осушене болото), як використовувалось це угіддя останні 5-10 років.

4. Оточення. Визначають, поруч з якими угіддями, типами рослинності розміщена пробна ділянка, як впливає на неї це оточення, наприклад, ліс затіняє, глибокий яр змінює водний режим ґрунту.

5. Рельєф. Зазначають, які форми рельєфу характерні для досліджуваної території (піщані горби, схили, лощини, балки).

6. Умови зволоження. Визначають глибину залягання ґрунтової води на час обстеження, її хімічний склад. Якщо територія затоплюється ґрунтовими водами, то коли, на який час, на яку глибину.

7. Ґрунт. Для характеристики ґрунту слід визначити його тип, підтип, фізико-хімічні властивості. На профільному розрізі дослідник вивчає глибину залягання генетичних горизонтів ґрунту, забарвлення кожного горизонту, механічну структуру, включення, розміщення кореневої системи в окремих горизонтах, кислотність.

8. Аспект асоціації визначається сезонним розвитком (цвітінням, плодоношенням) домінуючих видів рослин, які зумовлюють характерний зовнішній вигляд і забарвлення досліджуваної ділянки рослинності. Відмічають аспект асоціації на час її опису, а також компоненти, що створюють аспект.

9. Покриття. Розрізняють істинне і проєктивне покриття. Істинне покриття – співвідношення площі всіх надземних органів рослин при основі (на уявному зрізі) і загальної площі облікової ділянки. Проєктивне покриття – це проєкція всіх надземних органів рослини на поверхню ґрунту, яка вимірюється у відсотках. Описуючи пробну площу, дослідник визначає загальний відсоток покриття (співвідношення зеленої частини ділянки до не задернованого ґрунту), потім покриття кожного виду. Деколи є потреба визначити проєктивне покриття кожного ярусу.

10. Складання списку видів рослин. Одним з найважливіших завдань під час геоботанічних досліджень є визначення флористичного складу ділянки.

Складаючи список рослин, слід дотримуватися певного порядку: коли асоціація багатоярусна (в лісі), до списку включають спочатку види деревного ярусу, потім чагарникового і трав'янистого; види останнього ярусу фіксують за принципом домінантності (спочатку основні компоненти, потім другорядні).

Список видів рослин за традиційною геоботанічною методикою складають за такою формою: 1) порядковий номер; 2) назва рослини (латинська); 3) висота в метрах або сантиметрах; 4) рясність; 5) покриття; 6) фенологічна фаза; 7) особливості розвитку виду на час опису, вплив на нього факторів довкілля. Для кожного виду подається його середня висота.

Рясність видів найчастіше визначають окомірно. Ступінь рясності позначають за шкалою Друде:

Soc (socialis) – дуже рясно, рослини змикаються своїми надземними частинами, утворюють фон.

Cop (copiosus): cop³ – дуже велика кількість, рослини покривають не менше половини площі;

cop² – велика кількість, від 1/5 до 1/2 покриття;

cop¹ – достатньо велика кількість, площа покриття менша 1/5 усієї площі.

Sp (sparsus) – мала кількість, рослини трапляються розсіяно, зрідка.

Sol (solitarius) – рослини трапляються поодинокі, окремими екземплярами.

Деякі дослідники виділяють un (unicus) – якщо лише одна рослина даного виду виявлена на площі дослідження.

Покриття визначають окомірно у відсотках, для деревного і чагарникового ярусів у десятих частках одиниці (зімкненість крон).

Фенологічні фази розвитку компонентів фітоценозу змінюються в такому порядку: спокій, вегетація, бутонізація, цвітіння, утворення плодів, розсіювання плодів. Скороченими назвами або умовними позначеннями відмічають фазу, в якій перебуває вид на час дослідження. В процесі складання списку трапляються види, назви яких досліднику невідомі. В такому разі невідому рослину включають до списку за номером, а в лабораторних умовах встановлюють її назву за визначником.

Закінчивши опис, збирають гербарні зразки усіх видів рослин, виявлених на пробній площі, у кількості 2-3 екземпляри кожного виду. До кожного з гербаризованого виду рослин додають польову етикетку, на якій вказують дату, номер пробної площі, назву рослини (або номер в списку), місцезнаходження, екологічні умови зростання, прізвище дослідника.

4 Основні етапи дослідження рослинних угруповань

Історію геоботанічної науки можна умовно розділити на три періоди: допарадигмальний період, період парадигми дискретності рослинності та сучасний період.

4.1 Допарадигмальний період

Як і будь-яка наука, геоботаніка в допарадигмальний період представляла собою еkleктичне поєднання різних альтернативних гіпотез і конкуруючих наукових товариств, кожне з яких, відштовхуючись від певних фактів, створює свої моделі без особливої апеляції до яких-небудь зовнішніх авторитетів.

Перші, фрагментарні дослідження рослинності належать до XVI-XVII століть. Дослідження рослинного покриву до початку XX ст. проводилися в рамках ботанічної географії, геоботаніка в самостійну науку не виділялася, свого понятійного і термінологічного апарату не мала. У той же час значний імпульс для системних досліджень рослинності дали дослідження російського вченого В.В. Докучаєва (1846-1903).

На початку XX ст. дослідження рослинних угруповань набули значного масштабу, так що виникла необхідність координації досліджень та затвердження єдиної термінології нової науки.

4.2 Період парадигми дискретності рослинного покриву

Народженням геоботаніки як науки вважається 1910 рік, коли на III Міжнародному ботанічному конгресі у м. Брюссель вперше було запропоновано найменування основного синтаксонів (одиниці класифікації) рослинності – асоціації. Фітоценози в цей період розглядалися як історично складені реально існуючі утворення з детермінованою структурою, більш-менш відмежовані одне від іншого. Такий підхід був заснований на аналогії рослинного угруповання і організму, тому ця парадигма також отримала назву організмизм. Дослідники перебували під впливом «фіксації» (Мейєн, 1977) закономірностей, виявлених при вивченні організмів, і підсвідомо прагнули побачити на фітоценотичному рівні організації рослинності індивідууми, подібні рослинам, і типологічні одиниці, подібні видам рослин.

Саме такий підхід застосовували найвидатніші і найавторитетніші геоботаніки того часу – Ф. Клементс і В.Н. Сукачов.

4.3 Сучасний період (період парадигми континуальності рослинного покриву)

Початком сучасного періоду в історії геоботаніки вважається середина ХХ ст., коли на зміну розуміння рослинного покриву як сукупності дискретних фітоценозів прийшла концепція рослинного покриву, як континууму. Вона розглядає фітоценози як умовності, штучно виділені з рослинного континууму. Вона почала витісняти концепцію дискретності з 1950-х років. Це концепція ґрунтується на індивідуалістичній гіпотезі, вперше сформульованої російським вченим Л.Г. Раменським в 1910 р. Суть цієї гіпотези в тим, що кожен вид специфічний за своїм відношенням до зовнішнього середовища і має екологічну амплітуду, що не співпадає повністю з амплітудами інших видів (тобто кожен вид розподілений "індивідуалістично"). Кожне угруповання утворюють види, екологічні амплітуди яких перекриваються в даних умовах середовища. При зміні будь-якого фактора або групи факторів поступово зменшують багатство і зникають одні види, з'являються і збільшують багатство інші види, і таким шляхом здійснюється перехід від одного типу рослинних угруповань до іншого. Зважаючи на специфічності (індивідуальності) екологічних амплітуд видів ці зміни відбуваються не синхронно, і при поступовій зміні середовища рослинність змінюється також поступово. Тому об'єктивно існуючі угруповання з детермінованою структурою і динамікою виділити неможливо.

Погляди Раменського і ряду зарубіжних учених, що висували аналогічні ідеї, не були зрозумілі і прийняті в геоботанічних

товариствах до 1950-х років. Це пов'язано як з невідповідністю наукового товариства до прийняття новаторських ідей континуалістів, так і з колосальним авторитетом дослідників, що стояли на організаційських позиціях.

"Реанімація" ідей перших континуалістів сталася в 1950-1960-х роках. В колишньому СРСР системні дослідження, засновані на континуалістичній парадигмі, почалися на початку 1970-х років зусиллями в першу чергу В.І. Василевича, В.Д. Александрової та Бориса Михайловича Міркіна.

В даний час практично скрізь переважає погляд на рослинний покрив як на континуум, проте вважається, що в різних екологічних умовах ступінь континуальності може бути різною: вона підвищується в степах, в умовах лугов, рудеральних угруповань, тундри тощо і знижується в бореальних, суббореальних і субтропічних лісах.

5 Роль українських вчених у розвитку фітоценології та вивченні рослинності України

Внесок українських вчених у розвиток фітоценології та вивчення рослинності України є досить суттєвим, що потребує окремого розгляду.

Українська школа геоботаніків-фітоценологів сформувалася в процесі становлення та розвитку самої дисципліни. Видатними представниками її були такі відомі вчені, як Й.К. Пачоський, В.Г. Висоцький, котрі сформулювали основні засади сучасної фітоценології. На їхніх працях виховувалось наступне покоління вчених Д.К. Зеров, П.С. Погребняк, Є.В. Алексєєв, Є.М. Лавренко, Ю.Д. Клепов тощо.

У післявоєнні роки з'явилася нова група геоботаніків-фітоценологів, які досліджували природну рослинність України та розробляли рекомендації щодо поліпшення й підвищення її продуктивності. Ці питання та близькі до них вивчали Г.І. Білик, Д.Я. Афанасьєв, О.Л. Бельгард, Є.М. Брадїс тощо.

В 60-90-ті роки перед геоботаніками-фітоценологами постало нове завдання – на фоні подальших досліджень різних екосистем природної рослинності розробити нові форми та методи її вивчення, відтворення й раціонального використання природних ресурсів – вчені К.А. Малиновський (1919–2005), Ю.Р. Шеляг-Сосонко (народ. 1933), М.А. Голубець (1930–2016), В.І. Комендар (1926–2015), С.М. Стойко (народ. 1920), Я.П. Дідух (народ. 1948), Д.В. Дубина (народ. 1949) та багато інших учених.

Здобутки українських вчених геоботаніків добре ілюструє

персональний вклад їх у розвиток фітоценології та вивчення рослинного покриву України.

Юзеф (Йосип) Кондратович Пачоський (1864-1942), польський вчений, котрий тривалий час працював на Україні і вивчав її флору та рослинність. Основоположник фітоценології, найкращий знавець південних українських степів, лісів Східної Європи та рослинності Польщі. Стадії розвитку флори запропонував виділити в окрему науку про рослини й угруповання "флорологію", або "геоботаніку". На його думку, флорологія – це наука про генезис, життя, розвиток і поширення рослинних асоціацій (формацій). В 1891 р. він запропонував замінити термін "флорологія" на "фітосоціологія". Виділив фітоценотипи, компоненти та інгредієнти. Йому належить відкриття фітосоціологічного закону, або фітоценогенезу, під яким розуміється багатовіковий розвиток фітоценозів від простих давніх до сучасних складних.

Євген Михайлович Лавренко (1900-1987) – талановитий український геоботанік, який віддав багато сил вивченню степової рослинності. Неперевершений знавець українських степів, степів країн Європи та Азії. Під його керівництвом здійснено геоботанічне районування колишнього СРСР, видано "Польову геоботаніку", "Рослинність СРСР" і багатотомну "Геоботаніку". Вперше ввів поняття про фітосферу як частину біосфери, заселену рослинними організмами. Чимало праць присвятив вивченню історії флори та рослинності.

Дмитро Костянтинович Зеров (1915-1971) – відомий український вчений, який вперше детально вивчив болота України, розробив фізіономічну класифікацію рослинності та класифікацію видів торфу, виділив болотні рослинні комплекси.

Юрій Дмитрович Клеопов (1902-1942) – геоботанік, фундатор відділу геоботаніки в Інституті ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України. Вперше детально вивчив рослинність Лісостепу та Степу, застосував методіку геоботанічного опису ділянок лісів і степів, якою користуються дотепер.

Петро Степанович Погребняк (1900-1976) розробляв практичні питання лісівництва, зокрема, запропонував способи заліснення нижньодніпровських пісків, визначив типи лісових культур для різних географічних умов. Засновник української школи лісо-типологів. В геоботанічній літературі вона відома як едафічна сітка Погребняка, або сітка лісорослинних умов. Ним описані типи лісу та лісові асоціації Лівобережного і Право-бережного Полісся.

Данило Якович Афанасьєв (1902-1990) – відомий український

геоботанік. Все своє життя присвятив вивченню лучної рослинності. Він розробив еколого-фітоценотичну й типологічну класифікацію лук України, виділивши справжні, остепенені, болотисті, торф'яністі і пустищні класи за екологічними умовами місцезростання. За систематичними та біоморфологічними ознаками серед них виділені формації й групи асоціацій та їх відміни.

Слізавета Модестівна Брадів (1900-1980) – відомий український геоботанік, болотознавець, фітогеограф, невтомний дослідник боліт України. Нею описано понад 300 боліт, які були включені в "Торфовий фонд України". Для України виділила п'ять типів боліт. Розвивала думку про самостійність і єдиний тип болотної рослинності. Вперше розробила основні принципи геоботанічного районування рослинності України, а також основи охорони рідкісних видів боліт та болотних видів і рослинних угруповань.

Володимир Олексійович Поварніцин (1899-1962) – відомий геоботанік, який написав монографію "Ліси Українського Полісся". Інші його праці також присвячені результатам дослідження лісів України. Він описав типи лісу, їхню будову, дав лісівничу, флористичну й ценотичну характеристику, визначив основні напрямки господарського використання лісів.

Гаврило Іванович Білик (1904-1985) – відомий геоботанік, завдяки зусиллям якого виконано перше обстеження рослинності засолених ґрунтів та степової рослинності України.

Ганна Федорівна Бачуріна (1908-1987) – відомий бріолог і болотознавець. Описала понад 300 боліт різних регіонів України, які були включені до кадастру "Торфового фонду Української РСР". Нею детально досліджені болота Середнього Дніпра між Києвом і Переяславом-Хмельницьким, а також на Поліссі; описано види торфу та будови покладу, історію розвитку боліт на основі спорово-пилкового аналізу.

Юрій Романович Шеляг-Сосонко (нар. 1933 р.) – відомий геоботанік. Вперше висунув і обґрунтував існування трьох рівнів еволюції рослинності і на цій основі запропонував генетичну класифікацію широколистяних лісів України, зробив істотний внесок в теорію фітоценотипів, розробив ієрархічну класифікацію фітоценотипів та популяційну структуру ареалів видів, заклав основи популяційної геоботаніки, розробив наукові принципи створення перспективної мережі збереження гено- і ценофонду України, створив продромус домінантної класифікації рослинності України.

Костянтин Андрійович Малиновський (1919–2005) – відомий геоботанік та еколог. Вперше досліджував рослинність високогір'я

Українських Карпат. Ним розроблено класифікацію рослинності, методи оптимізації біогеоценотичного покриву високогір'я, рекреації верхньої межі лісу. Рослинність вивчається ним на видовому та популяційному рівнях.

Степан Михайлович Стойко (нар. в 1920 р.) вперше в Україні сформував і очолив відділ охорони природних екосистем, розробив шкалу інтегральної та фітосозологічної оцінки різних видів і фітоценозів, розробив мережу національних та регіональних природних парків України, застосував ідеї зонування природоохоронних територій, розробив шкалу підвищення біологічної стійкості лісів. Основоположник нової наукової дисципліни – созології.

Василь Іванович Комендар (1926–2015) увійшов у геоботаніку як дослідник рослинності Карпат. Ним вивчено динаміку верхньої межі лісу й криволісся розроблено схему їхніх сукцесійних змін та принципи монографічного вивчення ефемероїдів на популяційному рівні. Започаткував стаціонарне вивчення рослинності полонин, дослідження рідкісних видів і рослинних угруповань Українських Карпат.

Іван Михайлович Григора (1928–2006) зробив істотний внесок у вивчення лісових боліт України. Розвинув новий напрямок – лісове болотознавство. Вперше виділив стадії і фази генезису боліт, обґрунтував роль морфотектогенезу в процесах, що передували болотоутворенню. Розробив класифікацію лісо-болотної рослинності та її змін і вперше виділив прогнозні зміни.

Лев Сергійович Балашов (1929–2015) зробив вагомий внесок у вивчення типології лук України та з'ясування можливостей поліпшення їх. Написав ряд праць присвячених вивченню боліт долини р. Десни та Поліського державного заповідника. Ним вперше за градієнтним аналізом розроблено фітоіндикаційний метод визначення ступеня осушення боліт, запропоновано концепцію та принципи створення оптимальної мережі природоохоронних територій.

Тетяна Леонідівна Андрієнко (1938–2016) – геоботанік, созолог. Вперше ґрунтовно вивчила болота Українських Карпат. Чимало її праць присвячено питанням охорони рідкісних ботанічних об'єктів, проблемам зонування, статусу індивідуальної й ценотичної охорони, екологічної та соціальної значущості природоохоронних об'єктів України, створенню екологічної мережі охорони й відтворення рідкісних і зникаючих видів та фітоценозів в умовах антропогенного пресу.

Яків Петрович Дідух (нар. в 1948 р.) – геоботанік, еколог. Ним вперше детально досліджена диференціація фітоценосистем Гірського Криму. Ряд праць присвячено розробці теоретичних питань флорогенезу, класифікації й ординації рослинності України, а також питанням фітоіндикації та прогнозу екологічної оцінки різних типів рослинності.

Дмитро Васильович Дубина (нар. в 1949 р.). Ним детально досліджена водна рослинність України та рослинність ряду районів приморської смуги України.

ФІТОЦЕНОЗ ТА ЙОГО ВЛАСТИВОСТІ

- 1 Визначення фітоценозу
 - 1.1 Біогеоценоз і фітоценоз
 - 1.2 Екосистема і фітоценоз
 - 1.3 Біоценоз і фітоценоз
- 2 Фітоценоз та його ознаки
 - 2.1 Площа фітоценозу
 - 2.2 Межі фітоценозу
 - 2.3 Виявлення флори фітоценозів
- 3 Флористичний склад фітоценозу
 - 3.1 Визначення флористичного складу фітоценозу
 - 3.2 Причини, що зумовлюють флористичне багатство фітоценозу
 - 3.3 Роль рослин у фітоценозі

ЛІТЕРАТУРА

Основна:

Абдулоєва О.С., Соломаха В.А. Фітоценологія. Навчальний посібник. К., 2011.

Додаткова:

Григора І.М., Соломаха В.А. Основи фітоценології. К., 2000.

Работнов Т.А. Фитоценология. М., 1978.

Якубенко Б.Є. Григора І.М., Мельничук М.Д. Геоботаніка: Навчальний посібник. К., 2008.

1 Визначення фітоценозу

Вперше термін "фітоценоз" було вжито видатним дослідником рослинності України Й.К. Пачоським для визначення ролі організмів у фітосоціологічних взаємовідносинах. Він писав: "**Биоценоз** есть аналогом чистой заросли, почему для последних можна было бы в отличие от настоящих растительных сообществ присвоить название фитоценозов (наравне с зооценозами), оставив за биоценозом обозначение комплексов совместной жизни тех и других организмов".

У праці "Основы фитосоциологии" Й.К. Пачоський розкрив основні закономірності розвитку рослинних угруповань (фітоценозів), показав зв'язки фітоценозів з умовами середовища. На його думку, **фітоценоз** – це сума екологічно різних видів. Сучасні геоботаніки просту зарость очерету або лепешняку відносять до рослинних угруповань і не вважають фітоценозом, оскільки прості зарості утворюються видами рослин з однаковими екологічними вимогами, тобто екологічно однаковими видами.

Багато уваги вивченню фітоценозу приділяв відомий австрійський учений Х.Г. Гамс. За його визначенням **фітоценоз** – це сукупність групи рослин, яка виникла під впливом екологічних факторів. Поняття "фітоценоз" в розумінні Х.Г. Гамса за своїм змістом відповідає терміну "рослинне угруповання", а тому вчення про рослинний покрив називають фітоценологією або геоботанікою.

Поняття "фітоценоз" геоботаніки трактували по-різному. Зокрема, відомий російський учений В.М. Сукачов писав: "Под **фітоценозом** (растительным сообществом) надлежит понимать всякую совокупность растений на данном участке территории, находящуюся в состоянии взаимозависимости и характеризующуюся как определенным составом и строением, так и определенным взаимоотношением со средой. Эта взаимосвязь определяется тем, что растения ведут борьбу за существование из-за средств жизни и вместе с тем одни изменяют среду существования других и этим иногда даже определяют возможность существования известных растений в фитоценозах".

Інакше визначає поняття фітоценоз Б.О. Биков «**Фітоценоз**, або рослинне угруповання – це форма сумісного на певній ділянці земної поверхні співжиття організмів, які характеризуються, з одного боку, взаємодією їх, з іншого – взаємовпливом організмів і зовнішнього середовища, що зумовлюють такі важливі особливості кожного фітоценозу, як будова, кількісний і якісний склад організмів, створене ними фітосередовище і розвиток в часі і просторі».

Розуміння фітоценозу в сучасних геоботаніків неоднозначне і часто стає предметом дискусії. Я.П. Дідух виділив три основних аспекти обговорення: сутність поняття "фітоценоз", розмірність його та межі. Початок дискусії про сутність поняття фітоценозу був започаткований ще в 30-х роках на сторінках журналу "Советская ботаника"; в результаті була прийнята концепція В.М. Сукачова про сутнісні риси фітоценозу, про фітоценоз і нефітоценоз, його структуру, динаміку тощо.

Щодо аспекту розмірності (обсягу) фітоценозу, то тут існують

також різні погляди. Підставою для цього було, по-перше, те, що прийнятий на Брюсельському ботанічному конгресі термін "фітоценоз" розглядався як загальне вираження для всіх таксономічних одиниць будь-якого рангу – від асоціації до типу; по-друге, те, що визначення **фітоценоз**, запропоноване В.М. Сукачовим, котрий розглядав його як "сукупність на певній території рослин, організована боротьбою за існування між рослинами у відповідності умовам середовища і що характеризується певними взаємовідносинами як одне з одним, так і з умовами середовища". Згідно з цим універсальним визначенням будь-яка ділянка рослинного покриву (лісу, болота, луки), або її частина (наприклад, вільховий, сосновий, дубовий ліс, кострицева чи тонконогова лука, осокове чи сосново-сфагнове болото) є фітоценозом. У такому випадку фітоценоз матиме на місцевості свій обсяг, хоч і не визначений, але чітко окреслений (так звані фітоценотичні параметри). При цьому кількість фітоценозів для певної території визначатиметься залежно від обраного підходу до диференціації рослинності. В такому разі геоботаніки зможуть точніше суб'єктивно визначати обсяг як фітоценозу, так і виділюваних синтаксонів.

О.П. Шенніков вважав дане В.М. Сукачовим визначення розмірності фітоценозу недостатньо конкретизованим, тому він істотно доповнив його і запропонував розглядати **фітоценоз** як найменшу неподільну ділянку рослинності на однорідній території.

Своє розуміння розмірності фітоценозу дав також А.А. Ніценко. На його думку, фітоценоз – це "якісно своєрідна ділянка (частина) рослинного покриву, однотипна всередині себе і відмінна від сусідніх в обраній нами мірі, котра займає певний горизонтальний контур і далі практично нами не роздільний". На думку В.І. Василевича, **фітоценозом** є "будь-який контур рослинності мезомасштабу, всередині якого не можна провести жодної границі по параметрах рослинності". Його визначення за сутністю близьке до визначення попередніх авторів, у ньому так само фігурує "контур", а не рослинність, а границі фітоценозу залишаються невизначеними і не цілком мотивовані: чи є границі всередині контуру чи контур являє собою суб'єктивно виділену модельну ділянку.

Відносно зовнішніх меж фітоценозу, то з наведених визначень не зрозуміло, яким чином фітоценози відмежовуються один від одного. Пояснення різні. Дехто границі фітоценозу визначав ступенем взаємовідносин між рослинами, але таке пояснення некоректне, оскільки рослини, як компоненти фітоценозу, завжди знаходяться в певних взаємозв'язках і взаємообумовленості. На думку Б.М. Міркіна,

фітоценоз – це умовно відмежована ділянка фітоценотичного континууму, сукупність популяцій рослин (названих у межах одного фітоценозу ценопопуляціями), зв'язаних умовами місцезростання і взаємовідносинами у фітоценозі в межах більш або менш однорідного комплексу факторів середовища (екотопа). Дане визначення відображає два аспекти: екологічну однорідність та умовність границь фітоценозу, але не розкриває фітоценотичну однорідність і критерії розмежування фітоценозів. Повніше визначення і трактування фітоценозу дає Я.П. Дідух: "**Фітоценоз** – це сукупність взаємодіючих популяцій видів рослин, що становлять однорідний цілісний, відмінний від сусідніх за параметрами рослинності контур, всередині якого неможливо провести геоботанічної границі".

З цього визначення вже можна охарактеризувати фітоценоз у зазначених раніше трьох аспектах. Отже, **фітоценоз** – це, по-перше, сукупність не ізольованих і довільних, а функціонально взаємодіючих популяцій. Виходячи з цього, фітоценозами є агрофітоценоз, і розріджені угруповання пустель, і угруповання наскельної рослинності, де немає вільних еконіш і для вселення нових видів необхідно витіснити існуючі. Разом з тим рослини, які поодинокі або вільно ростуть на перелогах чи в посадках, оранжереях тощо, і між якими можуть рости, не витісняючи їх, інші рослини, ще не є фітоценозом; залежно від структури до них слід застосовувати введений А.А. Гросгеймом термін "агрегації" або "агромерації".

По-друге, фітоценоз є елементарною (тобто найменшою) природною одиницею рослинного покриву, однотипного всередині себе і своєрідного та відмінного від сусідніх ділянок, виділених за екологічною й фітоценотичною різномірністю.

По-третє, фітоценоз може мати чіткі або розмиті природні границі, які встановлюються за критеріями самої рослинності, взятої у взаємозв'язку з оточуючим середовищем.

При цьому слід мати на увазі, що границі як ареалу видів, так і фітоценозів залежать від конкурентної здатності видів як компонентів, об'єднаних еколого-ценотичними взаємозв'язками та взаємовідносинами. Використовуючи термінологію Л.Г. Раменського, якою він виражав властивості фітоценотипів – віолентність, патієнтність та експлерентність, відзначимо, що віоленти і патієнти за ценотичною стратегією та аутоекологічною і синекологічною природою мають ближчі екологічні оптимуми, ніж віоленти і експлеренти. Тому види з високою віолентністю і патієнтністю, завдяки своїм генетичним і енергетичним потенціям та широкій амплітуді екологічного оптимуму, можуть успішно

конкурувати з іншими видами. В той же час види з експлерентними властивостями та вузьким або слабо і не чітко виявленим екологічним оптимумом мають низьку конкурентну здатність. За цих умов віоленти швидко пригнічують або повністю подавляють своїх конкурентів з числа експлерентів і помітно гірше пригнічують патієнтів, які відзначаються високою витривалістю. Тому на границі фітоценозів, як однієї з форм фітоценотичного континууму, вони створюють чисельні перехідні ценопопуляції, котрі в сукупності й визначають фітоценотичний континуум.

Отже, **фітоценоз** – це сукупність рослин, точніше ценопопуляцій, які зростають на певній ділянці території і тісно взаємодіють як між собою, так і з сукупністю їх та умовами навколишнього середовища.

В результаті цього виникають нові кількісні та якісні відношення між компонентами фітоценозу, які визначають його структуру, життєдіяльність, зміну, стійкість та продуктивність.

Для розгляду пропонується конкретний фітоценоз на прикладі дубово-грабового лісу Хотівського лісництва, розташованого на околиці с. Хотова Києво-Святошинського району поблизу Національного університету біоресурсів і природокористування (кол. Національного аграрного університету).

Деревостан його утворений широколистяними породами – дубом черешчатим, або звичайним *Quercus robur* і грабом звичайним *Carpinus betulus*, до яких у невеликій кількості домішуються ясен звичайний *Fraxinus excelsior*, липа серцелиста *Tilia cordata*, береза повисла, або бородавчаста *Betula pendula*. Всі вони мають однакову висоту і разом утворюють перший деревний ярус. Проте, якщо уважно придивитися, можна помітити, що не всі ці види мають однаковий розвиток, зокрема граб і липа відстають у рості, їхня крона слабо розвинена, стовбури збіжисті, тим часом як в дуба, ясна, навпаки, стовбури добре очищені, повнодеревні, колоноподібні, з добре розвинутою крилатою кроною. Дерев зникаються своїми кронами і під їх наметом панує напівсуморок чи значна тінистість.

Місцями під наметом дерев першої величини зростають дерева другої величини – клени несправжньо-платановий *Acer pseudoplatanus* і гостролистий *A. platanoides*, в'яз граболистий *Ulmus carpinifolia*, груша звичайна *Pyrus communis*. Ці лісові породи створюють другий деревний ярус, який відзначається гіршим розвитком дерев порівняно з першим. Дерев друга ярусу незімкнуті в ярусі, відстають у рості, їхні крони звужені. По суті, ці породи мають фрагментарний характер не тільки тому, що не утворюють самостійного ярусу, а й тому, що на площі фітоценозу виявлений їхній нерівномірний розподіл.

Під пологом деревостану подекуди добре виражений підріст, тобто молода поросль дерев тих же порід, що утворюють ліс. Вони мають різний вік і висоту, неоднорідно розподілені по площі, але в подальшому розвитку даного фітоценозу відіграватимуть істотну ценотичну роль, оскільки саме підріст забезпечує його відновлення.

Наступний ярус дубово-грабового лісу утворюють куші та невисокі деревця: ліщина звичайна *Corylus avellana*, бруслини бородавчата *Euonymus verrucosa* і європейська *E. europaea*, свидина кров'яна *Swida sanguinea*, черемха звичайна *Padus racemosa*, крушина ламка *Frangula alnus*, клен татарський *Acer tataricum*, калина звичайна *Viburnum opulus*, бузина чорна *Sambucus nigra* тощо. Зімкнутість їх становить 0,2-0,5 і звичайно має фрагментарний характер, як і підріст.

Нижче розміщується трав'яний ярус, в якому можна виділити кілька під'ярусів; верхній під'ярус звичайно утворюють високорослі злаки костриця гігантська *Festuca gigantea*, просянка розлога *Milium effusum* та види різнотрав'я – буги́ла лісова *Anthriscus sylvestris*, дзвоники персиколісті *Campanula persicifolia* і ріпчастовидні *C. rapunculoides*, чистець лісовий *Stachys sylvatica*, кропива дводомна *Urtica dioica*; в середньому під'ярусі поширені актея колосиста *Actea spicata*, вороняче око звичайне *Paris quadrifolia*, перлівка поникла *Melica nutans*, бутень запашний *Chaerophyllum aromaticum*, тонконіг дібровний *Poa nemoralis*, щитник чоловічий *Dryopteris filix-mas*; нижній під'ярус складають дібровні види: зубниця бульбиста *Dentaria bulbifera*, зеленчук жовтий *Galeobdolon luteum*, підлісник європейський *Sanicula europaea*, фіалка лісова *Viola sylvestris*, веснівка дволиста *Majanthemum bifolium*, чина весняна *Lathyrus vernus*, зірочник лісовий *Stellaria holostea* тощо.

Особливістю травостою в цьому фітоценозі є те, що не всі названі види розвиваються одночасно. Зокрема, в медунки темної *Pulmonaria obscura*, анемони жовтецевої *Anemone ranunculoides*, зірочника лісового *Stellaria holostea*, рясту ущільненого *Corydalis solida*, фіалки запашної *Viola odorata* та інших неморальних видів фази цвітіння, запилення і запліднення завершуються до розпускання листків деревних порід, тобто в більш світлий період вегетації. З утворенням плодів наземні частини більшості з цих рослин відмирають і залишаються лише підземні частини – кореневища та цибулини. Решта видів цвіте, запилюється і плодоносить у той час, коли рослини в лісі розвиваються максимально, наприкінці весни або влітку.

Наземний мохово-лишайниковий покрив, що виявлений на більш-менш вологих місцях, тут представлений тільки зеленими мохами, зрідка з участю лишайників. Останні частіше представлені епіфітними

формами. Наземний покрив також фрагментарний, здебільшого у вигляді окремих синузій.

Отже, у дубово-грабовому лісі можна виділити сім ярусів: два яруси деревостану, один ярус підліску, три яруси травостою та один ярус наземного мохово-лишайникового покриву. Крім зазначених ярусів, тут виділяються позаярусні види з числа епіфітних лишайників, котрі поселяються на стовбурах деревних порід.

У змішаному сосново-дубовому лісі співіснує багато видів: сосна звичайна *Pinus sylvestris*, дуб звичайний, або черешчатий *Quercus robur*, чорниця *Vaccinium myrtillus*, брусниця *Rhodococcum vitis-idaea*, зозулин льон звичайний *Polytricum commune* тощо. Зрозуміло, що всі ці види або окремі групи їх екологічно нерівнозначні, вони різняться за вимогливістю до світла, вологи, температурного режиму, трофності субстрату тощо. Завдяки поєднанню цих видів формуються сталі багатовидові рослинні угруповання.

Отже, фітоценоз утворюють види різних життєвих форм: дерева, кущі, напівкущі, кущики, ліани, трави, папороті, мохи, лишайники.

Види фітоценозу мають неоднорідну рясність: є види, які ростуть у великій кількості і створюють майже суцільний покрив, тим часом як участь інших видів у проективному покритті незначна, вони трапляються спорадично, окремими біогрупами.

З викладеного вище випливає, що кожний фітоценоз має тільки йому властивий флористичний склад, добре виражену надземну та підземну ярусність, він представлений різними життєвими формами, складений видами неоднорідної рясності, приурочений до певних умов місцезростання і поширений на певній території.

Особливістю фітоценозів є здатність утворювати в процесі життєдіяльності специфічне фітоценотичне середовище – фітосередовище. Таке середовище неоднорідне на поверхні ґрунту, в підземній частині, має різну висоту окремих ярусів, різновеликі стовбури дерев, займає пристовбурні підвищення або пониження; його існування зумовлене багатьма біотичними та абіотичними факторами. Однак, в результаті життєдіяльності фітоценозу створюється "однорідний комплекс середовищ", за виразом П. Ярошенка.

У сучасній геоботаніці **фітоценозом** прийнято називати лише конкретний виділ або конкретну ділянку рослинного покриву. Сам термін має подвійний характер. З одного боку, це поняття узагальнює, абстрактне, а з іншого – цілком конкретне, визначене, наприклад, фітоценоз сосново-лишайниковий, агроценоз кукурудзяно-бур'яновий, виноградник тощо.

Фітоценози характеризуються певними ознаками (параметрами),

за якими їх розрізняють. Насамперед – це видовий або флористичний склад; структура надземних і підземних органів; специфічність створюваного фітоценозом середовища; характер взаємозв'язків з навколишнім середовищем.

Отже, фітоценоз являє собою цілком закономірне об'єднання конкретних груп рослин, що характеризуються відмінними екологічними умовами місцезростання, а отже, представлений екологічно нерівноцінними видами.

У будь-якому рослинному угрупованні між окремими рослинами або їх групами встановлюються всебічні взаємозв'язки, постійно відбуваються складні міжвидові та міжорганізменні перетворення, всебічні взаємозв'язки, які обумовлюють ріст і розвиток одних і пригнічення інших видів рослин.

Для кращого розуміння місця і ролі фітоценозу в оточуючому природному середовищі потрібно визначити співвідношення між його компонентами та їх місце в біогеоценозі.

1.1 Біогеоценоз і фітоценоз

Найбільш повно вчення про біогеоценоз розвив В.М. Сукачов. Він дав таке його визначення: "Біогеоценоз – это совокупность на известном протяжении земной поверхности однородных природных явлений (атмосферы, горной породы, растительности, животного мира и мира микроорганизмов, почвы и гидрологических условий), имеющая свою особую специфику взаимодействия этих слагающих ее компонентов и определенный тип обмена веществом и энергией их между собой и другими явлениями природы и представляющая собой внутреннее противоречивое единство, находящееся в постоянном движении, развитии".

Біогеоценоз є складною системою, до якої входить ряд підсистем та її компонентів. На думку В.М. Сукачова, біогеоценоз складається з групи компонентів – екотопу та біоценозу. Останній, як уже відзначалося, включає в себе фітоценоз, мікробіоценоз, зооценоз, мікоценоз, альгоценоз, ліхеноценоз зі своїми взаємозв'язками кожного з цих компонентів з іншими.

Під **екотопом** розуміють сукупність природних факторів: кліматичних (кліматоп) і ґрунтових (едафотоп), які характеризують певну однорідну ділянку землі. Взаємодія і взаємообумовленість елементів кожного середовища і компонентів біоценозу становить зміст біогеоценотичних відносин. Вся біосферна оболонка земної кулі складається з величезної кількості біогеоценозів.

Сама біогеоценологія, як наука, є результатом поглибленого і

всебічного вивчення і розкриття закономірностей розвитку біоценоза, зокрема його складової частини – фітоценозу і взаємодіючого з ним навколишнього природного середовища.

Пізнання цих закономірностей природних і культурних біогеоценозів з їх багатofакторними еколого-ценотичними взаємозв'язками і взаємовідносинами дозволяє правильно оцінити і організувати практичне втілення технології вирощування сільськогосподарських культур, створювати неоценози, вводити в культуру нові перспективні види рослин.

На відміну від екосистеми, біогеоценоз має свою визначеність і визначається він саме фітоценозом. Отже, фітоценоз є нібито обмежуючим фактором біогеоценозу, тобто фітоценоз окреслює межі біогеоценозу. Фітоценози боліт визначають природу біогеоценозу болота, лучні фітоценози – лук, лісові – лісу, гідрофільні – водного біогеоценозу тощо. Разом з тим біогеоценоз звичайно є об'єднанням певної сукупності екологічно близьких фітоценозів або рослинних угруповань.

Так, в межах острова Круглик (Канівський природний заповідник) виділено значні сукупності фітоценозів псамофільної трав'яної та деревно-чагарникової рослинності, лучної прибережно-водної, водної і навіть незначний локалітет болотної рослинності. Відповідно до цих типів рослинності й описано ряд біогеоценозів з можливим виділенням в межах певного типу рослинності і декількох біогеоценозів у зв'язку з досить різноманітним складом фітоценозів та ґрунтово-гідрологічних умов.

1.2 Екосистема і фітоценоз

У природі рослини ніколи не ростуть ізольовано, а завжди об'єднуються в певні групи організмів, взаємодіють одна з одною та з іншими живими організмами і абіотичним середовищем, створюючи складні природні системи (екосистеми). Основною біологічною і структурною одиницею складного інтегрального природного комплексу, як ми вже зазначали, є фітоценоз. Він є головною, так би мовити, альфою й омегою в структурі та генезисі будь-яких природних комплексів – лісових, лучних, морських, болотних, ландшафтних тощо. З функціонуванням фітоценозу корелятивно пов'язане функціонування всієї складної системи. В таку систему окремими блоками входять: рослинний та тваринний світ, мікроорганізми, гриби, елементи абіотичного ґрунтового і повітряного середовища. Всі блоки та їх компоненти тісно зв'язані в складні природні групи, які створюють різні екосистеми.

Термін "екосистема" в наукову літературу в 1935 р. ввів англійський вчений А. Тенслі. Тепер цей термін є загальноживаним, хоча дефініція його зазнала деяких змін. А. Тенслі розглядав **екосистему** як сукупність живих організмів й оточуючого середовища (біотопа) в їхній взаємодії. У 70-ті роки П. Дювіньйо визначив екосистему як функціональну систему, котра включає угруповання живих істот і оточуюче їх середовище. Отже, ще від часів А. Тенслі обсяг екосистеми залишається невизначеним: він може бути і дуже вузьким, і занадто широким. Мікроекосистемою вважають і дерево, заселене іншими організмами; і акваріум з рибами; і космічний корабель з космонавтами та живими організмами, котрі забезпечують їхню життєдіяльність тощо. Досить великі за обсягом екосистеми – озеро, лісовий масив, плантація якої-небудь сільськогосподарської культури. Ці системи можна об'єднати в ще більші за рангом мезоекосистеми (наприклад, сосновий ліс, полонини Карпат, заплавні луки Дніпра) та синекосистемну одиницю, яка репрезентує макроекосистеми, (наприклад, океан, континент). І, нарешті, гігантську екосистему являє собою Земля.

На думку О.П. Шеннікова, **екосистемою** можна було б називати сукупність організмів та середовища будь-якого (тобто невизначеного) обсягу, подібно до рослинного угруповання у фітоценології та угруповання в біоценології. Кожна екосистема включає в себе не тільки живі організми (біотичні фактори), а й неживі елементи оточуючого середовища (абіотичні фактори), які взаємодіють у процесі функціонування екосистеми.

1.3 Біоценоз і фітоценоз

У природі поєднуються і співіснують не тільки рослини і тварини. Останні є невід'ємним компонентом будь-якого рослинного фітоценозу. Крім тварин, його складовими є мікроорганізми, гриби, водорості, лишайники, віруси; всі вони в процесі життєдіяльності створюють складні багатоступінчасті системи взаємовідносин. Сукупність усіх взаємозв'язаних і взаємодіючих живих організмів, що населяють певну територію з більш-менш однаковими умовами існування, називають **біоценозом**.

Біоценоз ми розглянемо як історично складену інтегральну систему, до якої входять, окремі, до певної міри відособлені, ценози, утворені певними групами організмів. Так, мікробіоценоз утворений мікроорганізмами, мікоценоз – грибами, альгоценоз – водоростями, ліхеноценоз – лишайниками, зооценоз – тваринними організмами, фітоценоз – рослинними організмами. Відносини, які складаються між

складовими частинами біоценозу, називають **біоценогичними**, за своєю природою вони фітогенні, зоогенні, абіогенні. Фітогенні відносини виникають в результаті взаємодії вищих рослин з вищими або вищих з нижчими – мікроорганізмами, грибами, водоростями; зоогенні – між тваринами окремих груп, наприклад ссавцями і комахами; абіогенні – між живими організмами і абіотичними факторами навколишнього середовища.

Розглядаючи фітогенні взаємовідносини, які складаються в фітоценозі, треба пам'ятати, що вони формуються двома групами рослин: автотрофними і гетеротрофними.

Автотрофи створюють необхідні для свого життя органічні речовини з неорганічних (води, вуглекислого газу) у процесі фотосинтезу (за допомогою світлової енергії) або хемосинтезу (без участі світла, використовуючи енергію окисно-відновних реакцій). Завдяки функціонуванню автотрофних організмів у біоценозі акумулюється велика маса органічної речовини, що використовується фітофагами.

Гетеротрофні організми (безхлорофільні) не здатні здійснювати синтез і накопичувати органічну масу. На відміну від автотрофних організмів, вони використовують для живлення готові органічні речовини. В процесі життєдіяльності гетеротрофії розкладають їх на прості мінеральні сполуки (воду, аміак, сульфати, нітрати тощо), які включаються в загальний кругообіг речовин у природі. Мінералізацію органічної речовини в природній обстановці здійснюють деструктори, зокрема аеробні та анаеробні бактерії, гриби (особливо з числа сапрофітів), водорості, тваринні організми тощо.

2 Фітоценоз та його ознаки

Будь-який фітоценоз має певний просторовий і часовий виміри. Просторовий його вимір є тримірним; він має чітко виявлені три параметри: довжину, ширину і висоту. За першими двома параметрами визначається площа фітоценозу.

2.1 Площа фітоценозу

У різних фітоценозів площа нерівнозначна. Зважаючи на розвиток природних фітоценозів, їх площа виявлення не залишається сталою, а постійно змінюється і у зв'язку з цим коливається від кількох м² до десятків і навіть сотен гектарів. На виступах скель в Карпатах фітоценоз заростей костриці лежачої *Festuca supina* займає площу в 2-3 м². Близьку площу мають і зарості солонцю на засолених ділянках. Навпаки, зарості очерету південного, або звичайного *Phragmites*

australis у плавнях Дніпра охоплюють сотні гектарів. Ще більшу площу займають фітоценози в пустелях, тропічних лісах, акваторіях морів і океанів. Отже, площа фітоценозів може розширюватися або зменшуватися. Помітно змінюється площа фітоценозу під впливом природних або антропогенних факторів. В результаті обміління водойм розростаються очеретяні та осокові прибережні угруповання, а при тимчасовому періодичному підсиханні боліт поступово затухає болотоутворюючий процес і помітно зменшується площа гідрофільних осоково-сфагнових і осоково-гіпнових болотних угруповань.

Площа, яка служить виявленню основних ознак фітоценозу, називається **мінімальною**. Вона може досягати на луках 4-16 м², а в лісі – 250-1600 м². На думку Б.О. Бикова, мінімальну площу можна визначити, помноживши на п'ять середню висоту домінантних видів, які складають основу фітоценозу, а потім одержану лінійну величину (довжину) помножити на таку саму ширину, щоб одержати мінімальну площу в квадраті. Наприклад, якщо середня висота домінантних видів лучного фітоценозу становить 0,8 м, то мінімальна площа його вияву дорівнюватиме 16 м² (0,8 м x 5 = 4,0 м² x 4,0 м² = 16 м²).

2.2 Межі фітоценозу

Під час геоботанічних досліджень вивчають не тільки видовий склад, покриття та інші особливості фітоценозу, а й його межі та межі контурного окреслення фітоценозу й прилеглих до нього інших природних і культурних рослинних угруповань. За контурним окресленням розрізняють прямолінійні суцільні, стрічкові, дифузні та мозаїчні межі фітоценозу.

Прямолінійні суцільні межі фітоценозу часто можна спостерігати на стику річок та їх приток, у підніжжях гір, по скелястих виступах, урвищах, ярах. Подібні межі мають зарості осок, рогозу. Такі межі фітоценозу чітко співвідносяться з поширенням певного типу ґрунту, водного дзеркала, потужністю водного шару тощо. Подібне прямолінійне окреслення мають культурні угіддя. Щоправда, межі останніх визначає людина, вичленовуючи в структурі землекористування ділянки під плантації виноградників, поля пшениці, кукурудзи, лучні угіддя, грядки для вирощування городини тощо.

Стрічковими називаються **межі** такого фітоценозу, який виявляється у вигляді стрічки або смуги, що сформувався між двома різними фітоценозами. Наприклад, смуга (кайма) пухівково-сфагнового гідрофільного фітоценозу між лісоболотним сосново-сфагновим і злаково-різнотравним лучним фітоценозом. У заплаві

річки нерідко можна побачити піщану косу або смугу (кайму), що відділяє гідрофільні осокові болотисті угруповання від більш ксерофільних злаково-різнотравних.

Дифузні межі мають розвинені і тривало існуючі болотні, степові та лісові фітоценози. Тут одні фітоценози проникають на територію інших. Причиною цього є геоморфологічні, едафічні, гідрологічні та інші екологічні фактори, які обумовлюють, з одного боку, розвиток і проникнення окремих видів на суміжні території ценозів, а з іншого – розростання і поширення фітоценозів на суміжні території або їхніх фрагментів. Прикладом цього можуть бути вільхові ліси, які по видолинках проникають на низинні болота, часто в чагарникові чи відкриті трав'яні фітоценози.

Мозаїчні межі формуються внаслідок проникнення окремих фрагментів якогось фітоценозу на територію сусідніх фітоценозів. Такі межі мають острівний характер взаємопроникнення. Наприклад, суцільна межа поширення ялинових лісів проходить по території Білорусії північніше р. Прип'ять, але невеликими острівцями вони трапляються за її межами в Українському Поліссі, часто на заболочених ґрунтах або болотах, утворюючи мозаїчне вкраплення ялинників серед соснових та вільхових лісів.

2.3 Виявлення флори фітоценозів

Всебічно вивчити будь-яке рослинне угруповання можна лише встановивши повний флористичний склад цього угруповання. Зрозуміло, що для цього треба добре знати рослини, легко розрізнати квіткові та вищі спорові рослини за вегетативними і генеративними органами, розпізнавати їхні молоді проростки, плоди, насіння. Оскільки більшість фітоценозів утворені не тільки вищими, а й нижчими рослинами, то в їх реєстрі будуть лишайники, наземні й ґрунтові водорості, сапрофітні й паразитні гриби та бактерії, котрі також треба визначити, щоб встановити повний флористичний склад фітоценозу.

Для одержання порівняльних даних при дослідженні різних типів рослинності закладаються рівновеликі дослідні ділянки такої площі, щоб на ній були представлені основні види фітоценозу. Найменша площа, на якій ростуть основні види фітоценозу, називається **мінімальною площею виявлення** флористичного складу. Для різних фітоценозів вона буде різною. Більшість з геоботаніків вважають, що на луках мінімальною площею для виявлення видового складу є 4 м² для мохів – 0,25-0,5 м², для чагарникового ярусу в сосновому лісі – 16 м², а для деревостану – 400-500 м² (іноді – 1000-2500 м²), для

лучних ценозів різних типів – 100 м², хоча, на думку фінських геоботаніків, достатньо 64 м².

У складі фітоценозів іноді трапляються неоднорідні за природою ділянки малих розмірів, на яких не виявлений повний флористичний склад. Такі ділянки являють собою фрагменти фітоценозу.

3 Флористичний склад фітоценозу

Видовий склад рослинного угруповання дає уявлення про різноманітність компонентів, проте не розкриває внутрішнього співвідношення їх видів у фітоценозі, з чого було б можна судити, якою мірою умови водно-мінерального живлення відповідають потребам того чи іншого виду. В результаті життєдіяльності рослин на обмеженій площі між видами виникає певне кількісне співвідношення, яке відповідає даному рівню розвитку фітоценозу і умовам для росту і розвитку рослин у даному середовищі. Це співвідношення не випадкове і не тимчасове, воно складалося протягом тривалого часу.

Будь-який фітоценоз характеризується певним видовим складом і притаманним лише йому співвідношенням видів різних систематичних категорій. В результаті взаємодії рослин між собою, з іншими мікроорганізмами та зовнішнім середовищем створюються стійкі рослинні угруповання.

Кількісне співвідношення видів у фітоценозі є характерною його ознакою. Вона має вирішальне значення для встановлення господарської цінності фітоценозу. За цією ознакою визначаються домінантність чи співдомінантність певного компонента фітоценозу, зокрема, такого статусу набувають види, частка яких становить не менше 20% загального проєктивного покриття. За домінуванням у травостой (60-85 %) костриці лучної *Festuca pratensis*, тимофіївки лучної *Phleum pratense* і тонконога лучного *Poa pratensis* оцінюють природні кормові угіддя як високоякісні та високоврожайні. Господарсько цінними вважаються лучні угіддя з високою насиченістю бобовими травами (20-40 %). Наприклад, зарості конюшини лучної *Trifolium pratense* (40-60 %) забезпечують можливість масової заготівлі кормової та лікарської сировини.

Для визначення господарської цінності фітоценозу треба знати урожайність рослин, за якою можна судити про доцільність заготівлі плодів, насіння чи лікарської сировини. Наприклад, достатньою є наявність у чагарниковому ярусі природних лісів заростей малини *Rubus idaeus*, з одного куща якої можна зібрати по 1-3 кг малини, або збір з 1 м² ягідників журавлини болотної *Oxycoccus palustris* до 0,7 кг ягід тощо. В даному випадку кількісні співвідношення господарськи

цінних і мало цінних видів визначають доцільність використання фітоценозу за певним призначенням.

У тропічних дощових лісах налічується понад 3 000 видів деревних рослин з діаметром стовбурів 40 см і більше, на Малакському півострові, в долині р. Амазонка – понад 2 500 видів. Крім того, тут багато ліан, епіфітів, чагарників і вищих спорових рослин. Ці ліси сформувалися в далекому минулому і до цього часу в них збереглася найменш порушена природа і значне рослинне різноманіття. В той же час в позатропічних лісах налічується не більше 100 видів. Ще менше флористичне багатство лісів помірно-холодної та холодної зон.

На території України південніше географічне положення лісостепових дібров, які розвиваються на багатих чорноземних ґрунтах і в оптимальних кліматичних умовах, забезпечують багатший і різноманітніший флористичний склад і ярусну структуру цих дібров порівняно з поліськими, що сформувалися на дерново-підзолистих ґрунтах і за суворіших кліматичних умов.

3.1 Визначення флористичного складу фітоценозу

Флористичний склад є однією з основних ознак фітоценозу, об'єктом геоботанічних досліджень і мірилом його господарської цінності або рідкості. Саме за видовим складом рослин ми розрізняємо окремі ценози за домінуючими в ньому видами визначаємо, наприклад, вільховий ліс чи березовий, лучно-тонконогові луки чи біловусові тощо. В Україні угруповання з участю рідкісних видів нарциса вузьколистого *Narcissus angustifolius*, тюльпана Шренка *Tulipa schrenkii*, лілії лісової *Lilium martagon*, тиса ягідного *Taxus baccata* взяті під охорону. Виявивши природні ягідники, чорничники, малинники, суничники тощо, оцінюємо їхні ресурси і розробляємо рекомендації щодо раціонального їх використання. Отже, знання флористичного складу, як основного атрибуту фітоценозу, є неодмінною умовою його пізнання й використання.

Поняття "**видовий склад фітоценозу**" в стислій формі можна визначити як сукупність властивих йому видів рослин. До складу фітоценозу входять рослини, які презентують життєві форми з різних систематичних груп: квіткові рослини, вищі спорові рослини, лишайники, водорості. Тому навіть найкращим знавцям флори важко скласти повний список рослин фітоценозу. До нього включають як квітучі, так і види, що вегетують, проростки, визначення яких потребує додаткових знань і консультацій різних спеціалістів, особливо альгологів, мікологів і мікробіологів. Крім того, оскільки

деякі види мають короткотривалий період вегетації, для виявлення повного видового складу дослідження повторюють у наступні роки.

Сукупність видів, що населяють фітоценоз, створює його **флористичне багатство**. Останнє залежить від кліматичних умов, активності видоутворення, давності території, яку займає фітоценоз, ступеня порушеності природних комплексів тощо. В широколистяних лісах, наприклад, створюються оптимальні умови для зростання деревних, чагарникових, трав'яних рослин, ліан, вищих спорових тощо. Однак кількість рослин, що зростають у певному фітоценозі, різна. Так, у вільхових лісах Полісся налічується 180 видів, а в окремих ділянках – лише по 25-80 видів, тим часом як на пісках чи засолених місцезростаннях у фітоценозах росте від 5 до 30 видів. Як бачимо, угруповання лісової, псамофітної та галофітної рослинності тощо різняться видовим (флористичним) багатством, тобто мають у своєму складі різну кількість видів. Виявлена кількість видів у кожному конкретному фітоценозі визначає його флористичну, або видову, насиченість.

3.2 Причини, що зумовлюють флористичне багатство фітоценозу

Флористична насиченість фітоценозів залежить від багатьох чинників. Розглянемо головні з них.

Геологічне минуле і фізико-географічні умови місцевості. Відомо, що в тропічних і субтропічних зонах, де збереглися види третинного і ранньо-четвертинного періоду, флористична насиченість фітоценозів вища, ніж у зоні помірною клімату.

Едафічні умови місцезростання. Ґрунт для рослин є не тільки місцем, на якому вони зростають, а й середовищем, з якого вони отримують поживні речовини. Тому видова насиченість фітоценозів залежить від багатства (родючості) ґрунту. В угрупованнях на багатих чорноземах вона буде вища, ніж на дерново-підзолистих або засолених ґрунтах. На рухливих пісках або в прирусловій частині річок, де заплава щороку покривається піщаними намулами, росте обмежена кількість видів (куничник наземний *Calamagrostis epigeios*, пирій повзучий *Elytrigia repens*, осока рання *Carex praecox* тощо), які легко пробиваються крізь шар піску чи рухляку, здатні швидко наростати і покривати відкриті місця. В результаті в подібних едафічних умовах виникають бідні, з часом одновидові угруповання.

Зміна екологічних умов. Зміни, особливо різкі, можуть спричинити зміни видового складу фітоценозу та його флористичної насиченості. Так, під впливом меліорації з травостою зникають

гіпергідрофільні квіткові види, наземний моховий покрив; в місцях вирубки лісу (на лісосіках) зменшується кількість тінюлюбних і тінювитривалих видів, а натомість з'являються і згодом домінують світлолюбні види, котрі внаслідок конкуренції в подальшому змінюються одновидовими заростями, наприклад кремени білої *Petasites albus*.

Зміни екологічних умов протягом вегетації фітоценозу впливають на розвиток окремих компонентів. В широколистяних лісах рано навесні, поки не розпустилися листки деревних порід, тобто поки достатньо світла, а в поверхневих шарах – вологи, рясно ростуть неморальні види: анемона жовтецева *Anemone ranunculoides*, рясц щільний *Corydalis solida*, медунка темна *Pulmonaria obscura*, фіалка дивна *Viola mirabilis*. Зі зміною світлового режиму (внаслідок розвитку світлової поверхні дерев і затінення ґрунту) під наметом деревостану з'являються нові або збільшують свою участь тінювитривалі види – переліска багаторічна *Mercurialis perennis*, яглиця звичайна *Aegopodium podagraria*, копитняк європейський *Asarum europaeum*.

Ценотичні властивості видів істотно впливають на флористичну насиченість фітоценозу. Ценотична дія його окремих компонентів набуває вигляду конкуренції за світло, вологу, поживні речовини. Наприклад, вимогливі до азотного живлення рослини – кропива дводомна *Urtica dioica* – швидко і майже повністю покривають відкриті торфові кар'єри вздовж меліоративної мережі, а вимогливий до води очерет звичайний *Phragmites australis* і різні види осок утворюють суцільні зарості на торфових виробках.

Алелопатичний ефект видів також може впливати на видову насиченість фітоценозу. Наприклад, у сумісних посівах кормових культур поєднують овес посівний *Avena sativa* і горошок посівний *Vicia sativa*, тимофіївку лучну *Phleum pratense* і конюшину лучну *Trifolium pratense*, оскільки в таких комбінаціях зазначені види краще ростуть унаслідок стимулюючого взаємовпливу речовин, які виділяють корені цих рослин. А от горіх грецький *Juglans regia*, навпаки, виділяє токсичні для вівса *Avena* або тимофіївки *Phleum* речовини і тому пригнічує їхній розвиток. У ризосфері деревію майже звичайного *Achillea millefolium* міститься більше азотфіксаторів (азотобактера і синьозелених водоростей), ніж у ризосфері королиці звичайної *Leucanthemum vulgare*. При інших рівних параметрах це забезпечує деревію більшу конкурентну спроможність. Ще більший алелопатичний ефект виявляють метаболіти сапрофітів, які містять сапрокрини – органічні сполуки, здатні пригнічувати або стимулювати розвиток живих організмів, у тому числі рослин, що вкорінюються.

3.3 Роль рослин у фітоценозі

Оскільки фітоценози дуже різні в генетичному, структурному та екологічному відношеннях, види, котрі їх утворюють, нерівнозначні в ценотичному плані. Ступінь відмінності видів між собою можна з'ясувати лише шляхом вивчення властивостей рослин, насамперед, здатності асоціюватись у фітоценози. Становлення фітоценозу являє собою боротьбу рослин за існування, котрому можуть загрожувати як абіотичні фактори, так і інші рослини. В результаті відбувається природний добір таких рослин, які можуть вижити в даному екоотопі і відігравати певну роль у створенні фітоценозу.

Існують різні точки зору щодо оцінки ролі виду в житті фітоценозу. Для визначення її використовують таку категорію, як фітоценотип. Ю.Р. Шеляг-Сосонко відзначає, що аналіз фітоценотипів дозволяє встановити взаємозв'язки між видами в ценозі, які зумовили його організацію. Тому проблема фітоценотипів у сучасній геоботаніці є найважливішою як в теоретичному, так і в практичному відношенні.

В поняття "фітоценотип" геоботаніки вкладають певний якісний зміст і розуміють під ним ступінь і характер впливу тих або інших видів на склад та будову фітоценозів. У цілому **фітоценотип** – це сукупність видів, які відіграють однакову роль в утворенні фітоценозу.

Існують різні погляди на виділення фітоценотипів за їхньою роллю в житті фітоценозу. Деякі геоботаніки вважають ключовим питанням, в ранзі якої категорії розглядати фітоцено типи – виду чи популяції.

Прихильники надання фітоцено типу рангу виду обґрунтовують це тим, що у фітоценозі можна виділити групи видів – фітоцено типи (цено типи), котрі характеризуються певними властивостями, завдяки яким вони відіграють схожу роль у його житті. Фітоцено тип являє собою постійне об'єднання видів, кожний з яких може належати до одного фітоценозу.

Прихильники іншого погляду вважають, що у фітоцено типи об'єднуються не види, а популяції. В такому разі один і той же вид може бути віднесений до різних фітоцено типів: в одних випадках цей вид виконуватиме роль едифікатора, а в інших – займатиме підлегле становище. Багато геоботаніків застосовують поняття "фітоцено тип" саме для видових популяцій, тобто відносять один і той же вид до різних фітоцено типів. А.О. Ніценко такі фітоцено типи називає популяційними, а фітоцено типи, в яких об'єднуються групи видів, – видовими. За Ю.Р. Шеляг-Сосонком (1974), **популяційний фітоцено тип** – це група видових популяцій, яка, залежно від біологічних особливостей та відношення до умов середовища, з одного

боку, і відносин з іншими групами видових популяцій, з іншого, характеризується однаковою роллю та позиціями у створенні фітоценозів. **Видовий фітоценотип** – це група видів, яка характеризується більш-менш однаковою кількістю популяційних фітоценотипів, що займають однакові позиції. Ценотипний спектр фітоценозів – це склад рослин за фітоцено типами у фітоценозах.

Розглянемо спочатку фітоцено типи видового рівня. Цю категорію фітоцено типів розробляли більшою мірою українські та російські геоботаніки, а вчені інших країн приділяли їм менше уваги.

Г.М. Висоцький у своїх працях розглядає дві групи фітоцено типів: преваліди та інгредієнти. До перших він відносив багаторічні рослини, котрі на його думку визначають властивості фітоценозів, а до інших – однорічні й дворічні види з коротким періодом розвитку, у фітоценозі вони перебувають тимчасово, певний період розвитку.

Й.К. Пачоський також виділяв дві категорії фітоцено типів: компоненти, представлені багаторічниками, та інгредієнти, до яких відносив однорічники, що росли поміж компонентами, змінюючи свою чисельність з року в рік.

Стратегії рослин (англ. *plants strategies*) – способи виживання і підтримки стабільності популяцій в угрупованнях і екосистемах. У геоботаніці досить часто користуються категоріями фітоцено типів, які запропонував свого часу Л.Г. Раменський, а потім їх різною мірою доповнювали і детальніше розробляли інші вчені. Таких категорій три: фітоцено типи віолентів, патієнтів та експлерентів. В популярній системі стратегічних типів Дж. Грайма англійський вчений представив її у формі трикутника, в кутах якого поміщені С-стратегі (конкуренти-віоленти), S-стратегі (стрес-толеранти-патієнти) і R-стратегі (експлеренти).

Фітоцено тип віолентів, або силовиків («левів»), включає рослини, котрі завдяки енергії життєдіяльності і повноті використання ресурсів середовища можуть створювати монодомінантні угруповання, стійкі з року в рік. Віоленти захоплюють певну територію і утримують її за собою, пригнічуючи або заглушаючи інші види, в яких нижча енергія життєдіяльності і менша повнота використання ресурсів середовища. Рослини-віоленти – найчастіше дерева (бук лісовий *Fagus sylvatica*, дуб звичайний *Quercus robur*), зрідка чагарники або високі трави (наприклад, очеретянка звичайна *Phalaris arundinacea* в приуслівій заплаві річок помірної смуги або очерет звичайний *Phragmites australis* у дельтах річок, які зростають у сприятливих умовах (повне забезпечення водою, елементами живлення, теплий

клімат) при відсутності порушень. Вони мають розпростерту крону (або кореневища, як у очеретянки та очерету), за рахунок якої тримають під контролем умови середовища і повністю (або майже повністю) використовують рясні ресурси таких місць існування. У букових лісах під пологом дерев затишно і майже немає трав і кущів, в пригніченому стані будуть світлолюбні види. У заростях очерету в дельті Волги біомаса домінанту становить 99 %, інші види трапляються одинично. При погіршенні умов (просихання ґрунту, засолення тощо) або їх порушенні (рубка лісу, високі рекреаційні навантаження, пожежі, вплив техніки тощо) «леви» рослинного світу гинуть, не маючи пристосувань для переживання дії цих факторів.

Фітоценотип пацієнтів, або витривалих рослин («верблюди»), об'єднує рослини, які не відзначаються надто високою енергією життєдіяльності, але є дуже витривалими і тому здатні утворювати стійкі фітоценози в місцях, несприятливих для віолентів. Вони здатні за рахунок спеціальних адаптацій переживати сильний стрес. Рослини-пацієнти мешкають при дефіциті ресурсів або за наявності умов, які обмежують їх споживання (посуха, засолення, дефіцит світла або ресурсів мінерального живлення, холодний клімат тощо). Рослини-пацієнти не утворюють зімкнутих угруповань, зазвичай їх покрив розріджений і число видів у цих угрупованнях невелике. У деяких біоценозах пацієнти співіснують з віолентами, займаючи ніші під їх густим пологом, наприклад, копитняк європейський *Asarum europaeum* в широколистяному лісі. Патієнти-оліготрофи мають багаторічне листя, поживні речовини з яких переходять у стебло перед їх обпаданням (приклад – брусниця *Vaccinium vitis-idae*). У моху сфагнум болотний *Sphagnum palustre*, що має здатність до нескінченного росту вгору, елементи живлення постійно перекачуються з відмираючої частини в живі стебла і листя (цей процес називається транслокацією). Патієнтами є майже всі лишайники (наприклад, кладонія оленьча, або оленьчий мох *Cladonia rangiferina*).

Фітоценотип експлерентів, або заповнювачів (рудерали, «шакали», тип R від англ. *Ruderis* – бур'яни) утворюють види, які не лише дуже швидко розростаються на вільних місцях між постійними видами угруповання (віолентами і пацієнтами), а в проміжках між рослинами-силовиками і рослинами витривалими, й без перешкод протягом короткого часу витісняються останніми. У експлерентів реалізована ніша наближається до нуля, через те, що вони слабкі конкуренти і можуть існувати тільки за умови, що більш сильні види відсутні (зазвичай це і буває причиною розростання експлерентів на місцях порушень). Більшість рослин-експлерентів – однорічники

(рідше – дворічники), що утворюють велику кількість насіння Вони здатні формувати банк насіння в ґрунті (наприклад, полин однорічний *Artemisia annua*, лобода біла *Chenopodium album*, будяк акантовидний *Carduus acanthoides*) або мають пристосування для розповсюдження плодів і насіння: летючки – у анемохорних видів (кульбаба лікарська *Taraxacum officinale*, осот польовий, або рожевий осот *Cirsium arvense*, причіпки – у епізоохорних видів (липучка відхилена *Lappula squarrosa*, парило звичайне *Agrimonia eupatoria*, лопух великий *Arctium lappa*). Величина банку насіння однорічників з числа сеgetальних (польових) бур'янів може досягати 1 млрд шт. на 1 га (для порівняння – норма висіву насіння пшениці становить 6 млн зернівок на 1 га). До експлерентів відноситься і значна частина видів бур'янів, які приймають участь у бур'яновій синузії агрофітоценозу. Але до них неможливо віднести ті види, які утворюють агрофітоценози при ослабленні польової культури або на вільних від неї територіях орних земель. У пустелі однорічники-ефемери після дощів за короткий період вегетації покривають поверхню ґрунту зеленим килимом.

Деякі геоботаніки віддавали перевагу розробці детальніших класифікацій на популяційному рівні. В цьому плані значний інтерес являє система фітоценотипів, запропонована Ж. Браун-Бланке і Е. Павіарі (1928). Під популяційним фітоценотипом вони розуміють об'єднання популяцій видів, що відіграють схожу роль у життєдіяльності фітоценозу, і виділяють серед них види – едифікатори, консерватори, консолідатори, нейтральні та види – деструктори.

Питання фітоценотипів детальніше розробляли геоботаніки колишнього СРСР. Зокрема, оригінальну систему фітоценотипів склали Г.І. Поплавська (1924) та В.М. Сукачов (1928). За цією системою фітоцено типи поділяються на дві основні категорії – едифікатори та асектатори. До **едифікаторів** (від лат. *aedificator* – будівник) належать основні рослини, що визначають будову та видовий склад рослинного угруповання. Серед них розрізняють автохтонні (корінні) види, які ростуть там, де вони з'явилися (в процесі еволюції) спонтанно, і дегресивні види, які з'являються у фітоценозі при зміні рослинного покриву під впливом антропогенних факторів і е тимчасовими будівниками рослинних угруповань.

Асектатори, другорядні, підпорядковані види, на відміну від едифікаторів, неістотно впливають на видовий склад фітоценозу, існуючи в ньому ніби самі по собі. Вони поділяються на автохтонні й адвентивні. До останніх належать усі види, занесені до даного фітоценозу (твариною, людиною тощо) з інших асоціацій. Автохтонні

ж входять до складу самотнього рослинного покриву і залежно від здатності співіснувати з основними видами даного фітоценозу поділяються на едифікаторофіли та едифікаторофоби. Перші охоче поселяються серед густих заростей едифікаторів, толерантні до їхнього впливу і можуть існувати й без нього; другі надають перевагу місцям з розрідженим покривом, бо не виносять умов середовища едифікаторів в їхніх масштабах.

Отже, ця система фітоценотипів включає кількісні параметри, щільність заселення ценозів, вплив природних і антропогенних факторів і найголовніше – взаємовідносини видів, які населяють дане рослинне угруповання. Виходячи з їхньої взаємодії, визначається роль того чи іншого фітоцено типу у творенні умов середовища.

Пізніше була розроблена система фітоценотипів у ранзі домінант. Її засновником був шведський геоботанік Г. Дю-Ріє. За його визначенням, **домінанти** – це види, які чисельно панують або переважають у кожному ярусі рослинного угруповання. Домінантів у фітоценозі стільки, скільки в ньому є ярусів. Так, наприклад, у триярусному сосново-багново-сфагновому угрупованні виділяються три домінанти: з деревного ярусу – сосна звичайна *Pinus sylvestris*, з чагарничкового – багно болотне *Ledum palustre*, з мохового – сфагнум болотний *Sphagnum palustre*.

У подальшому цю категорію фітоценотипів використали у своїх працях та дослідженнях В.В. Альохін та його послідовники. Не відмовилися від неї й сучасні геоботаніки. Щоправда, американські дослідники визначають домінанту тільки головного ярусу, а домінуючі види решти ярусів чи груп рослин вважають субдомінантами.

У домінантній класифікації фітоценотипів ступінь участі, або переважання видів-домінантів, встановлюють за рівнем зайнятої площі або за покриттям виду в рослинному угрупованні.

Представники школи В.В. Альохіна в сучасній геоботаніці називають домінантами види, які переважають в угрупованні незалежно від його розчленування на яруси. Якщо, наприклад, в ялиново-сосново-зеленомоховому угрупованні ялина трапляється в невеликій кількості і на неї припадає менше 20% загальної участі в угрупованні, то вона не виділяється як домінанта або співдомінанта, хоч сама може створювати перший розріджений ярус.

Якщо перший ярус утворюється не однією, а двома лісотвірними породами, наприклад сосною звичайною *Pinus sylvestris* і березою повислою *Betula pendula*, то їх називають **кондомінантними** видами або **співдомінантами**. Якщо ж дві лісотвірні породи домінують у двох лісових ярусах, наприклад, в першому переважає сосна звичайна *Pinus*

silvestris, а в другому – дуб звичайний *Quercus robur*, то доміант нижнього ярусу називається **субдоміантом**.

За доміантністю розрізняють такі типи рослинних угруповань: монодоміантні (з переважанням одного виду), бідоміантні (з переважанням двох видів), полідоміантні (з переважанням в одному угрупованні (фітоценозі) трьох і більше видів різних ярусів).

Своєрідну класифікацію фітоценотипів розробив Б.О. Биков (1957), котрий запропонував виділяти фітоцено типи за трьома ознаками: життєва форма рослин; густина, або щільність, зростання; характер розміщення в угрупованні. Відповідно до цього едифікатори рослинних угруповань можна поділити на дві рівноцінні групи фітоценотипів: доміанти та кондоміанти. Всі едифікатори поділяють на власне едифікатори (доміанти і кондоміанти), які утворюють головні ступені в угрупованнях; та субедифікатори (субдоміанти і субкондоміанти), які утворюють другорядні ступені в угрупованнях.

Отже, порівняно з іншими, дана класифікація розроблена детальніше, вона динамічніша (один і той же вид за оптимальних умов виступає як едифікатор, а за несприятливих – як рядовий член рослинного угруповання).

Пізніше Т.О. Работнов запропонував класифікацію фітоценотипів для лучних фітоценозів. Згідно з цією класифікацією фітоцено типи виділяють за здатністю домінувати у фітоценозі на три категорії: детермінанти, тимчасові доміанти й аудиторі.

Фітоцено типи визначають біологічну стійкість, життєвість і різноманітність фітоценозів. Людина у своїй практичній діяльності широко використовує ценотичні властивості фітоценотипів при створенні нових агрофітоценозів, введенні в культуру нових видів, визначенні засобів захисту рослин тощо.

СТРУКТУРНА ОРГАНІЗАЦІЯ ФІТОЦЕНОЗУ

1 Просторова структура фітоценозу

1.1 Ярусність

1.2 Мозаїчність

2 Конституційна структура фітоценозу. Синузальність

3 Комплексність

4 Континуальність

ЛІТЕРАТУРА

Основна:

Абдулоєва О.С., Соломаха В.А. Фітоценологія. Навчальний посібник. К., 2011.

Додаткова:

- Григора І.М., Соломаха В.А. Основи фітоценології. К., 2000.
Работнов Т.А. Фитоценология. М., 1978.
Якубенко Б.Є. Григора І.М., Мельничук М.Д. Геоботаніка: Навчальний посібник. К., 2008.

1 Просторова структура фітоценозу

Кожний фітоценоз характеризується не лише певним видовим складом, а й властивою саме йому структурною організацією. В процесі формування фітоценозу на певній ділянці уживаються види, не однорідні за вимогливістю до умов зростання та за ступенем використання ресурсів кліматопу й едафотопу. Співіснування таких видів неможливе без відповідної структурної організації компонентів рослинного угруповання, у зв'язку з чим надземні і підземні частини рослин набувають певного вертикального та горизонтального просторового розміщення. Отже, **просторова структура фітоценозу** – це просторове взаєморозташування компонентів угруповання, поділ простору між різними групами або частинами рослин. У просторовій структурі фітоценозу виділяють вертикальну структуру, або *ярусність*, і горизонтальну, або *мозаїчність* рослинного угруповання.

1.1 Ярусність

В будь-якому фітоценозі підбираються види, які мають певне просторове розміщення і займають чільне місце в ценозі залежно від вимогливості кожного з них до умов місцезростання. Відомо, що ґрунтовий і повітряний простір, ресурси території зайнятої відповідним ценозом, якнайповніше використовується тоді, коли його створюють види неоднорідної екологічної вимогливості. В цьому випадку рослини, для яких оптимальними умовами для фотосинтезу є повне освітлення та висока вологість, виносять свої крони високо над іншими, а їхня коренева система досягає найглибших ґрунтових горизонтів. Нижче розташовані види, котрим для росту й розвитку вистачає й значно меншої кількості світла, що проникає крізь крони верхнього ярусу, та ґрунтової вологи, поглинутої з середніх горизонтів ґрунту. Ще менш вимогливі до світла і ґрунтової вологи види трав'яного ярусу і наземного мохового покриву. Вони задовільняються мізерною кількістю світла, що проникає до них.

Таке структурне вертикальне почленування фітоценозу на морфологічно виявлені "окремість" за вимогливістю видів, з яких вони складаються, до факторів навколишнього середовища називається **ярусністю**, а екологічно відокремлені структури частини – **ярусами**.

Яруси віносно просто встановлюються, адже у більшості випадків

вони чітко пов'язані з різновисотністю та різноглибинністю рослин. Ярусність є невід'ємною структурною ознакою фітоценозу. Характер ярусності залежить від рівня структурної організації та адаптації компонентів фітоценозу до умов місцезростання. За несприятливих умов існування або в штучно створених агрофітоценозах ярусність буде простою; за сприятливих умов існування та при багатому видовому складі фітоценозу почленування його буде багатоярусним. Так, на дюнних пісках Полісся часто трапляються прості сосново-лишайникові або майже без наземного покриву соснові однаюрсні фітоценози. Однаюрсними є культурні фітоценози: плантації виноградників, посіви жита, льону тощо. Навпаки, в дібровах Лісостепу на багатших чорноземних ґрунтах виникають багатоярусні дубово-ясенново-ліщиново-різнотравні та інші фітоценози.

В лісах України частіше трапляються чотири-, п'яти-, рідше багатоярусні фітоценози: в сосново-дубових лісах у першому ярусі заввишки 22–26 м росте сосна звичайна *Pinus sylvestris*, у другому (заввишки 16–20 м) – дуб звичайний *Quercus robur*, у третьому (заввишки 2–4 м) ліщина звичайна *Corylus avellana*, в четвертому (заввишки до 2 м) – види лісового різнотрав'я, в п'ятому (заввишки 0,05–0,2 м) трапляються синузії лісових гіпнових мохів.

Менше ярусне розчленування можна спостерігати в лучних і степових ценозах. Так, у кострицево-бобово-різнотравному угрупованні чітко виділяються три яруси: перший (заввишки 80–120 см) утворений кострицею лучною *Festuca pratensis*, другий (заввишки 40–60 см) – королицею звичайною *Leucanthemum vulgare*, а третій (заввишки 15–80 см) – конюшиною лучною *Trifolium pratense*. Решта видів доповнюють певний ярус. У степових угрупованнях перший ярус (заввишки 30–70 см) утворюють види ковили Лессінга *Stipa lessingiana* та української *S. ucrainica*, другий (заввишки 10–20 см) – костриця борозенчаста *Festuca sulcata*, а третій (заввишки до 10–20 см) – горлицвіт весняний *Adonis vernalis*, підмаренник справжній *Galium verum* та інші менш поширені види. Такий розподіл рослин за ярусами обумовлений різною вимогливістю їх до певних екологічних факторів. В одному ярусі ростуть види різної систематичної належності, але близькі за вимогливістю до вологи, світла, мінерального живлення, тобто в одному ярусі групуються види, екологічно більш-менш рівноцінні. В різних ярусах поєднуються види з різною екологічною вимогливістю до кількості та якості світла, аерації ґрунту, водозабезпечення, трофності тощо.

Отже, в будь-якому рослинному угрупованні існує надземна і підземна ярусність, що пояснюється поділом між рослинами двох сфер

живлення – повітряної і ґрунтової. Підземна ярусність визначається глибиною проникнення коренів рослин і ступенем насиченості їх у ґрунті. Глибоко проникають у ґрунт корені і кореневі системи у рослин степів і пустель, у деревних рослин аридних областей, рослини ж лук, агрофітоценозів мають звичайно приповерхневі або неглибокі кореневі системи. Тому в різних фітоценозах різна й підземна ярусність. Вона може бути одно-, дво-, три-, чотириярусною.

У лісових фітоценозах виділяється від чотирьох до семи підземних ярусів: перший ярус утворюють корені і кореневища папоротей та дрібних квіткових рослин, другий – трав'яних рослин, третій – кущиків і напівкущиків, четвертий – кущів та підросту деревних порід, п'ятий – корені останніх. За екстремальних умов існування, наприклад, на болотах, корені рослин не проникають глибоко. Так, у болотної форми сосни звичайної *Pinus sylvestris* вони рідко досягають глибини 1 м і навпаки, у дерев сосни звичайної, яка росте на дюнних горбах, коренева система заглиблюється на 15 м і більше, щоб забезпечити рослину необхідною кількістю вологи.

Наведені приклади свідчать, що ярусне розчленування фітоценозу тісно пов'язане з представленістю в кожному з ярусів певних життєвих форм рослин. Ярусне розчленування складається протягом тривалого часу і є реакцією рослин, які різняться за висотою, характером росту, конкурентною спроможністю потребою у світлі, на спільне зростання в певному фітоценозі.

Взаємодія між різними ярусами має динамічний характер. Як уже зазначалося, рослини верхнього ярусу, перехоплюючи світло, вологу опадів, мінеральні поживні речовини повітря, пригнічують ріст і розвиток рослин нижніх ярусів, що призводить до зрідження, низькорослості тощо. Особливо виражені ці процеси в лісових фітоценозах.

Разом з тим і нижні яруси істотно впливають на розвиток рослин у верхніх ярусах. Так, на лісовому мезотрофному або оліготрофному болоті із суцільним сфагновим покривом створюються негативні умови для розвитку деревного ярусу, сформованого болотною формою сосни звичайної *Pinus sylvestris*. Сфагнум, завдяки здатності нагромаджувати й утримувати вологу, створює в ризосфері негативний баланс кисню, який витісняється з ґрунту. Нестача кисню є головною причиною того, що сосна поступово зріджується, висихає та зникає. У такий спосіб лісові оліготрофні болота трансформуються в безлісні.

В агрофітоценозах подібні ситуації взаємозв'язку та динаміки ярусів також мають місце, але тут вони регулюються людиною, котра використовує господарські цінний взаємовплив ярусів (у

вертикальному профілі агрофітоценозу озимої пшениці культурна рослина – в верхньому ярусі, бур'яни розвиваються під її покривом та в проміжках посіву).

Окрім ярусів, у геоботаніці часто користуються терміном "намет" (рос. – "полог"). За визначенням В.М. Сукачова (1930), намет – це тимчасовий ярус фітоценозу, утворений молодими рослинами або рослинами, що пригнічені різкими змінами дії екологічних факторів (наприклад, рубкою лісу). Намети у фітоценозі змінюються з часом. Наприклад, клен гостролистий *Acer platanoides* за життєвою формою належить до другого, середнього за висотою, під'ярусу деревного ярусу, але у лісах вид часто формує намет сіянців, що розташовується у кущико-трав'яному ярусі, та намет підросту – у кущовому ярусі.

Для віднесення певного виду на даній стадії онтогенезу до ярусів чи наметів використовують такий умовний принцип : рослина (дерево, кущ, молоде дерево) належить до даного ярусу/намету, якщо її висота не відрізняється від середньої висоти даного ярусу/намету більше, ніж на 10 % у будь-яку сторону. Наприклад, якщо середня висота дерев у насадженні дорівнює 20 м, то до ярусу належать дерева заввишки 18–22 м ($\pm 10\%$ від 20 м).

В структурній організації фітоценозу виділяють і таку категорію, як підріст. **Підріст** являє собою сукупність молодих сіянців і дерев головних і другорядних лісотвірних порід, які з'явилися під наметом лісу. До підросту відносяться рослини віком більше одного року або ж заввишки понад 10 см, котрі виникли самосівом і мають висоту, меншу за половину висоти материнського деревостану. Вищі дерева входять до складу деревостану.

Виділення у структурі фітоценозу пологів і підросту свідчить про її динамічність в просторі і часі, про тенденцію якнайповнішого заселення території різномоглими видами та якнайповнішого використання ними фітосередовища, а також про потенційні можливості створення нових фітоценозів.

В агрофітоценозах також ростуть види, різні за своєю екологією та біологією, в результаті їхнього співіснування виникає ярусне розчленування між культурними рослинами та бур'янами, яке дослідив і описав А.І. Мальцев ще в 1909 р. З урахуванням біологічних властивостей культурних рослин та бур'янів, він виділив три яруси.

Перший, або верхній, ярус утворюють бур'яни, які вищі за культурні рослини, визрівають до збирання врожаю і розмножуються самосівом – рослини, плоди яких розносяться вітром (осот польовий *Cirsium arvense*, жовтий осот польовий *Sonchus arvensis*).

До другого, або середнього, ярусу належать бур'яни, висота яких

майже однакова з висотою культурних рослин данного агрофітоценозу і які визрівають переважно одночасно з ними (кукіль звичайний *Agrostemma githago*, пажитниця агаторічна *Lolium perenne*, стоколос житній *Bromus secalinus*).

Третій, або нижній, ярус складається з бур'янів, що розвиваються біля поверхні ґрунту (фіалка польова *Viola arvensis*, грицики звичайні *Capsella bursa-pastoris*). Вони залишаються на полі після збирання врожаю.

Окреме місце в агрофітоценозах займають чіпкі та виткі рослини, такі, як гірчак березковидний *Polygonum convolvulus*, березка польова *Convolvulus arvensis*, повитиця *Cuscuta sp.*, горошок мишачий *Vicia cracca* тощо. Висота їх залежить від висоти опорі рослини, до якої вони прикріплюються. Зважаючи на це, такі рослини відносять до позаярусних.

В агрофітоценозах, як і в природних фітоценозах, існує надземна і підземна ярусність, оскільки в них також представлені різні види культурних і дикорослих рослин з різними біологічними та екологічними особливостями розвитку. Чітко виражена підземна ярусність агрофітоценозів зумовлена потужністю та чітким розподілом кореневих систем насамперед культурних рослин і тісно пов'язана з агротехнікою вирощування самої культури. Так, у агрофітоценозі з переважанням жита посівного *Secale cereale* на ґрунтовому профілі можна побачити, що коренева система рослин жита розміщується в орному шарі завтовшки 25-38 см, а в місцях, не зайнятих нею, знайшли еконішу для своїх коренів бур'яни. Наприклад, хвощ польовий *Equisetum arvense* займає ділянки, незаселені коренями жита на глибині 25–38 см, хоч окремі кореневища його проникають і в глибші шари (до 1,1–2,0 м). Отже, в культурі жита посівного хвощ польовий утворює чітко відмежований другий підземний ярус. Інші види бур'янів займають інші вільні місця поміж хвощем і культурою, що призводить до подальшого розчленування агрофітоценозу та насичення його флористичного складу.

Отже, в агрофітоценології першорядним і дуже важливим є питання ярусної структури агрофітоценозів, що має істотне теоретичне (фітоценологічне) і практичне (для оптимального добору культур та агротехніки їх вирощування) значення.

1.2 Мозаїчність

Мозаїчність (англ. *pattern*) – це вираження горизонтальної просторової структури фітоценозу. Будь-який фітоценоз неоднорідний за своєю природою, складається з флористично, морфологічно,

екологічно і ценотично відмінних просторово розмежованих, закономірно повторюваних плям. Такі плями у фітоценології називають по-різному: мікроценози (Раменський, 1937; Ярошенко, 1968; Биков, 1978), мікрофітоценози (Лавренко), мікроасоціації (Гросгейм), фрагменти асоціації (Сукачов, 1928); фації (Браун-Бланке, 1928); рослинні частки – парцели (Дылис, 1968). У сосново-дубовому лісі легко можна знайти ділянки, де біля стовбурів дерев сосни ростуть веснівка дволиста *Majanthemum bifolium* або одинарник європейський *Trientalis europaea*, а біля стовбурів дуба – конвалія звичайна *Convallaria majalis* чи грушанка мала *Pyrola minor*. На відкритих місцях більш зволожені ділянки із сосново-різнотравними і дубово-різнотравними мікроценозами чергуються з ділянками, зайнятими трав'яними мікроценозами з домінуванням горлянки женевської *Ajuga genevensis*, буквиці лікарської *Betonica officinalis* тощо. На оліготрофному болоті поширені сосново-журавлиново-сфагнові мікроценози, які заселяють пристовбурні підвищення, чергуються з пухівковими, що являють собою невеликі однорідні пухівкові купини, та сфагновими, котрі займають найбільш обводнені ділянки поміж першими двома купинястими мікроценозами.

Для сосново-лишайникового бору можна навести такі мікроценози, що чергуються між собою, не порушуючи уявлення про лишайниковий бір як єдине ціле і єдиний тип лісу:

- ділянки зі щільно зімкнутим деревостаном з сосни звичайної, де майже відсутній лишайниковий покрив;

- ділянки з розрідженим деревостаном, де в наземному покриві з'являються лишайники та плями із зелених мохів (плевроцій Шребера *Pleurozium schreberi*, дикран багатоніжковий *Dicranum polysetum*, гілокомій блискучий *Hylocomium splendens*;

- ділянки з дуже розрідженим деревостаном і добре розвиненим лишайниковим покривом.

Ці мікроценози чергуються між собою і не порушують уяву про лишайниковий бір як про єдине ціле, єдиний тип лісу.

В результаті в усіх типах лісу, подібних до наведених вище, спостерігається мозаїчність рослинного покриву. Такий розподіл мікроценозів властивий не лише для лісів, й для лук, степів, подів тощо.

Отже, **мозаїчність** – це горизонтальне розчленування фітоценозу на морфологічні й еколого-ценотичні мікроценози. Характерною ознакою мозаїчності є те, що однорідні мікроценози взаємозв'язані між собою, а їхня певна відокремленість виявляється лише по межі фітоценозу.

Не менш істотною ознакою мозаїчності є те, що інтегральним,

(об'єднуючим) компонентом усіх мікроценозів у фітоценозі є едифікатор (або співедифікатор) основної життєвої форми рослин.

Склад кожного окремого фітоценозу неоднаковий, а значить – неоднорідним є його екологічне середовище, оскільки в кожному з мікроценозів або на кожній окремій ділянці будуть різні умови освітлення, температура повітря, ґрунту, рух повітря, товщина снігового покриву, кількість опадів, товщина підстилки тощо.

2 Конституційна структура фітоценозу. Синузальність

Елементи конституційної структури – ценопопуляції, групи подібних життєвих форм, що поєднуються та співіснують просторово невідокремлено. Вони наче компактно "вкладені" одне в одне у просторі й часі. Дія одразу багатьох факторів та середовище фітоценозу та часовий розподіл цієї дії сприяють співіснуванню в межах спільного простору різних елементів будови угруповання.

Синузальність – це наявність в угрупованні структурно-екологічних зв'язків між популяціями видів рослин з подібною життєвою формою і екологічною конституцією, що дозволяють їм виживати на даній території за даних умов. **Синузія** являє собою екологічно і просторово відокремлену частину рослинного угруповання. З точки зору ярусного розчленування, кожний ярус агрофітоценозу, по суті, є синузією, оскільки він чітко окреслений просторово та має геоморфологічну приуроченість, яка, в свою чергу, характеризується власними екологічними умовами місцезростання. Нерідко синузії виділяються у вигляд невеликих ділянок, наприклад, вологих знижень, покритих жовтецем повзучим *Ranunculus repens*, або ділянок, покритих чистецем однорічним *Stachys annua* чи гірчаком шорстким *Persicaria lapathifolia* (*Polygonum scabrum*), приурочені до ще вологіших знижень. Подібного роду синузії називаються просторовими, тобто приуроченими до певних ділянок території. Іншим різновидом синузій є ценотичні синузії, які виділяються за ценотичними властивостями рослинних угруповань. Вони можуть бути то більш широкими, то вузькими. Так, синузії наземних лишайників у багатьох регіонах трапляються в сухих та вологих соснових лісах, тимчасом як синузії ліщини звичайної *Corylus avellana* – в лісах, утворених цілим рядом листяних порід а подекуди хвойно-листяних. Особливими синузіями вважають сукупність епіфітів, ліан, епіфітних лишайників, напівпаразита омели білої *Viscum album*, які слід розглядати як самостійні синузії, що займають специфічну крону еконішу.

Синузії в часі тісно пов'язані з часовими вимірами: віковими,

тимчасовими, короткотривалими, довготривалими тощо. В агрофітоценозах нерідко виділяють ряд часових, або сезонних синузій: ранньовесняну синузійю утворює веснянка рання *Erophila praecox*, літню – фіалка польова *Viola arvensis*, пізньолітню – галінсога дрібноквіткова *Galinsoga parviflora*. Всі ці синузії тісно пов'язані із сезонною ритмікою агрофітоценозу та розвитком едифікатора.

У широколистяних лісах також виділяється ряд чітко відокремлених часових (у часі) синузій: ранньовесняну утворюють ряд неморальних видів – ряст ущільнений *Corydalis solida*, анемона жовтецева *Anemone ranunculoides*, фіалка запашна *Viola odorata*; ранньолітню – зубниця бульбиста *Dentaria bulbifera*, медунка темна *Pulmonaria obscura*, вороняче око звичайне *Paris quadrifolia*, підмаренник запашний *Galium odoratum* (=маренка запашна *Asperula odorata*); пізньоосінню – яглиця звичайна *Aegopodium podagraria*, осока лісова *Carex sylvatica*, тонконіг дібровний *Poa nemoralis* тощо.

Аспективність, або фізіономічність, або **аспект** фітоценозу – це загальний зовнішній вигляд фітоценозу в даний час. Він обумовлений особливостями біоморфології та перебігу сезонних процесів у найбільш рясних рослин фітоценозу. Для фітоценозів деяких типів рослинності аспекти та послідовність їх чергування є досить опстійними, приклади динаміки аспектів фітоценозів розглянемо при вивченні теми про зворотні зміни у фітоценозі.

3. Комплексність

Комплексність, або **строкатість рослинності** – поняття, що відображає неоднорідність рослинного покриву, його композицію із різних за складом і структурою рослинних комплексів.

Комплексність відрізняється від мозаїчності рядом ознак, а саме: ділянки, що чергуються між собою, як правило, значних розмірів (до кількох сотень квадратних метрів і більше); вони, хоч і входять до одного масиву, лук, полів, але не з'єднані, а відокремлені одна від одної; генетично різні і різняться будовою, структурою, генезисом та екологією. Нерідко подібна комплексність трапляється на болотах. На евтрофних болотах виділяються ділянки в кілька сотень м² з мезотрофною рослинністю. Звичайно мезотрофні ділянки трапляються по окраїнах боліт з близьким заляганням флювіоглянциальних пісків із збідненим ґрунтовим мінеральним живленням. Внаслідок цього на фоні осоково-гіпнових фітоценозів з'являються сосново-журавлино-сфагнові або безлісні журавлино-сфагнові комплекси з формуванням перехідних торфів і торфових покладів. Характерною особливістю цих комплексів є розчленованість

на мікроценози, не властива для мозаїчності рослинного покриву

Отже, **комплексність** – це горизонтальне розчленування рослинного покриву на генетично різномірні за будовою, водно-мінеральним живленням і продуктивністю комплекси, що чергуються між собою. Яскравим прикладом генетично різномірної комплексності може служити карбонатне болото між селами Селісок і Пожиг на території національного природного парку "Прип'ять-Стохід" з його рослинним покривом, та оточуючим торфовищем заплави р. Стохід, які ілюструють гетерогенність умов місцезростання та розвитку згаданих комплексів, комплексність різних типів рослинності України, зокрема болотної та лісової.

4 Континуальність

До однієї з досить важливих ознак фітоценозу належить здатність до просторової змінності його структури, тобто до поступового або різкого переходу до іншого фітоценозу. Континуальність притаманна фітоценозам всіх типів рослинності, а також є основою для розгляду фітоценозу як просторово змінного об'єкта, який досить важко визначити в природних умовах та описати. Тому, природна класифікація рослинних угруповань, визначених за континуальним підходом, практично неможлива внаслідок багатомірності континуума рослинності. Проте вважається можливим створення різних варіантів природних класифікацій фітоценозів і розгляд континуальності рослинності як однієї із притаманних рис рослинності, але не визначальної, як наприклад в розумінні Б.М. Міркіна та Л.Г. Наумової (1998). В цьому випадку дискретність та континуальність рослинного покриву є взаємодоповнюючими та взаємопов'язаними величинами, які дозволяють при їх сумісному використанні розглядати не тільки динамічні тенденції формування рослинного покриву, а й створювати їх синтаксономічні схеми.

КІЛЬКІСНІ ВІДНОШЕННЯ МІЖ ВИДАМИ У ФІТОЦЕНОЗИ

- 1 Проективне покриття та методи його оцінки
- 2 Життєвість виду
- 3 Рясність
- 4 Числові методи прямого обліку
 - 4.1 Підрахунок кількості екземплярів
 - 4.2 Визначення об'єму рослин у фітоценозі
 - 4.3 Визначення біомаси і продукції
- 5 Розміщення виду у фітоценозі

5.1 Шкала розміщення виду у фітоценозі

5.2 Трапляння

ЛІТЕРАТУРА

Основна:

Абдулоєва О.С., Соломаха В.А. Фітоценологія. Навчальний посібник. К., 2011.

Додаткова:

Григора І.М., Соломаха В.А. Основи фітоценології. К., 2000.

Работнов Т.А. Фітоценологія. М., 1978.

Якубенко Б.Є. Григора І.М., Мельничук М.Д. Геоботаніка: Навчальний посібник. К., 2008.

Видовий склад рослинного угруповання дає уявлення про виявленість і різноманітність його компонентів, проте не розкриває внутрішнього співвідношення, їх структурних і ценотичних властивостей. Вивчення флористичного складу у фітоценозі дає можливість визначити, для яких видів умови даного едафотопу є сприятливими (такі види рясно ростуть та розвиваються), для яких – ні (такі види нечисленні чи навіть пригнічені). В результаті життєдіяльності рослин на обмеженій площі між видами встановлюється певне кількісне співвідношення, за яким можна судити про рівень розвитку фітоценозу і якість створюваного ним середовища. Таке співвідношення не є тимчасовим, ані випадковим, воно складалося протягом тривалого, інколи історичного часу.

Будь-який фітоценоз має певний видовий склад і властиве лише йому співвідношення видів різних систематичних категорій. Внаслідок неоднакової вимогливості їх до умов місцезростання у фітоценозі співіснують рослини, гриби, водорості, мікроорганізми тощо, створюються стійкі рослинні угруповання.

Кількісне співвідношення між видами в самому фітоценозі є його відмінною рисою. За цим показником визначають господарську цінність фітоценозу.

Так, наявність у чагарниковому ярусі природних лісів заростей малини, чорниці або журавлини, а також заростей лікарських рослин (скополії, шипшини, шавлії, материнки тощо) підвищує господарську цінність таких лісів. І навпаки, наявність в агрофітоценозах бур'янів або отруйних рослин у травостої лук та пасовищ знижує їхню господарську цінність.

Розглянемо ряд характерних ознак фітоценозу, які визначають кількісне співвідношення видів у його складі.

1. Проективне покриття та методи його оцінки

Покриття є однією з характерних ознак рослинного угруповання. Воно визначає кількісні й якісні співвідношення міжвидами та загальну зімкнутість рослинності та його частин. У геоботанічній практиці часто користуються терміном **площа покриття**, розуміючи його як площу вкрити (зайняту) рослинами одного виду. Воно вбирає в себе і площу листової пластинки, площу листової поверхні, площу зайняту пеньками на лісових ділянках, і площу стерні тощо. Якщо рослина утворює велику площу листової поверхні, то, природно, краще асимілюватиме CO², матиме потужніший фотосинтез, а отже, й вищу продуктивність. Площею покриття буде оцінюватися й значущість виду в рослинному угрупованні, його конкурентноспроможність. Еколого-фізіологічна значущість виду, зумовлена покриттям, забезпечує йому перевагу в характері та інтенсивності освітлення, поглинанні вологи з різних шарів ґрунту, забезпеченні мінеральними солями, зольними елементами тощо.

Розрізняють покриття справжнє, за основою стебел або стовбурів (загальне, ярусне), проєктивне покриття, за проєкцією органів на поверхню ґрунту (загальне, часткове, видове) та індивідуальне покриття кожної окремої рослини.

Проєктивне покриття – це площа проєкцій надземних частин однієї рослини (або всіх рослин угруповання) на поверхню ґрунту, за винятком прогалин між листками та гілками.

У геоботанічній літературі частіше враховують загальне і видове проєктивне покриття.

Загальне проєктивне покриття – це сумарна площа горизонтальних проєкцій окремих рослин, всієї популяції виду або всього рослинного покриву на поверхню ґрунту. Вона виражається в процентах від поверхні дослідної ділянки. Якщо, наприклад, загальне проєктивне покриття становить 100%, це означає, що поверхня ґрунту повністю вкрита проєкціями надземних частин рослин, якщо ж загальне покриття становить 80% – означає, що 20 % поверхні ґрунту не вкрите проєкціями надземних частин (листочками, гілками, стовбурами).

Ступінь покриття ґрунту окремими видами характеризує участь останніх у загальному синтезі органічної речовини з вуглекислого газу, води і зольних елементів уданому рослинному угрупованні. Тому види, які дають найбільше покриття, є домінуючими, а саме поняття про ступінь покриття замінюється поняттям про ступінь домінування.

Зімкнутість крон – це проєктивне покриття, створене проєкціями без урахування просвітів крон дерев до поверхні ґрунту. Цей показник має велике значення при дослідженні лісових ценозів,

оскільки від ступеня зімкнутості крон залежить світловий режим під наметом лісу. Зімкнутість крон дає уявлення про густоту чи щільність деревостану.

Проекція крони дерев не може бути ототожнена з площею світлокористування, оскільки площа її контуру не відповідає сумарній площі всіх листків крони, тобто площі світлокористування. Бургер (1939), обстежуючи 35-річний ялиновий ліс, виявив, що на площі 1 га росло 3148 дерев, сума проєкцій крон яких не перевищувала 1 га, а сумарна поверхня всієї хвої становила понад 19 га. П.Б. Раскатов у дубовому 25-річному лісі визначив площу листків дуба, у якого в сумі вона становила понад 7 га. Площа листків конюшини на ділянці 1 га в 26 разів перевищує площу, зайняту нею, а люцерни – в 85 разів.

Площа проєктивного покриття близька до площі світлокористування чи збігається з нею в трав'янистих розеткових та низькорослих рослин.

При вивченні всіх типів рослинності в геоботаніці користуються поняттям "проективна повнота, або загальне проективне покриття", і визначають цей показник у процентах. Основними методами визначення проективного покриття є наступні.

Метод визначення проективного покриття за допомогою сітки Л.Г. Раменського. Сітка Л.Г. Раменського являє собою рамку з натягнутим на неї (вздовж і впоперек) дротом, з таким розрахунком, щоб площа однієї комірки становила 10 см². Такі сітки бувають малі (розміром 2x5 см², великі 1x1 м² з віконцем 10x10 см²).

Проективну повноту покриву визначають, розглядаючи травостій крізь віконце сіточки. При цьому по можливості слід не звертати увагу на суцвіття. Малу сітку розмірами 2x5 см² тримають приблизно на половині відстані між оком і травостоєм, а велику сітку (вона значно зручніша) – на рівні травостою. Розглядаючи певне місце покриву, визначають, скільки комірок сітки (десятих часток віконця) припадає на плями (проекції рослин) і скільки – на вільні проміжки (крізь них видно ґрунт, воду, мохи).

Для контролю користуються двома основними прийомами оцінки.

Перший прийом полягає в тому, що уявно скупчують плями (проекції) або вільні проміжки до одного кінця сіточки і визначають, скільки комірок вони зайняли б при такому суцільному розміщенні. Якщо проекція рослин займає, наприклад, при цьому чотири комірки, то проективна повнота покриву становить 40 %. Якщо вільні проміжки займають дві комірки, то проективна повнота покриву становить 80 %.

Другий прийом полягає в тому, що подумки ділять сіточку

впоперек на дві частини так, щоб плями (проекції) однієї частини заповнили вільні проміжки другої частини. Якщо, наприклад, достатньо виділити три комірки, щоб зробити суцільною ("залатати") проекцію в інших семи комірках, то повнота покриття дорівнює 70 %.

Визначивши повноту покриття в кількох місцях обстежуваної ділянки, враховують її середню величину. Якщо повнота покриття в окремих точках різко коливається, то площу обліку розбивають на частини за двома або трьома ступенями густоти і враховують повноту покриття ділянки як середнє з цих двох або трьох величин.

Розглянемо такий приклад: третина облікової площі припадає на густі плями із середньою повнотою 80 %; половина – на середньогустий травостій з повнотою 60 % з розрахунку; а решта – на зріджений травостій із середньою повнотою 30 %. Тоді середня повнота всієї облікової площі становить 60 %:

$$(0,3 \times 80\% + 0,5 \times 60\% + 0,2 \times 30\% = 24 + 30 + 6 = 60\%)$$

Такий прийом визначення повноти називають "двомірним", тому що враховано частку ділянки та відповідну їй повноту.

Метод дзеркальної сіточки. Дзеркальна сіточка являє собою картонну (або з іншого матеріалу) платівку, з віконцем, поділену дротиками на 10 рівних квадратів. Платівка рухливо скріплюється із дзеркальцем. Розглядаючи травостій крізь сіточку, розраховують повноту покриття так само, як за допомогою сіточки Л.Г. Раменського, а розглядаючи деревний ярус, відображений крізь віконце в дзеркальці, оцінюють його проективне покриття (зімкнутість крон).

Метод масштабної сіточки. Для обрахунку процента покриття окремих видів у фітоценозі Л.Г. Раменський розробив метод масштабної проекційної сіточки, в якій розмір комірки становить 1% від 4 м², тобто 4 см². Користуються масштабною сіточкою Отже: над певною ділянкою травостою розтягують квадратну сітку площею 4 м² і зверху донизу травостій розглядають крізь комірки відомого масштабу, визначаючи процент покриття окремих видів, які є компонентами даного фітоценозу.

Крапчастий метод оцінки проективного покриття запропонував новозеландський учений Леві. Суть його полягає в наступному. В травостій фітоценозу втикають сталеві спиці, закріплені на планці завдовжки до 50 см з інтервалом 5 см, підраховують кількість проколів стебел і листків або зіткненість їх зі спицями. Підрахунок проколів при значних замірах і наступна статистична обробка масиву кількісних даних дає можливість судити про зімкнутість і проективне покриття фітоценозу.

Під поняттям "проективна ясність" розуміють проективне

покриття окремих видів та груп рослин у фітоценозі. За великої кількості даних досягається висока – точність визначення 0,1-0,05 %, при побіжному підрахунку кількості видів – 0,3-(0,5) – 1 %. Проекційна рясність окремих видів або груп їх повинна в сумі дорівнювати проективній повноті (тобто загальному і ярусному покриттю) угруповання. Тому цей метод мало застосовують, а частіше користуються окомірним визначенням проективної рясності, яке потребує набагато менше часу. Щоправда, одержані дані будуть менш точними.

Для зручності статистичної обробки геоботанічних описів у вітчизняній геоботаніці особливо часто застосовують шкалу проективного покриття, запропоновану Б.М. Міркіним.

Проективне покриття:

менше 1 % – позначка "+" (мізерна участь, бали не присвоюються)

1-5 % – 1 бал

6-15 % – 2 бали

16-25 % – 3 бали

26-50 % – 4 бали

більше 50 % – 5 балів

Горизонтальну проекцію крон дерев визначають окомірно, в частках від одиниці або в процентах. За одиницю або 100% приймають таку зімкнутість крон, за якої просвіти між ними не перевищують 1/10 обстежуваної площі, а сума проекцій крон близько 9/10 її. Наприклад, якщо зімкнутість крон 0,5, це означає, що вона дорівнює половині повної зімкнутості деревостану.

Подібним способом визначають проекції крон окремих деревних порід за 10-бальною шкалою:

10 балів – повне покриття (100-90%)

9 – дуже велике покриття (90-80%)

8 – велике покриття (80-70%)

7 – досить велике покриття (70-60%)

6 – помірне покриття (60-50%)

5 – помітна зрідженість (50-40%)

4 – дуже велика зрідженість (40-30%)

3 – мале покриття (30-20%)

2 – дуже мале покриття (20-10%)

1 – майже відсутнє покриття (10%)

Сумарна проекція може бути більше 100 %, якщо проекції одних особин перекривають проекції інших.

Проективне покриття в рослинних угрупованнях визначають для

кожного ярусу. Так, у лісі проективне покриття окремо визначають для деревостану, кущів, травостою, мохово-лишайникового покриву; на болоті – для дерев, болотних кущів, травостою, сфагнових мохів.

Часткове проективне покриття створюють усі рослини одного виду. В багатовидових фітоценозах часто визначають часткове покриття, створеного групами окремих видів.

Видове проективне покриття – це часткове покриття, створене особинами одного виду.

Індивідуальне покриття – це проекція надземних частин однієї особини певного виду.

Справжнє, або дійсне, покриття – це покриття, утворене основами зрізаних стебел трав'янистих рослин і стовбурів дережних порід. Особливо чітко таке покриття виявляється в агрофітоценозах (наприклад, по стерні), після скошування травостою на луках, по пеньках після рубки деревостану. Прикладом горизонтальної проекції можуть слугувати дернини злаків (костриця борозниста *Festuca rupicola* (= *sulcata*), ковили українська *Stipa ucrainica*, волосиста *S. capillata* та Лессінга *S. lessingiana*) у типчаково-ковиловій асоціації у заповідному степу "Асканія Нова" (за Лавренком, 1940).

Справжнє проективне покриття завжди буде менше загального чи ярусного проективного покриття, оскільки площа стовбурів менша, ніж площа проекцій крон.

2 Життєвість виду

Під **життєвістю (віталітетом) виду** розуміють ступінь його розвитку або пригніченості у фітоценозі. Види, які знаходять у ньому оптимальні екологічні умови, проходять повний цикл розвитку, відзначаються високою життєвістю. І, навпаки, види, вимоги яких до ценотичного чи трофічного забезпечення не відповідають екологічним умовам, що склалися у фітоценозі, не завершують повного циклу розвитку, а отже, мають послаблену життєвість.

В осново-дубовому лісі сприятливі умови для свого розвитку знаходять насамперед дуб звичайний *Quercus robur* і сосна звичайна *Pinus sylvestris*, продукти життєдіяльності яких (опад, відпад, кореневі виділення), а також світловий і гідрологічний режими під їхнім наметом, у свою чергу, сприяють рясному зростанню веснівки дволистої *Majanthemum bifolium*, буквиці лікарської *Betonica officinalis*, тонконога гайового *Poa nemoralis*, чорниці *Vaccinium myrtillus* тощо. Тим часом опад великої кількості листків і хвої перешкоджає повноцінному розвитку чебрецю повзучого *Thymus serpyllum*, костриці лучної *Festuca pratensis*, келерії сизої *Koeleria glauca*, ломоноса

прямого *Clematis recta*, які за цих умов здебільшого тільки вегетують, а якщо й цвітуть, то не утворюють нормальних плодів і життєздатного насіння. Схожість останнього дуже низька, внаслідок чого не забезпечується відтворення даного виду в цьому фітоценозі.

Отже, в одному фітоценозі ростуть види, які мають різний ступінь життєвості, що пояснюється різною вимогливістю їх до умов існування. Слід мати на увазі, що одні й ті ж види в різних фітоценозах матимуть різну життєвість і що найвища життєвість їх забезпечується в тих фітоценозах, у яких вони формувалися. Саме в цих фітоценозах дані види знаходять оптимальні умови для свого росту і розвитку, тобто умови, які відповідають їхній еколого-генетичній природі.

Проблемі життєвості виду в рослинному угрупованні присвячено чимало праць відомих геоботаніків, таких, як Браун-Бланке, Павіяр, В.В. Альохін, В.М. Сукачов тощо.

В геоботаніці виділяють такі категорії життєвості виду:

За – вид у фітоценозі проходить повний цикл розвитку (всі його фази: вегетації, бутонізації, цвітіння, плодоношення), нормально плодоносить, висіває насіння;

Зб – вид у фітоценозі проходить усі стадії розвитку, але не досягає нормальних розмірів, не висіває насіння;

3 – вид у фітоценозі проходить повний цикл розвитку, який завершується утворенням плодів і насіння з мало активним розсіюванням насіння і поширенням плодів;

2 – вид у фітоценозі має добре розвинені вегетативні органи, вегетує і навіть цвіте, але не утворює плодів та насіння;

1 – вид тільки слабо вегетує, пригнічений, не цвіте і не плодоносить, не розвиває генеративних органів.

Життєвість як природних (дикорослих) видів, так і культурних сортів визначається цілим комплексом ознак, серед яких найголовнішими є: здатність до симбіозу, співжиття з організмами інших видів (наприклад, мікроорганізмами, комахами), яке забезпечує їм взаємну вигоду; стійкість рослин до шкідників та збудників хвороб; наявність пристосувань для захисту рослин від поїдання тваринами (опушення, колючки, отруйні залозки); пристосування рослин до теплового, водного і сольового режиму; ступінь впливу на оточуюче середовище; насінна продуктивність; здатність до розмноження; стійкість до екологічного забруднення.

Життєвість рослин є мірилом відповідності технології вирощування сільськогосподарських культур їхнім потребам, мірилом забезпечення їм необхідних умов для повноцінного росту і розвитку. Крім наведених вище ознак життєвості виду, в агрофітоценозах вона

визначається й такими специфічними показниками, як тропність умов місцезростання, способом вирощування, щільністю посіву, фітоценогичними умовами.

Важливим показником життєвості культур в агрофітоценозі є кількість продукції одержуваної з одиниці площі незалежно від способу вирощування, а також висока асоціативна та біологічна стійкість їх в умовах фітоценозу. Як зазначає Г.О. Часовенна (1978), життєвість виду є важливим показником очікуваної продукції, задля одержання якої вирощується та чи інша культура. В одному випадку це може бути загальна продуктивність, або біомаса, що створюється всім агрофітоценозом; в іншому – часткова, утворена іншими генеративними органами, що обумовлює величину врожаю та його якість; або одержання вегетативної продукції надземних або підземних органів, наприклад, зелених кормів або коренебульбоплодів. У першому і другому випадках життєвість культур оцінюється рівнем проходження рослиною всіх фаз циклу розвитку, та в останньому випадку проходженням рослиною всіх фаз розитку (від насіння до насіння) немає потреби.

Життєвість бур'янів в агрофітоценозах допомагає з'ясувати ступінь відповідності їхнього екологічного та ценогичного оптимуму і умов місцезростання. Критеріями такої ознаки можуть служити: чисельність бур'янів та їхніх проростків, висота бур'янів у фітоценозі, здатність до насінневої продуктивності, проходження бур'янами всіх фаз циклу розвитку в різних агрофітоценозах. Як відзначає Г.О. Часовенна (1978), вивчення стану бур'янів у межах одного агрофітоценозу показало, що в ньому відбувається активна диференціація популяції видів. При цьому для ряду видів бур'янів встановлено певні закономірності зміни їхньої життєвості залежно від місця у посівах різних культур. Наприклад, рослини гірчака шорсткого *Persicaria lapathifolia* (= *Polygonum scabrum*) у рядках вівса були вищі, ніж у міжряддях, а особини триреберника непахучого *Tripleurospermum maritimum* (= *Matricaria perforata*), що зростав в різних угрупованнях, навпаки були вищими і краще розвивалися в міжряддях.

3 Рясність

Ступінь участі кожного виду в рослинному угрупованні називається **рясністю**. Вона є одним з характерних показників кількісних відносин між видами у фітоценозі. За визначенням В.М. Понятовської (1964), рясність виду – це його кількість у фітоценозі. Проте, на структуру і розвиток рослинного угруповання більшою мірою впливає не кількість особин кожного виду в ньому, а

кількісний і якісний склад фітоценотипів. За оптимальних умов едифікатор швидко розвивається, утворюючи велику кількість особин, які унеможливають або гальмують проникнення у фітоценоз інших видів. Одним з проявів такого взаємовідношення видів у рослинному угрупованні є рясність домінанта, або ж щільність фітоценозу, під якою розуміють сукупність особин, що населяють певну одиницю площі. В агрофітоценології кількість особин певної культури на одиниці площі називають **щільністю** або **рясністю агрофітоценозу**. Щільність стояння особин обумовлюється способом і нормою висіву насіння, біологічними особливостями культури, екологічними властивостями сорту, а також ступенем засміченості посівів бур'янами.

Від способу сівби і норми висіву насіння залежить ґрунтове і повітряне живлення рослин, густина стояння їх у рядку чи гнізді. **Нормою висіву**, тобто кількістю насіння, висіяних на площі 1 га, також регулюється щільність агрофітоценозу. При цьому густина посіву залежить від схожості посівного матеріалу, розмірів насіння, географічного положення місцезростання, погодних умов, ступеня засміченості, способу сівби (вузькорядний, широкорядний, гніздовий тощо). Спосіб сівби і норма висіву, як і строки посіву, визначаються господарськими потребами.

Щільність, або рясність, фітоценозу істотно впливає й на інші показники фітоценотичного та екологічного середовища. Так, зміна щільності культури чи домінанти природних угруповань спричиняється до зміни освітленості, повітряного і теплового режиму, рівня транспірації, умов запилення рослин, а також зміни водного режиму, аерації, мінерального живлення, кислотності ґрунту, насиченості ризосфери мікроорганізмами, водоростями, грибами тощо.

Відомо, що в загущених посівах, як і в природних фітоценозах, рослини мають слабо розвинену механічну тканину, швидше нарастають у висоту ("витають"), ніж у діаметрі, їхні стебла з розсунутими міжвузлями менше листопокриті. Отже, в них менша листкова фотосинтезуюча поверхня, що негативно позначається на репродуктивній здатності, врожайності, величині й масі плодів та насіння. Життєздатність таких рослин послаблюється і вони частіше ушкоджуються грибними і бактеріальними хворобами. Знання цих особливостей допомагає регулювати щільність (рясність) агрофітоценозу з метою одержання максимальних врожаїв і високоякісної сільськогосподарської продукції.

Визначають рясність виду різними методами, серед яких найпоширенішими є такі: окомірна оцінка рясності виду; безпосередній підрахунок рясності кожного виду, маси органічної

речовини, просторове розміщення особин виду, визначення об'ємних співвідношень виду.

Окомірний метод прямого обліку застосовують при маршрутних обстеженнях рослинності, для з'ясування окремих питань, коли не потрібні надто точні дані. Такий облік звичайно проводять за бальною системою або за шкалою чисельності виду фітоценозі, зокрема, за шкалою, запропонованою О. Друде (1913). У цій системі оцінки рясності виду прийнято таку градацію:

Soc (socialis) – рослини змикаються надземними частинами;

Cop³ (copiosae) – рослини дуже рясні;

Cop² – рослини рясні;

Cop¹ – рослини досить рясні;

Sp (sparsae) – рослини рідкі;

Sol (solitariae) – рослини поодинокі,

Un (unicum) – одна рослина на площі виявлення.

В.В. Альохін вважає таку градацію недосконалою, оскільки вона враховує лише покриття травостою або зімкнутість крон дерев, а не екземплярну рясність. Тому при обліку за цією шкалою при однаковому покритті рясність буде різною, коли на однаковій площі дуже різна кількість екземплярів – змикання надземних частин не зв'язане безпосередньо із рясністю.

А.А. Уранов (1935) показав, що градаціям шкали Друде відповідають абсолютні оцінки, які можна виразити середніми найменшими відстанями між видами у фітоценозі. Так, ступінь шкали Друде Cop³ відповідає густоті, або щільності, фітоценозу, в якому відстань між видами становить не менше 20 см: Cop² – 20-40 см, Cop¹ – 40-100 см, Sp – 100-150 см, Sol – більше 150 см.

Отже, шкала Друде дозволяє тільки приблизно визначити рясність виду, тобто розділити на кілька груп за рясністю рослин. Тому окомірну оцінку не проводять при стаціонарних дослідженнях. Як у природних, так і в культурних фітоценозах чітко виявляється одна з важливих ценотичних ознак – рясність, за якою можна визначити ступінь участі особин виду в ценозі, а отже прогнозувати розвиток його компонентів, здатність до фотосинтезу, утворення органічної маси, урожайність, репродуктивність (відтворюваність) самого фітоценозу. Тому цілком зрозуміло, чому методам оцінки рясності приділяють так багато уваги. Існує шкала рясності видів рослин із співставленням балів шкали Друде, В.М. Сукачова та Н.Ф. Комаровим. Отже, оцінка рясності видів за шкалою Друде є менш точною, ніж за шкалою Н.Ф. Комарова, оскільки остання враховує кількість особин на площі виявлення, а перша – лише констатує

ступінь зімкнення їх.

4 Числові методи прямого обліку

4.1 Підрахунок кількості екземплярів

Методом підрахунку кількості екземплярів визначають рясність виду як при детальних стаціонарних дослідженнях, так і при тимчасових маршрутних обстеженнях природних і культурних фітоценозів. Його вважають одним з найоб'єктивніших методів оцінки рясності виду, оскільки дає уяву про чисельне екземплярне виявлення, щільність рослин, співвідношення створюваної фітомаси компонентів фітоценозу.

При екземплярному обліку дуже важко визначити кількість особин кореневищних рослин очерету звичайного *Phragmites australis*, кореневищних осок, пирію повзучого *Elytrigia repens* тощо, оскільки кореневища в них розростаються й утворюють масу вегетативних пагонів. У зв'язку з цим виникає питання: що брати за одиницю обліку – пагін чи кореневище? Зважаючи на те, що в одно- і дворічних кореневищних видів кількість екземплярів тотожня кількості пагонів, у геоботанічній практиці при обліку таких рослин підраховують не кількість екземплярів, а кількість пагонів на одиниці площі. Певний інтерес має облік, коли кількість екземплярів збігається з кількістю пагонів або чітко відокремлені екземпляри, мають подібні розміри.

Отже, метод підрахунку кількості екземплярів, незважаючи на деякі труднощі, які виникають при обліку екземплярної насиченості, є одним з найоб'єктивніших методів у геоботаніці.

4.2 Визначення об'єму рослин у фітоценозі

Щоб встановити продуктивність фітоценозу, в практиці лісового господарства користуються таким методом абсолютної оцінки, як визначення об'єму рослин. Розраховують його за допомогою Масових таблиць (Воронов, 1973). Для цього необхідно знати середній діаметр стовбура на висоті 1,3 м та бонітет дерев.

Бонітет – показник продуктивності лісу і визначається співвідношенням інтенсивності росту дерев у висоту за певного віку розвитку. Виділяють п'ять класів бонітету: I – найпродуктивніший і V – найнижчий; коли висота сосни у 100-120 років досягає висоти 10-12 м. Бонітет визначають по таблицях або графіках.

Об'єм деревини визначають за модельними деревами, що виділяють у насадженні як середньовиважені або шляхом суцільного обміру всіх дерев ділянки і підсумовуванням їх об'ємів.

Вперше об'ємний аналіз рослин запропонував В.В. Альохін. Для

цього рослини вміщують у градуйований циліндр або якусь іншу градуйовану посудину і з іншого градуйованого циліндра наливають в нього певну кількість води до мітки. Різниця між об'ємом, який зайняли в циліндрі рослини, наливої в нього води з другого циліндра і становитиме об'єм, зайнятий рослинами.

Знаючи об'єм надземної частини рослин, зрізаних з певної одиниці площі (1 м², 100 м²), та їхню середню висоту, перемножують ці величини й отримують об'єм середовища, в якому вони розміщуються (у %). Це й буде процент заповнення простору рослинами, або питомий об'єм.

4.3 Визначення біомаси і продукції

Кількісне співвідношення видів у фітоценозі визначають не лише шляхом підрахунку екземплярів того чи іншого виду, але й за їхньою масою або продукцією. Для цього використовують різні способи: підрахунок та зважування у водоростей, зважування надземної частини у трав'яних і деревних рослин.

Ваговий метод обліку застосовується тоді, коли необхідно визначити рясність або кількісні параметри виду в господарько цінних або значимих фітоценозах, для визначення продуктивності природних кормових угідь, лісових насаджень, ягідників, обсяг заготівлі лікарської сировини тощо.

Визначають фітомасу як окремого виду, так і групи видів (наприклад, господарьки цінних рослин сінокосу чи пасовища), а нерідко й рослинного угруповання. Ваговий облік проводять, якщо треба визначити біомасу окремих ярусів чи функціональних біогеогоризонтів: крони, гілок, стовбурної деревини, урожай зерна, плодів, ягід.

Залежно від призначення (способу використання) біомасу зважують у сирому, повітряно-сухому і абсолютно сухому стані. У загальну масу органічної речовини включають масу наземної і підземної частини рослин. Для визначення маси підземної частини рослин роблять ґрунтові ями (розрізи) і на їхніх стінках за допомогою металічного шаблону або іншого пристрою вирізають ґрунтові моноліти на певній глибині (0-5 або 0-10 см, 11-20, 21-30, 31-40 см і глибше) або на глибині генетичних горизонтів. З вирізаних монолітів вибирають корені, промивають їх на ситах з певним діаметром отворів і висушують фільтрувальним папером. Нерідко при детальних дослідженнях їх розбирають за довжиною по фракціях: 0,1-0,5 мм, 0,6-1,0, 1,1-2,0, 2,1-4,0, 4,1-6,0 мм. Перші фракції складають поглинальні корінці (наприклад, у сосни *Pinus sylvestris*, яка росте на

болоті, вони зосереджені головним чином в 0-10 см горизонта); до наступної фракції належать провідникові корені, точніше – корінці. Звичайно для відбору їх користуються мікроскопом або біокулярною лупою. Корені класифікують на живі, відмираючі та мертві для визначення функціональної активності кореневих систем у різних геогоризонтах. Крім того, для всього угруповання або ж виду чи групи видів визначають загальну масу органічної речовини (живої і мертвої) в екосистемах.

Біомаса, або **фітомаса** – це загальна кількість органічної речовини, утвореної рослинами в екосистемі, за винятком мертвої речовини, яка синтезована за цей час рослинами, але не є частиною їх. Так, наприклад, відмираючі рослини болотних материнських фітоценозів в процесі їх мінералізації перетворюються в органічну масу – торф і не входять до складу фітомаси. Біомаса екосистем і складається з біомаси популяцій видів, що створюють ці екосистеми. Тому за величиною біомаси того чи іншого виду можна до певної міри судити про його роль у фітоценозі та екосистемі.

Масу неживої органічної речовини утворює мертва органічна маса тваринного і рослинного походження – опад, відпад, трупи комах, черв'яків та інших організмів. Вона відокремлена від цілісного організму рослини і не належить до життєдіяльних органів.

Однією з характерних особливостей рослинного угруповання є здатність продукувати органічну речовину. В цьому процесі беруть участь всі рослинні і тваринні організми, що населяють фітоценоз. Рослинні організми шляхом фотосинтезу утворюють органічні речовини, первинну продукцію, на яку припадає до 80 % загальної біомаси.

Вторинна продукція синтезується гетеротрофними організмами, ще менша кількість органічної речовини створюється хемотрофами.

А.Г. Воронов (1973) вважає, що для позначення конкретних кількісних показників доцільно вживати термін не "продуктивність", а "продукція" речовини. В геоботаніці розрізняють такі види продукції: загальна первинна, чиста первинна, або приріст; продукція опаду, продукція речовини.

Загальна первинна продукція, або брутто-продукція, звичайно розглядається МБП, як сумарне збільшення фітомаси угруповання або популяції виду за одиницю часу (добу, вегетаційний період, рік тощо) на одиниці площі (м², га), включаючи речовину, витрачену на дихання і процеси росту, а також кількість речовини опаду і екскретів гетеротрофних організмів.

Чиста первинна продукція, або нетто-продукція, рослинного

угруповання чи популяції виду – це фактичний приріст фітомаси за певний проміжок часу на одиниці площі, тобто кількість органічної речовини, акумульованої рослинами після часткового використання її на дихання.

Опад – це відмерла первинна продукція, тобто кількість органічної речовини, відмерлої в наземних частин рослин протягом певного часу на одиниці площі. Це відмерлі гілки, кора, суцвіття, опалі квітки, плоди тощо.

Відпад – частина опаду, яка складається з дерев і кущів, відмерлих за певний час на одиниці площі. Виникає внаслідок зрідження деревостану, травостою.

Листковий відпад – це частина опаду, що складається з листків, приквіткових, квіткових лусок, дрібних гілочок тощо, які відпали за певний проміжок часу на одиниці площі.

Коренепад – частина загальної опаду, яку утворюють корені і підземні пагони, що відмерли у фітоценозі за певний час на одиниці площі.

Підстилка – наземний шар рослинних і тваринних решток різного ступеня мінералізації та потужності.

У геоботаніці прийняті ще такі поняття і терміни: видова продукція – продукція створена одним якимось видом; валова продукція – вся продукція; корисна продукція – частина валової продукції, корисної в господарському відношенні; валовий запас – загальний запас господарськи цінної біомаси (деревина в лісах трав'яна маса на сінокосах тощо).

Наведені вище поняття, якими користуються для характеристики біомаси і фітомаси, дають можливість її оцінити як в цілому, так і окремі її компоненти, а також щодо виду, його участі у фітоценозі і фітоценозу взагалі. При цьому рослинні угруповання різняться за наземною та підземною фітомасою, співвідношенням господарськи цінних рослин.

5 Розміщення виду у фітоценозі

В рослинному угрупованні розміщення видів обумовлене їхніми біологічними властивостями. Розташування і просторове розміщення вегетативних і генеративних надземних та підземних органів рослин мають забезпечувати якнайповніше використання ними енергетичних і матеріальних ресурсів кліматопу й едафотопу. Певну роль у цьому відіграє характер галузнення пагонів, порядок листкорозміщення, період цвітіння і тривалість його в різних видів, спосіб вегетативного розмноження і насінневої продуктивності, інтенсивність наростання

фітомаси. За сприятливих умов вид шляхом розподілу на площі своїх особин досягає оптимального просторового розміщення в ценозі.

При постійному спостереженні за розвитком фітоценозу або при разовому аналізі змін, які відбуваються в ньому, можна помітити, що особини одного виду рівномірно розміщуються на всій ділянці, другого – скупчено, третього – злито, четвертого – дифузно і злито, п'ятого – плямисто тощо. З часом у фітоценозі на обмеженій площі можна виявити значну кількість видів, які мають відповідну екземплярну насиченість.

5.1 Шкала розміщення виду у фітоценозі

Закономірності розміщення видів у фітоценозі свого часу вивчали відомі геоботаніки: Г.М. Висоцький, В.В. Альохін, Б.О. Биков, В.М. Сукачов, Ж. Браун-Бланке та інші. Ними розроблені різні схеми і шкали оцінки розміщення видів у фітоценозі.

Характер розміщення рослин в агрофітоценозі має істотне практичне значення. Так, при рядковому посіві рослини зазнають помітного бічного пригнічення, тимчасом як при шахматному або груповому розміщенні вони повністю використовують енергетичні ресурси кліматопу та едафотопу, а отже є більш життєздатними, мають кращу куцистість і генеративну продуктивність.

Розміщення видів у фітоценозі враховується геоботаніками при проведенні досліджень як на організменному, так і на популяційному рівні. Б.М. Міркін і Г.С. Розенберг (1978) розрізняють три типи розміщення особин популяцій на площі угруповання: контагіозний, випадковий і регулярний (недорозсіювання, розсіювання і надрозсіювання). В.І. Василевич пропонує два підходи до аналізу розподілу особин у межах ценопопуляції: 1) аналіз розподілу виду; 2) аналіз розміщення виду з урахуванням положення ділянок в просторі.

За 5-бальною шкалою, в якій синтезовані шкали Браун-Бланке, Тюксена та інших вчених, характер розподілу особин виду в угрупованні оцінюють так:

1 – рослини ростуть у фітоценозі поодинокими пагонами, стеблами, одинично, окремими індивідами

2 – групами, пучками, куцисто

3 – дернинами, плмами, малими подушками, латками; (місцями часто)

4 – невеликими колоніями чи великими плямами, общинами (місцями рясно)

5 – великими заростями, куртинами, заростями; (місцями домінує)

В.В. Альохін для характеристики розміщення виду у фітоценозі запропонував таку градацію: 1 – поодинокі, 2 – латочка, 3 – латка, 4 – група, 5 – заростями, 6 – заростями значних розмірів.

За законом розподілу Пуассона, ймовірність зустрічі однієї особини виду в будь-якій точці даної ділянки є величина досить мала і не залежить від того, скільки особин виду трапляється на інших ділянках. Як зазначає Грейг-Сміт (1967), біологічний сенс пуассонівського розподілу видів полягає в тому, що кількість особин одного виду на ділянці значно менша від тієї кількості, яка теоретично могла б знаходитися на всій площі, а розміщення їх незалежне.

Нормальний розподіл виду по площі є найбільш доцільним і свідчить про наявність оптимальних умов для його розвитку. За цих умов популяція не зазнає тиску з боку інших компонентів угруповання. Щоправда, в природній обстановці особини навіть одного і того ж виду рідко потрапляють в оптимальні умови для свого існування.

Характер розміщення виду у фітоценозі відіграє не тільки важливу фітоценоічну роль, а й має практичне значення. Наприклад, відомо, що злакові культури мають двобічне розташування листків, тому й розмішувати ці культури на полях (при посіві) треба так, щоб фотосинтетичний апарат рослин працював продуктивно, тобто листки якомога повніше використовували світлову енергію для утворення органічної речовини.

5.2 Трапляння

Дослідження лучних і лісових природних та культурних фітоценозів показали, що в однорідних фітоценозах певний вид трапляється майже на всіх облікових ділянках, другий – властивий лише для половини їх, а інші можуть траплятися рідше або зовсім рідко. Звичайно, чим більша рясність виду у фітоценозах, тим частіше він трапляється. Високою є частота трапляння едифікаторів та співедифікаторів, рідше (хоч і не завжди) трапляються асектатори. Між рясністю виду та його траплянням існує певна корелятивна залежність. Так, велика рясність корелює з високим траплянням, середній рясності відповідає значне трапляння, значна рясність при скупченості видів на ділянці обумовлює їх низьке трапляння, а за малої рясності низьким буде і трапляння видів.

Траплянням, за О.П. Шенніковим, називають ступінь ймовірності знайти певний вид на будь-якій малій ділянці в досліджуваному фітоценозі. Воно позначається **коефіцієнтом трапляння** – часткою ділянок, на яких трапився даний вид, від

загальної кількості обстежених ділянок (R %).

Метод обліку трапляння був запропонований К. Раункієром. Суть його полягає в тому, що на різних ділянках досліджуваного фітоценозу закидають кільця визначеної площі і описують численні імпровізовані діляночки; або ж описують рівномірно закладені в даному фітоценозі дослідні діляночки. У лучних угрупованнях закладають 10-20 ділянок площею 0,1-1,0 м² кожна, а в лісових фітоценозах закладають не менше 10 дослідних ділянок площею 100-1600 м² кожна.

На описуваних дослідних ділянках відзначають наявність або відсутність, кожного виду. Результати записуються на бланках чи у відомості відповідної форми, у якій проставляють кількість екземплярів (цифрою), або ставлять плюс (+), або мінус (-), що означає відповідно наявність чи відсутність виду. Коефіцієнт трапляння (%) визначають за формулою:

$$R\% = a \times 100\% / n$$

де *a* – кількість дослідних ділянок, на яких даний вид був зареєстрований, *n* – загальна кількість дослідних ділянок.

Наприклад, коефіцієнт трапляння деревію майже звичайного *Achillea submillefolium* дорівнює 48 %. Це означає, що деревій трапився у 48 % з усіх обстежених ділянок. Конюшина повзуча *Trifolium repens* у фітоценозі розподілена більш рівномірно, відповідно і коефіцієнт її трапляння вищий – 68 %, тоді як конюшина лучна *T. pratensis*, за підрахунками, трапляється спорадично (лише тричі) і коефіцієнт трапляння дорівнює 12 %. У такий же спосіб визначається частота трапляння й інших видів у рослинному угрупованні.

ДИНАМІКА ОЗНАК ФІТОЦЕНОЗІВ

- 1 Добові зміни фітоценозу
- 2 Сезонні зворотні зміни фітоценозів
 - 2.1 Категорії сезонних змін фітоценозів
 - 2.2 Періодичність, або фази розвитку рослин
 - 2.3 Аспективність фітоценозу
- 3 Порічні зміни рослинності, або флуктуації

ЛІТЕРАТУРА

Основна:

Абдулоєва О.С., Соломаха В.А. Фітоценологія. Навчальний посібник. К., 2011.

Додаткова:

Григора І.М., Соломаха В.А. Основи фітоценології. К., 2000.

Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Соломещ А.И. Современная наука о

растительности. Москва, 2001.

Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М., 1989.

Работнов Т.А. Фитоценология. М., 1978.

Якубенко Б.Є. Григора І.М., Мельничук М.Д. Геоботаніка: Навчальний посібник. К., 2008.

У природі постійно відбуваються різного роду зміни. Не лишаються незмінними й рослинні угруповання. Навіть ті фітоценози, що досягли високого рівня диференціації і внутрішнього глибокого зв'язку між компонентами, які їх створюють, постійно перебувають у розвитку. Динаміка їх спричинена або внутрішніми факторами, пов'язаними з біологічними особливостями саморегуляції видів чи фітоценозів, або зовнішніми, тобто впливом абіотичних антропогенних чинників. Внаслідок розвитку рослинних угруповань відбуваються певні зміни як у його флористичному складі, так і в структурі самого фітоценозу. Всі ці зміни можуть мати зворотній напрямок, коли внаслідок незначної зміни екологічних умов або відмін у сезонному розвитку угруповання відбуваються сезонні зміни або різнорічні (флуктуаційні) зміни. Сезонні та різнорічні зміни мають циклічний характер і без істотного впливу антропогенного фактору можуть мати більш-менш постійні схеми змін в певних екологічних умовах.

Ширшу амплітуду екологічного впливу та помітніші ценотичні відмінності мають **різнорічні зміни**, або **флуктуації**. З'ясування та пізнання цих категорій змін в еволюції рослинного покриву України має важливе теоретичне і практичне значення для розробки сучасних технологій вирощування культур та створення нових фітоценозів, для збереження господарськи цінних угідь і рідкісних видів рослин та їхніх угруповань.

Але внаслідок наявності цілого комплексу природних чинників та під впливом дії антропопресії відбуваються ще й **незворотні зміни** (еволюційні або **сукцесійні**), які можуть суттєво змінювати флористичний склад та будову рослинних угруповань, повністю їх перетворюючи.

1 Добові зміни фітоценозу

Зворотні, або ненаправлені, зміни – це добові, сезонні та річні зміни фітоценозу в межах незначного середнього відхилення фітоценотипів та екотопу. Характерними ознаками цих змін є: зворотність; протікання в межах одного фітоценозу; різна орієнтованість залежно від рівня екологічного впливу та строку

виявлення; стійкість флористичного складу; відсутність сильних і ефективних інвазійних компонентів; короточасні відхилення змін фітоценозів. Найхарактернішою рисою цих змін є те, що за певних умов вони здатні відтворити попередній фітоценоз або близький за його природою. Зворотні зміни протікають через певні фази рослинного покриву, вони не є кардинальними і не приводять до заміни одного угруповання іншим, а відбуваються в межах одного і того ж фітоценозу, чим і відрізняються від незворотних змін.

Добові зміни в рослині відбуваються протягом доби – швидкоплинні зміни фотосинтезу, транспірації, накопиченні первинного крохмалю, дихання, живлення, зволоження, нугацій, наростанні фітомаси і збільшенні розмірів листків, появі нових корінців тощо. Характер добових змін залежить від генетично обумовлених темпів росту, тривалості та якості освітлення; режиму аерації й вологості ґрунту, сили і напряму вітру, життєдіяльності тварин та мікроорганізмів. Так, за добу стебло бамбука *Bambusa* подовжується на 40 см; деякі види (льон *Linum*, ситникові *Juncaceae*, осоки *Carex*) розкривають квітки вранці; інші (матиюла, або левкой довгопелюстковий *Matthiola longipetala*) – ввечері; клен *Acer*, жито *Secale*, кукурудза *Zea mays* запилюються вдень, коли квітки знаходяться у розкритому стані. Г. Вальтер спостерігав, як алоказія *Alocasia* вдень випаровує вологу всією поверхнею, а після заходу сонця рясно виділяє її, і краплини води безперервно стікають з листків.

2 Сезонні зворотні зміни фітоценозів

Сезонні зміни фітоценозів відбуваються протягом сезону і, як правило, повторюються за сезонами з року в рік. Вони триваліші та глибші за своїм змістом, спричинені контрастним впливом абіотичних факторів і знайшли своє відображення в адаптивних змінах структури, флористичного складу, кількісних співвідношень компонентів, їхньої чисельності, строків цвітіння, ценопопуляційного спектра фітоценозів.

2.1 Категорії сезонних змін фітоценозів

Часто сезонні зміни виникають під впливом кліматичних, гідрологічних, ценотичних, зоогенних або антропогенних факторів. Відповідно до цього виділяють і категорії таких змін.

Кліматогенні сезонні зміни спричинені впливом кліматичних факторів, насамперед кількістю світла, тепла, вологи, силою вітру, температурою повітря. В лісах навесні, коли на широколистяних породах ще не розпустилися листки і під кронами дерев достатній рівень освітленості й вологості ґрунту, розвиваються ранньовесняні

види ряст ущільнений *Corydalis solida*, анемона жовтецева *Anemone ranunculoides*, медунка темна *Pulmonaria obscura*, влітку зі зростанням затіненості – тонконіг дібровний *Poa nemoralis*, яглиця звичайна *Aegopodium podagraria*, перлівка поникла *Melica nutans*, а восени, коли світло має вже іншу якість, рослини вегетують.

Гідрогенні сезонні зміни пов'язані зі змінами водного режиму рослин чи фітоценозу. Такі зміни добре помітні на осушених болотах. Навесні, коли внаслідок сніготанення рівень ґрунтових вод (РГВ) підвищується до 0,15-0,35 м, а температура ґрунту в кореневмісному шарі досягає 10-14°C, лісотвірні породи, як і види наземного покриву, рясно цвітуть, дають добрий приріст, а в другій половині літа, з пониженням РГВ до 60-80 см і підвищенням температури до 20-26°C і більше, всихають мохи, а журавлина болотна *Vaccinium oxycoccos* (= *Oxycoccus palustris*), андромеда багатоліста *Andromeda polifolia*, пухівки *Eriophorum* скидають листки, уповільнюється ріст чагарників і деревних порід.

Сезонні зміни видового складу чітко виявляються на популяційному рівні. Чисельність популяцій мало змінюється за сезонами у деревних і чагарникових порід, вічнозелених чагарничків. Тимчасом як в популяціях однорічних трав'янистих рослин навесні за оптимальної вологості, тепла й аерації утворюються тисячі проростків, а з підвищенням температури та в посушливих умовах до 30-50% їх відмирає.

Ценотичні сезонні зміни також виявляються в аспекті ценозів, вони обумовлені цвітінням, вегетацією і плодоношенням рослин, а часто й зміною домінантів фітоценозів.

Сезонні зміни продуктивності пов'язані з темпами наростання зеленої маси, котрі змінюються протягом вегетації, оскільки навесні, влітку і восени різні види рослинних угруповань мають різну інтенсивність фотосинтезу.

2.2 Періодичність, або фази розвитку рослин

Досить істотною ознакою фітоценозів є періодичність, тобто певна періодизація розвитку рослин. У процесі малого циклу розвитку дикорослих і культурних рослин звичайним є виділення таких періодів, або фаз: вегетація, бутонізація, цвітіння, плодоношення, висівання насіння тощо. Отже, в розвитку рослин спостерігається певна біологічна ритмічність, яка повторюється з року в рік у суворій закономірності за певних кліматичних та едафічних умов. Завдяки ритмічності та періодизації рослини якнайповніше використовують життєво важливі енергетичні можливості ценопопуляцій та сировинні

ресурси місцезростання фітоценозу. Оскільки ритми розвитку різних рослин у фітоценозі різняться в часі, то й структура фітоценозу протягом вегетації не залишається сталою, а помітно змінюється. Особливо чітко ритмічність розвитку проявляється в трав'янистих лучних і степових фітоценозах. У них поруч з вегетуючими рослинами можна зустріти й такі, що перебувають у фазі цвітіння, відцвітання, плодоношення чи відмирання. Таке явище неодночасного розвитку рослин у фітоценозі відомий московський геоботанік В.В. Альохін (1939) назвав "ярусністю" в часі. У процесі розвитку рослинного угруповання в ньому залишаються види, які пристосувалися до співіснування на обмеженій території та набули здатності використовувати світло та вологу рослинонасичених горизонтів у часі і просторі. Ранньовесняні неморальні види широколистяних лісів отримують достатню і кількість вологи з поверхневих шарів ґрунту і світло, коли лісотвірні породи ще не мають листя. Ефемери та ефемероїди степів і лук також повністю асимілюють світло і поглинають вологу з приповерхневих шарів ґрунту, а зі зміною повітряного та водного режимів завершують свій життєвий цикл розвитку і вступають у стан спокою, утворивши цибулини, кореневища, діаспори.

Важливу роль у пізнанні особливостей розвитку видів і фітоценозів відіграє **фенологія** – наука, яка вивчає сезонні явища в неживій та живій природі. В геоботаніці предметом фенологічних спостережень є проходження рослинами окремих фаз росту й розвитку в процесі вегетації й онтогенезу. Такі спостереження допомагають виявити не лише строки проходження будь-яким видом певної фенологічної фази в будь-якому рослинному угрупованні, а й зміни у циклі розвитку залежно від екологічних умов місцезростання та ступеня антропогенного тиску.

Види, що зростають у фітоценозі, різняться за систематичною приналежністю, вимогливістю до умов існування, життєвістю тощо, а тому вони не однорідні і в популяційному відношенні. Навіть особини однієї популяції в одному фітоценозі можуть перебувати на різних фазах розвитку: в стадії проростків або ростків (сходів), у стадії бутонізації, цвітіння, зав'язування плодів тощо. Фазами розвитку домінуючих видів – домінантів чи едифікаторів – визначається й ритміка рослинного угруповання, строки проходження ним фенологічних фаз, продуктивність, урожайність, господарська цінність.

Під час геоботанічних досліджень агрофітоценозів, природних кормових угідь тощо фенологічні показники обов'язково фіксуються в

польових описах. Для запису і реєстрації проходження фенологічних фаз розвитку рослин користуються різними системами умовних знаків. Так, О.П. Шенніков (1928) позначив окремі фази ініціалами їхньої назви: в – вегетація, з – зацвітання, ц – цвітіння, п – плодоношення, о – відмирання (від рос. отмирание).

Однак ці позначки не відображали всіх фаз розвитку рослин, тому згодом Є.М. Лавренко розробив детальнішу систему, в якій фази позначалися літерами, а підфази – цифрами: пр – проростки, р – ростки (відростаючі на початку вегетаційного періоду пагони багаторічників), вег – вегетаційний стан до викидання суцвіть, б – бутонізація, к – колосіння, ц – цвітіння (початок – ц₁, повне цвітіння – ц₂, відцвітання – ц₃), п – плодоношення (незрілі плоди – п₁, зрілі плоди – п₂, висипання плодів – п₃), цп – цвітіння – плодоношення (з підфазами цп₁, цп₂, цп₃), оп – осипання плодів, вд – відростання нових пагонів після осипання плодів (вдр.), вдм – відмирання надземних пагонів, м – мертві, сухі надземні пагони. Переваги цієї системи позначень полягають у тому, що вони легко запам'ятовуються і охоплюють практично всі фази розвитку вегетативних і генеративних органів.

Зміну фаз у рослин, що створюють фітоценоз, протягом вегетаційного періоду в геоботанічних працях представляють у вигляді фенологічних спектрів. Для агрофітоценозів і природних угідь фенологічні спектри навів Х. Гамс ще в 1918 р. Кожний вид на початку вегетаційного періоду позначався смужкою, котра поступово розширювалася (до настання цвітіння), а далі звужувалася (у фазі в'янення і відмирання).

О.П. Шенніков (1928) фенологічні спектри рослин зображував з урахуванням частоти трапляння виду у фітоценозі. За цією ознакою він розподілив види на п'ять класів (I – до 20%, II – 21-40, III – 41-60, IV – 61-80, V – 81-100%), кожному з яких відповідала певна ширина смуги. Різні фази позначалися різним кольором або штриховкою різної щільності. Знизу кожної смуги зазначалася кількість особин (у %), які тільки вегетують, а зверху – тих, що проходять генеративні фази. Дата вступу до певної фази проставлялася зверху на смугі, дата закінчення – знизу.

М.С. Шалит (1946) склав фенологічні спектри, в яких ширина смуги відображає не частоту трапляння, а проективне покриття виду. Такий підхід є доцільнішим, оскільки зі зміною фенологічної фази корелятивно змінюється і проективне покриття того чи іншого виду.

Розбіжності в часі проходження фенологічних фаз можна пояснити вимогливістю рослин до абіотичних факторів у процесі проходження ними тих чи інших фаз розвитку. На різних стадіях

розвитку рослини по-різному реагують на умови навколишнього середовища. Наприклад, у лісових угрупованнях для молодих рослин (у фазі проростків чи підросту) оптимальними є умови, які створюються при значному затіненні, а дорослі особини потребують більшого освітлення і вищої температури.

Отже, рослини, що утворюють певний фітоценоз, проходять ту чи іншу фазу вегетаційного розвитку тільки за певних умов навколишнього середовища, насамперед кліматичних.

На проходження тих чи інших фаз розвитку рослин впливають не лише екологічні фактори, а й ценотичні, спадкові, антропогенні тощо. Так, сезонний розвиток рослин всередині лісового фітоценозу відрізняється від такого за його межами, оскільки в густому деревостані із зімкнутими кронами складаються відмінні умови радіації, температури і вологості, порівняно з тими, що виникають на узліссі або відкритій ділянці. Тому на узліссі фенофази розвитку рослин розпочинаються на кілька днів раніше, ніж у середині лісу.

У великих містах, парках, скверах, дендраріях, ботсадах, клумбах тощо, де створюються кращі едафічні і кліматичні умови для розвитку рослин, коли не брати до уваги певну загазованість повітря, фенофази настають на кілька днів раніше, ніж за містом.

Ф. Шнеле (1961) виявив, що серед дерев, які ростуть в однакових умовах, одні розвиваються раніше, інші – пізніше, і пояснив це відміними температурного режиму в різних місцях. На проходження фенологічних фаз істотною мірою впливає спадковість (походження) рослин. Так, А.А. Дмитрієва (1948), яка проводила фенологічні спостереження за дикорослими видами в Батумському ботанічному саду, встановила, що вони мають різну періодичність. Зокрема, в деревних порід північного походження, як і в тропічних трав'янистих рослин, настає зимовий період спокою, не зважаючи на м'які зими.

Агротехнічні заходи також помітно впливають на хід фенологічних процесів. Наприклад, у плодкових культур після щеплення може змінюватися швидкість розвитку рослин. Підщепи рослин, що пізно зацвітають, затримують строки цвітіння прищепи, і навпаки, підщепи рослин, що рано зацвітають, прискорюють розвиток прищепи, її цвітіння. Строки сівби, внесення добрив тощо також впливають на фенологічні процеси, і людина використовує це в практичній роботі.

2.3 Аспективність фітоценозу

Аспект – це зовнішній вигляд фітоценозу у певний період розвитку. Він зумовлений зовнішнім виглядом рослин у тій чи іншій фенологічній фазі, а тому й змінюється за сезонами, виявляючи певну

ритміку цих змін, зумовлену фенологічною ритмікою видів, які утворюють даний фітоценоз. Отже, аспект чітко виявляється як у просторі, так і часі. Оскільки види не рівномірно розподіляються на території і краще там, де знаходять оптимальні умови для свого росту і розвитку, то їй відповідний аспект вони створюватимуть саме в тому місцезростанні. Наприклад, незабудка болотна *Myosotis palustris*, приурочена до зволжених знижень рельєфу, у певних просторово відокремлених місцях буде створювати під час цвітіння голубий аспект фітоценозу, а на менш зволжених ділянках, заселених коронарією зозулячою *Coronaria flos-cuculi*, під час її цвітіння рослинне угруповання матиме рожевий аспект. На пологих схилах або вирівняних ділянках нерідко масово цвіте королиця звичайна *Leucanthemum vulgare*, створюючи неповторної краси біло-жовтий аспект лук. У першому випадку аспект буде плямистий (відповідно до чергування більш і менш зволжених ділянок), а в іншому – суцільний. Уздовж річок, поміж піщаними горбами виникає стрічкоподібний аспект, а на болотах – мозаїчний від цвітіння, наприклад, пухівки піхвової *Eriophorum vaginatum*, що росте на купинах.

У часі кожний з видів фітоценозу за оптимальних умов місцезростання повторюватиме проходження фенологічних фаз (вегетація, бутонізація, плодоношення тощо) з року в рік, характеризуючи специфіку розвитку фітоценозу.

Отже, аспект має чітко виражену динаміку, що збігається з фенологічними фазами в цілому. Динаміка аспекту пов'язана з рядом факторів. По-перше, її визначає флористичне багатство рослинного угруповання: ритміка аспекту залежить від ритміки різних видів, і чим багатший видовий склад фітоценозу, тим тривалішим і різноманітнішим буде і його аспект; по-друге, динаміка аспекту пов'язана з динамікою фенофаз ярусів фітоценозу: якщо в кожному ярусі аспект визначається тільки одним видом, то, зрозуміло, в п'ятиярусному фітоценозі він буде більш динамічний, ніж у двохлабусному; по-третє, динаміка аспекту визначається розподілом видів по території фітоценозу; по-четверте, відміни в умовах місцезростання також відбиваються на динаміці рослинного угруповання, а отже, й на динаміці його аспекту.

Динаміка аспекту рослинності певною мірою залежить від фази вегетації рослин: один вигляд має, наприклад, яблуневий сад рано навесні, коли його аспект визначають стовбури та безлисті гілки, інший – в той час, коли дерева вкриті листям, або в період повного цвітіння чи плодоношення. Навіть у листовкритому стані відтінки забарвлення листків надають саду певного зовнішнього вигляду

залежно від сезону (навесні, влітку, восени).

Зміни аспекту:

1. Початок квітня. Аспект бурий від торішніх відмерлих рослин.
2. Середина квітня. На бурому фоні торішніх трав з'являються бузкові квітки сон-трави розкритої *Pulsatilla patens*, світло-жовті – осоки низької *Carex humilis*.
3. Друга половина квітня. Аспект створюють золотаво-жовті квітки горицвіту весняного *Adonis vernalis* і ніжно-голубі – гіацинтка блідого *Hyacinthella leucophaea*. Зелений килим трав ще малопомітний.
4. Перша половина травня. На зеленому фоні численних трав, що з'явилися на поверхні землі, блідо-жовтий аспект створюють квітки первоцвіту лікарського *Primula officinalis*.
5. Друга половина травня. Аспект створюють білі квітки анемони лісової *Anemone sylvestris*, чини рябої *Lathyrus venetus* та лілові квітки півників угорських *Iris hungarica*.
6. Кінець травня. Степ рясно покритий густою травою. На зеленому фоні степу купинами розкидані блакитні квітки незабудки лісової *Myosotis sylvatica* та жовті плями жовтозілля лучного *Senecio jacobaea*.
7. Перша половина червня. Ліловий аспект степу створюють квітки шавлії лучної *Salvia pratensis* і ясно-жовті квітки козельців східних *Tragopogon orientalis*.
8. Друга половина червня. Аспект переважно білий від квіток конюшини гірської *Trifolium montanum*, королиці звичайної *Leucanthemum vulgare*, гадючника в'язолистого *Filipendula ulmaria*.
9. Початок липня. Рожево-жовтий аспект степу створюють рожеві квітки еспарцету піщого *Onobrychis arenaria* і жовті – підмаренника справжнього *Galium verum*.
10. Середина липня. Барвистість степу марніє. На загальному буруватому фоні з'являються сині суцвіття дельфініума клиновидного *Delphinium cuneatum*.
11. Кінець липня. Аспект ще більше блякне і буріє. Тільки де-не-де виділяються темно-червоні квітки чемериці чорної *Veratrum nigrum*.
12. Від серпня і до снігопаду. Наземні органи трав засихають і буріють. У цей час аспект степу одноманітний – бурий.

В інших типах рослинності виділяють різну кількість стадій зміни аспекту: у дібровах А.Г. Воронов (1973) розрізняє п'ять стадій зміни аспекту, а О.П. Шенніков (1928) для лучних фітоценозів – вісім змін тощо.

Аспекти бувають сталі і несталі. **Сталими**, або **постійними** називають аспекти, які повторюються у фітоценозах щороку.

Зрозуміло, що такі аспекти властиві для багаторічних фітоценозів – лісових, степових, болотних, лучних тощо. **Несталі**, або **нестійкі** аспекти – це аспекти, які в окремі роки не повторюються внаслідок випадання із фітоценозу деяких видів. Прикладом можуть служити степові фітоценози, з яких у посушливі роки випадають групи однорічних трав, або болотні фітоценози, зі складу яких через періодичне підсихання випадають сфагнові мохи або пухівка піхвова *Eriophorum vaginatum*. Види, які створюють загальний аспект фітоценозу протягом вегетаційного періоду, називають **аспектними видами**.

За своєю природою аспекти бувають фенологічні і хронологічні. Фенологічна зміна аспекту зумовлена проходженням фенологічних фаз розвитку домінантними видами чи групами їх. Така зміна аспекту фітоценозів повторюється з року в рік. Хронологічна зміна аспекту спостерігається лише в окремі роки, її може спричинити періодичність плодоношення, зміна погодних умов, розлив річок, поява у фітоценозі нових груп рослин.

3 Порічні зміни рослинності, або флуктуації

Випадкові зміни фітоценозів за окремими роками, або **флуктуації** (лат. *fluctuation*), відбуваються під впливом екологічних факторів, котрі не є постійними, а виникають в різні роки на певній ділянці (з циклом не більше 10 років за Т.О. Работновим). **Флуктуації** – ненаправлені, різноорієнтовані або циклічні різнорічні зміни рослинного угруповання, що завершуються поверненням до близького вихідному стану. Вони відбуваються під впливом кліматичних, гідрологічних, біотичних та антропогенних чинників, які, за Т.А. Работновим, спричиняють відповідні флуктуаційні зміни (екотопічні, антропогенні, зоогенні, фітоценотичні та фітопаразитарні), які відзначаються специфічністю флористичних, структурних, ценотичних та продукційних змін у різних типах екосистем.

Причинами флуктуацій є щорічна зміна кліматичних факторів, внаслідок чого складаються неоднорідні умови місцезростання (екотопів). Ці флуктуації називають **екотопічними**. Наприклад, розлив р. Сось (права притока Дніпра) на пониззі в різні роки буває один раз або два рази з інтервалом у 14-16 днів, він спричинює зміну притоку поживних зольних елементів, внесених талими водами, водно-повітряного режиму, строків вегетації, видового складу і продуктивності природних рослинних і угруповань.

Зоогенні флуктуації виникають під впливом життєдіяльності тварин. Масове розмноження мишей (полівок) у малосніжні й теплі

зими призводить до загибелі посівів зернових, а розмноження землеріпок – до перетворення природних сінокосів у не придатні для механізованої заготівлі кормів. Під впливом другорядних флуктуацій відбувається зміна корінних фітоценозів на вторинні.

Фітогенні флуктуації спричинюють інші види рослин, гриби, мікроорганізми. Вони призводять до зниження врожайності культур, імунітету рослин, їхньої життєвості та енергії розвитку. Під впливом таких флуктуацій корінні фітоценози замінюються новими.

Структура фітоценозу може змінюватися залежно від режиму його експлуатації в цьому або попередньому роках, дози внесених добрив, періодичних емісій забруднювачів – антропогенні або антропогенні флуктуації. Антропогенні зміни можуть бути і незворотними. Власне антропогенні зміни – зміни, результати яких можуть бути нівельовані відновлюваним процесом менше 10 років. Прикладом є відновлення структури лучних фітоценозів після припинення сінокісного або сінокосно-пасовищного використання.

ДИНАМІКА РОСЛИННОСТІ

- 1 Поняття «незворотні, або направлені, зміни»
- 2 Еволюція фітоценозів
- 3 Сукцесії
- 4 Клімаксові угруповання
- 5 Катаклізми

ЛІТЕРАТУРА

Основна:

Абдулоєва О.С., Соломаха В.А. Фітоценологія. Навчальний посібник. К., 2011.

Додаткова:

Александрова В.Д. Изучение смен растительного покрова // Полевая геоботаника. М.-Л., 1964.

Вальтер Г. Общая геоботаника. М., 1982.

Григора І.М., Соломаха В.А. Основи фітоценології. К., 2000.

Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Соломещ А.И. Современная наука о растительности: Учебник. – Москва: Логос, 2001.

Работнов Т.А. Фитоценология. М., 1978.

Якубенко Б.Є. Григора І.М., Мельничук М.Д. Геоботаніка: Навчальний посібник. К., 2008.

1 Поняття «незворотні, або направлені, зміни»

Внаслідок наявності цілого комплексу природних чинників та під впливом дії антропопресії відбуваються незворотні зміни (еволюційні або сукцесійні), які можуть суттєво змінювати флористичний склад та

будову рослинних угруповань, повністю їх перетворюючи.

Дані зміни, як ми вже зазначали, можуть мати природне та антропогенне походження. **Незворотні**, або **направлені, зміни** – це зміни, які протікають у певному напрямку, змінюючи один фітоценоз другим. Такі направлені зміни, що відбуваються через серію послідовних стадій, відмінних одна від одної, називають **сукцесією**. Її особливістю є направленість протікання та необоротність змін рослинного покриву, що відбулися.

За походженням сукцесії бувають первинні і вторинні. Перші з них формуються на ділянках, повністю або частково вільних від зачатків рослин (діаспор) – при заростанні зсувів, обвалів, обмілин, скель. Прикладом первинних необоротних змін є заростання дюнних горбів в Українському Поліссі. Першу стадію формування рослинного покриву становить часто лишайникове угруповання, рідше – різнотравне угруповання, другу – сірувато-булавоносцеве, третю – сосново-лишайникове, сосново-злаково-різнотравне. Тривалість цих стадій – 10-20 років, інколи – до 40 років і більше. За цей період формуються фітоценози зі сталим флористичним складом, структурною сформованістю та ценотичними зв'язками на і ценопопуляційному і видовому рівнях.

Вторинні необоротні зміни рослинного покриву виникають на розораних угіддях, лісових вирубках, меліорованих землях, затоплених водою ділянках тощо. З припиненням дегратогенної дії екологічного чи антропогенного фактора починаються необоротні сукцесійні зміни. Так, на осушених осоково-гіпнових низинних болотах унаслідок зниження рівня ґрунтових вод з рослинного покриву протягом одного-двох років повністю зникають гідрофільні та супергідрофільні болотні угруповання після чого відбувається процес мезофітизації. Перша сукцесійна стадія в цьому ряду осоково-злакова, друга – злаково-різнотравна, третя – злакова мезофільна або різнотравна ксеромезофільна. Однак у структурі рослинного покриву завершальними є не зазначені вище сукцесійні стадії, а лісоболотні сукцесії, в тому числі евтрофні, мезотрофні та оліготрофні, які утворюють самостійні сукцесійні ряди, котрі відображають різні рівні його генезису.

Інший приклад – розвиток перелогу. **Перелог** – заросла дикою рослинністю й молодими деревами, задернована орна земля, що не обробляється протягом 8-20 років поспіль. Після 30 років перелог перетворюється на пустиш і не відрізняється від цілини, тобто його освоєння не відрізняється від оранки на нових землях. У трипольному господарстві перелогом називається земля під паром, що не засівається

1–2 роки навмисно, для відновлення запасів перегною й зростання родючості. На перелозі збільшується видове різноманіття та кількість птахів. Розрізняють декілька стадій розвитку перелозу:

– бур'янова стадія формується в перший рік сукцесії, коли нерозорана і незасяяна земля заростає однорічними і багаторічними бур'янами : гадючник звичайний *Filipendula vulgaris*, лопух великий *Arctium lappa*, кропива дводомна *Urtica dioica*, смілка широколиста *Silene latifolia* (куколиця біла *Melandrium album*), рутка лікарська *Fumaria officinalis*, пажитниця багаторічна *Lolium perenne*, болиголов плямистий *Conium maculatum*.

– пірийний перелоз утворюється на другий рік залишення ріллі. Восени першого року перелозу коренева система бур'янів пронизує ґрунт, тому на другий рік він інтенсивно зволожується опадами. Ці умови сприятливі для росту пір'ю повзучого *Elytrigia repens*, який витісняє інші бур'яни. На цій стадії особливо ефективно використання перелози для сіножатей. Пірийна стадія існує 7–10 років.

– тонконоговий перелоз настає за 8–11 років, коли рихлокущові злаки (тимофіївка степова *Phleum phleoides*, бромус покрівельний *Bromus tectorum*, житняк пухнастоквітковий *Agropyron dasyanthum*) витісняють пірий. Тривалість стадії 10–15 років.

– типчаківий період настає за 18–26 років, коли всі поживні речовини ґрунту переходять в органічний стан. На такому ґрунті можуть рости тільки щільнокущові злаками – типчаки (костриця валіська, або типчак, або типець *Festuca valesiaca*).

– ковиловий степ або цілина – наступна стадія розвитку перелозу на чорноземних ґрунтах (ковила пірчаста *Stipa pennata*, довгий остюк якої вкритий м'якими волосками, і тирса або волосиста ковила *Stipa capillata*, остюк якої голий, розповсюджені на залишках степових ділянок).

Розораний пірийний перелоз називається м'яким перелозом, типчаківий – тврєдим.

2 Еволюція фітоценозів

Еволюційні перетворення рослинних угруповань відбуваються і внаслідок протікання двох взаємопов'язаних і доповнюючих і процесів – флорогенезу та фітоценогенезу, внаслідок чого відбувається формування нових типів рослинних угруповань. Внаслідок флорогенезу відбувається утворення нових видів, більш пристосованих до існування в новостворених умовах середовища. Значення цього процесу є визначальним в процесі еволюційних перетворень рослинного світу, так як незмінність екологічних амплітуд видів

викликала в процесі еволюції зникнення переважної більшості видів рослин. Головною ознакою протікання цього процесу є збільшення альфа- та бета- різноманітності видів, що є передумовою для протікання фітоценогенезу.

Через зміни в навколишньому природному середовищі, особливо в історичному аспекті, протікають значні зміни в рослинних угрупованнях, внаслідок фітоценогенезу, що є наслідком утворення нових комбінацій видів як за рахунок наявних в попередньому типі видів, так і з входженням інших, в тому числі і новоутворених. Утворення нового сполучення видів, як образа майбутнього нового рослинного угруповання, відбувається також за умови диференціації екологічних ніш, зміни в співвідношенні яких і викликають глобальні зміни в рослинних угрупованнях.

У процесі еволюції рослинних угруповань вид незалежно від його ролі і значення в них може то з'являтися, то зникати з його і складу при зміні різних природних та антропогенних чинників. Так деякі види при зміні в певні вегетаційні сезони кліматичних умов можуть перебувати у вигляді непроростлого насіння або невегетуючих кореневих систем, що може викликати сезонні зміни рослинного угруповання. При невідповідності наявних умов середовища певного екотопу екологічній стратегії виду, він може взагалі зникнути або переміститись в інші типи рослинних угруповань.

В цілому процес еволюційних перетворень рослинних угруповань є природним процесом, який відбувався протягом значного періоду еволюції нашої планети, коли почався процес формування рослинних угруповань. Але в останнє століття внаслідок процесів антропогенної зміни рослинного покриву, а особливо її синантропізації, значні зміни відбулися в рослинному покриві всіх континентів Земної кулі. В цьому еволюція рослинних угруповань може мати непрогресивний характер внаслідок їхніх і змін. Це особливо проявляється при зникненні рідкісних та зникаючих видів в фітоценозах та поширенні в антропогенних і навіть природних рослинних угрупованнях значної кількості адвентивних рослин. Як приклад такого негативного явища можна навести поширення злісного бур'яна – амброзії полинолистої *Ambrosia artemisiifolia*, яка інтенсивно поширюється в трав'яних угрупованнях степової та лісостепової зон України.

Прогресивним наслідком впливу людини є інтродукція цілого ряду видів рослин у флору України, які сприяли вирішенню якихось локальних екологічних або ресурсних завдань. Введення в склад створюваних на еродованих схилах деревно-чагарникових угруповань робінії несправжньоакацієвої *Robinia pseudoacacia* сприяло вирішенню

локальної екологічної проблеми на значних площках.

Вікові ендегенні зміни формуються протягом дуже тривалого часу. Вони відбуваються шляхом зміни окремих фаз і стадій, поки рослинне угруповання не досягне кульмінаційної фази. Прикладом таких змін є зміни материнських рослинних угруповань в поєднанні з болотоутворенням. На Поліссі після відступання останнього льодовика залишилось багато озер і водойм. З потеплінням клімату вони почали заселятися водоростями і планктонними організмами, а згодом внаслідок перегнивання їхніх решток на дні цих водойм утворилися колоїдальні відклади (сапропелі). Збільшення їхньої товщі та обміління озер сприяло наростанню сплавини з гіпнових мохів та кореневищних видів бобівника трилистого *Menyanthes trifoliata*, вовчого тіла болотного *Comarum palustre*, осоки багрової *Carex limosa* та насуванню на водне дзеркало. Відмерлі та опалі її рештки з домішкою мінеральних речовин та неповно мінералізованими рештками названих рослин перетворилися на торф. З подальшим обмілінням озер і збільшенням потужності торфу створилися умови для заростання їх очеретовими, рогозовими, осоковими та іншими рослинними угрупованнями, які відклали потужні пласти торфу. Вони, в свою чергу, часто служили субстратом для очеретяно-осокових і осокових або деревно-очеретяних угруповань, рештки яких утворили аналогічні торфи, котрі вповнювали ложа озер чи водойм, утворюючи потужні евтрофні (низинні) пласти та торфові поклади. Тепер на них ростуть сучасні низинні трав'янисті (осоково-гіпнові) або лісо-болотні вільхово-осокові чи вільхово-різнотравні угруповання.

Віддалення фітоценозів від мінерального дна через сукцесійні зміни материнських рослинних угруповань, що відклали відповідні види торфу, та внаслідок поступового збіднення зольного живлення спричинило появу спочатку мезотрофних (осоково-сфагнових, пухівково-осокових), а потім – оліготрофних (пухівково-сфагнових і сфагнових) угруповань. Зазначені окремі стадії та фази болотоутворення мають різну тривалість, яку відображає потужність відкладеного за цей період пласта торфу, а вікові ендединамічні зміни відбивають всі сукцесійні фази і стадії материнських рослинних угруповань, що утворюють болотне торфовище.

Так, на місці водойм протягом 8000-12000 років виникли торфові болота, котрі в сучасних умовах досягли різної стадії генезису. Стратиграфічний профіль ілюструє послідовність зміни материнських рослинних угруповань, які після розкладу їхніх решток перетворилися на відклади відповідних торфів певної стадії розвитку.

3 Сукцесії

У процесі розвитку рослинного покриву відбуваються певні його зміни. Деякі з них майже не помітні і не поширюються за межі фітоценозу, а деякі є кардинальними, такими, що спричинюють зміну одного фітоценозу іншим, наприклад малопродуктивні природні кормові угіддя змінюються і високопродуктивними. Зміни рослинного покриву, які і характеризують перехід одного фітоценозу в інший та мають необоротний перебіг, називаються **сукцесійними або сукцесіями**. Заміна одного угруповання іншим, відмінним від попереднього, відбувається внаслідок змін флористичного складу, будови та ценотичних взаємозв'язків, які виникають у відповідь на зміни абіотичного середовища едафотопу і кліматопу. На відміну від сукцесій, менш чітко виявлені зміни часто пов'язані з кількісними показниками рясності, покриття, флористичного складу, структури тощо і не виходять за межі даного фітоценозу. Такі зміни і сукцесії тісно зв'язані між собою і доповнюють одні одних, створюючи цілісну картину динаміки рослинного покриву. Разом з тим між ними є відмінності.

Менш помітні зміни короткотривалі, вони обмежуються одним фітоценозом і мають виявленість у часі, а фітоценоз хоча й зазнає змін, але не замінюється іншим. Детальніша характеристика таких змін рослинності наведена раніше.

Сукцесійні зміни відзначаються довготривалістю дії; вони виходять за межі одного фітоценозу; змінюються в просторі; внаслідок їх фітоценоз замінюється іншим; вони властиві для рослинного покриву і мають незворотний характер. Сукцесійні зміни можуть бути спричинені як внутрішніми, так і зовнішніми факторами. Вони діють на фітоценоз одночасно, але вияв їх може бути неоднозначним: в одному випадку таке поєднання зовнішніх і внутрішніх чинників може стимулювати розвиток прогресивних змін, а в іншому – гальмувати його.

О.П. Шенніков наводить п'ять, на його думку, найістотніших внутрішніх причин сукцесійних змін.

1. Розмноження рослин. Завдяки збільшенню чисельності особин, а точніше ценопопуляцій, в яких вид домінує, збільшує площу розселення порівняно з видами, менш пристосованими до даних умов місцезростання. Такі види, виборюючи місце у фітоценозі, зміцнюють свою фітоценотичну роль і стають едифікаторами фітоценозів, а їхні ценопопуляції підготовляють ґрунт для зміни одного угруповання іншим, яке відповідає зміненим умовам існування.

2. Боротьба за умови середовища між компонентами фітоценозу. Це не менш важлива причина сукцесії, оскільки види у фітоценозі

мають різну здатність до використання матеріально-енергетичних ресурсів кліматичного й едафічного фітосередовища, і як наслідок одні з них швидко і в достатній кількості поглинають необхідні для їхнього розвитку азот, зольні елементи, вуглекислий газ, кисень, світло, воду тощо і характеризуються високими якісними та кількісними показниками життєздатності та продуктивності, а інші слабо поглинають і погано засвоюють елементи мінерального живлення, через що відіграють у фітоценозі другорядну роль і мало впливають на зміни рослинного покриву, а інколи випадають з флористичного складу.

3. Вторгнення (інвазія) нових видів до фітоценозу. Цей фактор може спричинитися до сукцесійних змін, якщо умови, які склалися в даному фітоценозі, виявляться оптимальними для розвитку і розмноження видів, котрі потрапили сюди ззовні. Внаслідок зростання чисельності особин видів-мігрантів та розселенню їх змінюються флористичний склад і будова фітоценозу.

4. Зміни фітоценозу через саморозвиток. Залежно від двох сфер його живлення, повітряне та ґрунтове середовище також змінюється, але в одному випадку воно стимулює подальший розвиток даного фітоценозу, а в іншому спричиняє зміни даного фітоценозу іншим, більш адаптованим до нових умов місцезростання.

5. Утворення нового фітоценозу шляхом його еволюційного перетворення відбувається повільно, але ці зміни призводять до утворення нових комбінацій видів, що є більш адаптованими до існуючих екологічних умов.

Зовнішніми причинами сукцесій рослинного покриву найчастіше є кліматогенні, едафогенні, пірогенні, антропогенні фактори. **Екзодинамічні зміни** рослинності виникають під впливом зовнішніх екологічних факторів та чинників, не властивих природному розвитку рослинного угруповання. Причинами таких змін можуть бути: пожежі, відсутність комах, зсуви ґрунту, сніжні лавини, рубки лісу, тмеліорація, затоплення тощо. Відповідно до цих причин екзодинамічні зміни поділяються на кілька категорій. Відповідно екзогенні зміни поділяються на кілька категорій: кліматогенні, едафогенні, фітогенні, зоогенні, природно-антропогенні, антропогенні.

Кліматогенні зміни рослинності відбуваються внаслідок зміни клімату. Наприклад, сучасна болотна рослинність є результатом послідовної зміни фітоценозів, на різних фазах і етапах розвитку, пов'язаної зі змінами клімату впродовж голоцену. На ранньоголоценовій фазі сухого континентального клімату склалися сприятливі умови для розвитку розріджених соснових лісів з

відкритими ділянками степової рослинності Середньоголоценова фаза характеризувалася теплим кліматом і пануванням хвойно-широколистяних лісів, а пізньоголоценова – вологим і прохолодним кліматом та розвитком хвойно-широколистяних і листяних лісів.

Едафогенні зміни виникають на місці гірських обвалів, зсувів, вивержень вулканів, тобто на ділянках, де на материнських породах формуються ґрунти, на яких поселяються занесені види та розвиваються рослинні угруповання.

Фітогенні зміни відбуваються під впливом нових, не властивих даному ценозу видів. Такі зміни з'являються, наприклад, тоді, коли під намет вологого або заболоченого лісу проникають сфагнові мохи, котрі згодом заступають лісотвірну породу, і замість лісового угруповання з'являється лісове чи трав'яне болото.

Зоогенні зміни спричиняє життєдіяльність тваринних організмів. Так, після нальоту сарани, яка на своєму шляху знищує всю рослинність, на місці зниклої рослинності формуються нові фітоценози.

Природно-антропогенні зміни з'являються внаслідок сумісної дії природних і антропогенних факторів. По суті, це зміни, які мають тенденцію до напрямку деградації, і виникли під впливом техногенних чинників і наступного природного відновлення фітоценозів. Такі зміни можна спостерігати на лісових згарищах, де відбуваються лісовідновні процеси. Це демутаційні зміни з елементами сингенезу й ендоекогенезу, в результаті яких відновлюються лісові, лучні та інші угіддя, будова яких і флористичний склад нерідко відмінні від попередніх. В наш час дуже часті пірогенні зміни. Починаються відновні процеси зняття негативного впливу екзогенного фактора.

Антропогенні зміни дуже поширені і виникають під впливом господарської діяльності людини і пов'язані, зокрема, з інтенсивним використанням різного роду технічних засобів. За охопленням території антропогенні зміни рослинності бувають локальними та регіональними, за тривалістю – короткочасними, середньо- та довготривалими, за характером – інтенсивними й екстенсивними, за способом протікання – малопомітними і раптовими.

У структурі антропогенних змін істотне місце займають *гідрогенні зміни*, спричинені надмірним зволоженням або регулюванням водного режиму на меліорованих землях. Прикладом таких змін є неоценози зернових, овочевих і кормових культур, котрі створюються на осушених і заболочених землях, площа яких в Україні становить понад 3 млн. гектарів.

Катастрофічними за своїми наслідками є суцільні рубки лісу,

після яких, на відміну від санітарних рубок, що спричинюють порушення лише наземного покриву, відбуваються кардинальні *демутаційні зміни*.

Менш різкі зміни рослинного покриву, виникають під впливом пасквальної дигресії (спасування) і фенісекціальної дії (сінокосіння). Ці антропогенні чинники призводять до збіднення видового складу, спрощення структури сінокосів і пасовищ, руйнування дернини, ущільнення ґрунту, виникнення численних стежок, від чого лісові угруповання набувають лісопаркового вигляду.

Техногенні зміни є результатом застосування технічних і транспортних засобів у лісовому та сільському господарстві. Так, у букових фітоценозах після роботи багатотонних трельовочних тракторів погіршується лісовідновлення, що пояснюється ущільненням ґрунту і зникненням дощових черв'яків, які сприяють аерації ґрунту.

Екзогенні рекреаційні зміни рослинності виникають у місцях заготівлі дикорослих рослин та масового відпочинку населення, де рекреаційні навантаження спричинюються до зміни одних рослинних угруповань іншими, що особливо часто спостерігається в приміських лісах.

Сукцесії неоднорідні за походженням, тривалістю та за глибиною їх дії. Пізнанню природи сукцесій присвятили свої праці багато які вітчизняні й іноземні вчені, зокрема, Й.К. Пачоський, В.М. Сукачов, О.П. Шенніков, Т.О. Работнов, В.І. Парфьонов, Є.М. Лавренко, П.Д. Ярошенко, Д. Уївер, Ф. Клементіс, Ж. Браун-Бланке, А. Тенслі, Р. Уїттекер, Р. Сенандер, Т.Л. Андрієнко, Ю.Р. Шеляг-Сосонко, Л.С. Балашов, та ін. Ними розроблено ряд схем змін та сукцесій рослинного покриву.

У разі дії одного й того ж фактора (наприклад, природного підсихання боліт внаслідок підвищення сухості повітря, яке спостерігається протягом останнього півстоліття), зміни фітоценозів, котрі на перших порах характеризували різнорічні зміни, а згодом спричинилися до необоротних змін у структурі та розвитку фітоценозів, у результаті чого замість гідрофільних осоково-гіпнових фітоценозів з'явилися мезофільні злаково-осокові і злаково-різнотравні.

За походженням сукцесії бувають первинні і вторинні. **Первинні сукцесії** формуються на ділянках, повністю або частково вільних від зачатків рослин (діаспор) (прикладом можуть бути сукцесії, що виникають при заростанні зсувів, обвалів, обмілінь, скель тощо). **Вторинні сукцесії** виникають або на ділянках, вкритих рослинним покривом, який був порушений певною мірою, або внаслідок зміни

направленості розвитку фітоценозу під впливом кардинальних змін умов середовища (наприклад, на заболочених ділянках, котрі осушені). Отже, гігрофільні фітоценози замінюються мезофільними.

Рослинне угруповання, яке в процесі сукцесії змінюється іншим, становить стадію цієї сукцесії. Завершальне рослинне угруповання, яке розвивається при оптимумі абіотичних факторів і досягає кульмінації свого розвитку та стабільності, Ф. Клементс назвав клімаксом, а П.Д. Ярошенко – вузловим угрупованням. На думку американських учених, вся сукупність змін рослинних угруповань в процесі сукцесії становить серію сукцесій.

В наш час важливе значення має прогнозування розвитку аборигенної і культурної рослинності на найближчу і віддалену перспективу. Тому до вже розглянутих вище категорій перетворень рослинності додаються прогнозні зміни. Це специфічні передбачувані зміни рослинності, що виникають у межах заздалегідь спрогнозованих перетворень, які можуть (або мають) статися під впливом регульованої дії природних, факторів і соціально-економічних потреб. Отже, прогнозні зміни – це запрограмовані майбутні перетворення культурної та дикорослої флори і рослинності.

4 Клімаксові угруповання

У геоботаніків американської школи термін "**клімакс**" широко використовується для позначення завершальної, або зрілої, стадії сукцесії. Найповніше розвинув учення про клімакс Фредерик Клементс (Clements, 1916). За його визначенням, "клімакс являє собою вищу ланку розвитку рослинності і, будучи такою, створює основу для природної класифікації рослинних угруповань". Як зазначає В.Д. Александрова, клімакс включає біологічне і фізіографічне поняття.

У біологічному сенсі **клімакс** трактується як певний результат сукцесії, яка формує "зріле" рослинне угруповання. Клементс розглядав клімаксові угруповання як організм і на цій основ розвивав своє вчення. Його теорію класифікують як теорію про моноклімакс. Суть її полягає в тому, що клімакс теоретично визначається тільки кліматичними умовами, обширністю й рівнинністю території з достатньою кліматичною однорідністю, а фактично широтною зональністю з монотонністю його виявлення – звідки й сама назва моноклімакс. Клімакс досягає повної "зрілості" і є завершальною стадією сукцесії, котра виявляється зрілістю за кількома показниками: флористичному, ценотичному, структурно-морфологічному, едафічному й орографічному.

Як зазначає О.П. Шенников, флористичний склад клімаксного угруповання на території його виявлення не залишається незмінним, він частково змінюється відповідно до місцевих змін клімату, але в загальних рисах домінуючі життєві форми рослин зберігають схожість. Наприклад, у зоні листопадних лісів у Європі клімаксові фітоценози складаються з дуба, граба, клена, липи, а в Західному Сибіру – з берези, тобто вони представлені різними едифікаторами, але належать до однієї життєвої форми – листопадних дерев. За теорією моноклімаксу всі форми природної рослинності, які розміщуються в кліматично однорідній області, закінчують свій розвиток, досягнувши завершальної, клімаксної стадії. Характерною особливістю моноклімаксної стадії є те, що її гідрофільна та ксерофільна рослинність через ряд послідовних стадій змінюється мезофільною рослинністю, яка найбільшою мірою відповідає збалансованим співвідношенням між кліматом і рослинністю.

Пізніше була запропонована теорія поліклімаксу. Суть її полягає в тому, що в межах кліматичної зони є не один клімакс, а кілька (поліклімакс), котрі з'явилися під впливом некліматичних факторів і, у свою чергу, сприяють припиненню розвитку кліматичного клімаксу. Наприклад, розвиток соснових угруповань на Олешківських пісках степової зони визначається не стільки кліматичним, скільки едафічним фактором – бідними піщаними сухими ґрунтами. Тому такий клімакс називають педоклімакс (від грец. *pedos* – ґрунт).

Розвиток рослинного покриву Клементс розглядав як універсальний всеохоплюючий сукцесійний процес, котрий протікає на рівні клімаксових і серіальних змін. Клімаксові сукцесії являють собою зрілу завершальну стадію розвитку певної форми рослинності. Такими є клімакс-формації, які цілком відповідають кліматичним особливостям зони чи регіону. В кліматичній зоні Передгірних та гірських районів Карпат це ялиновий лісу, степовій зоні – степ, тундри – чагарничково-мохово-лишайникові угруповання. Оскільки кліматичні умови протягом тисячоліть залишаються стабільними, то і клімакси зберігають свою стабільність і незмінність.

Серіальні рослинні угруповання менш стабільні, вони являють собою окремі стадії формування клімаксу, котрі послідовно об'єднуються в серію. Особливістю серіальних рослинних угруповань є те, що сукцесійні стадії постійно змінюють одна одну доти, поки не сформується клімаксне угруповання. Саме на детальному дослідженні сукцесійних серій базується вчення Клементса. *Ним зроблена їхня класифікація, котра наводиться нижче.*

А. Присерії – в ектопах у початкових стадіях вміст води

екстремальний (або повністю обезводнена поверхня, або водоїма).

I. Гідросерія – початковою фазою служить водоїма.

1. Галосерія – початковою фазою служить багата на солі, водоїма.

2. Оксисерія – початковою фазою служить водоїма з кислими водами.

II. Ксеросерія – початковою фазою служить безводний (або майже безводний) екотоп.

1. Літосерія – початковою фазою служить поверхня скелі.

2. Псамосерія – початковою фазою служить пісок.

V. Субсерії – вміст води на початкових стадіях неекстремальний або екстремальний лише протягом короткого строку.

I. Гідросерія.

II. Ксеросерія.

Клементс виділяє первинні і вторинні серії, а в їхніх межах за відношенням до води чи обводнення, засоленості, механічного складу субстрату – гідросерії та ксеросерії, а також їхні відміни.

Крім того, Клементс розрізняє численні клімаксні угруповання. Наведемо характеристику найпоширеніших з них.

Панклімакс. Клімакси (формації) об'єднуються в одиниці вищого рангу – панклімакси. **Панклімакс** включає два або більше споріднених між собою клімакси або формації з однаковими кліматичними явищами, з тими ж життєвими формами і спільними родами домінант. Для північної півкулі Клементе виділяє шість панклімаксів: арктичний, бореальний, лісовий, листопадний, степовий, субтропічний і тропічний.

Панклімакс, являючи собою зональну родинність кліматично обумовлених і широко зрозумілих зон земної кулі, за висловом Клементса, є "великою клисерією (кліматичною серією) для всієї півкулі". Панклімакси ведуть своє походження від давніх еоклімаксів – третинних і, можливо, ще більш ранніх. Вони відображають "філогенез" клімаксу.

Клімакс є зрілою, завершальною стадією сукцесії, кліматично чітко відповідає певній формі рослинного покриву. її виявом є клімакс-формації, котрі, у свою чергу, поділяються на асоціації. Асоціація, за Клементсом, – це найбільша таксономічна одиниця, що йде за формацією. Поділ клімаксу на асоціації залежить від наявності кліматичних відмінностей в межах області, зайнятої клімаксом. Асоціація і відповідна їй за обсягом серійна одиниця більш або менш близькі (у фітоценотичному відношенні формації) до формації в розумінні українських геоботаніків. Асоціація – це кліматично обумовлена одиниця.

Консоція відрізняється від асоціації тим, що має лише один

домінуючий вид. Наприклад, у Криму ліси, в яких домінує сосна Паласа *Pinus pallasiana*, являють собою консоцію, а змішані ліси з сосни Паласа і ялівцю високого *Juniperus excelsa* утворюють асоціацію.

Субклімакс – це рослинне угруповання, яке під впливом якого-небудь фактора спинилося у своєму розвитку на попередньому ступені. Наприклад, у Карпатах, у верхньому гірському лісовому поясі, де клімаксом є ялиновий ліс, субклімаксом будуть післялісові луки, залісненню яких перешкоджає систематичне сінокосіння та пасування.

Постклімакс – це рослинні угруповання, які утворюють організаційно більш високий ступінь, ніж пануючий на даній території клімакс. Наприклад, ліси річкових долин степової зони утворюють постклімакс.

Серіальний клімакс – це таке рослинне угруповання, котре з якої-небудь причини зупинилося у своєму розвитку за кілька стадій до досягнення клімаксу, який відповідає даній території. Прикладом може бути чагарникова стадія формування лісо-болотних угруповань, в якій ще не пройшли стадії формування деревостану, деревно-чагарничкової та деревно-чагарничково-сфагнової рослинності на мезотрофних чи оліготрофних болотах.

Преклімакс встановлюється при порівнянні рослинності сусідніх територій. З цього приводу Клементс писав: "Кожна формація або асоціація відіграє подвійну роль. Вона є преклімаксом для свого більш мезофітного сусіда і постклімаксом для ксерофітного". Наприклад, заболочені ліси для лісової зони являтимуть преклімакс, а для більш ксерофільної лісостепової зони на заплавах річок – постклімакс.

Дисклімакс – це антропогенний варіант постійного клімаксу. На осушених болотах таким дисклімаксом є тимофіївково-конюшиніві або тонконогово-грястищеві угруповання або пиеничні чи картопляні агроценози.

Проклімакс – це інтегральний клімакс, який включає всі види клімаксів, котрі відрізняються від справжнього клімаксу. Клементс кваліфікував проклімакс також як потенціальний клімакс.

Еоклімакс – це рослинний покрив, який існував колись, у минулі епохи розвитку нашої планети.

Параклімакс, який вперше виділив Тюксен ще в 1933 р., являє собою об'єднаний варіант справжнього клімаксу, що виник за сприятливих екологічних умов.

Синклімакс – це поняття, введене В.М. Сукачовим. Він розумів його як сукупність рослинних угруповань, що виникла в процесі

сингенетичного розвитку рослинного покриву. За класифікацією Клементса, це серіальна одиниця вищого рангу, ніж колонія і фамілія.

***Еоклімакс** виникає при розвитку рослинних угруповань у процесі екогенезу, тобто тоді, коли рослини та їхні угруповання самі в процесі життєдіяльності змінюють умови середовища настільки, що ці умови відповідають потребам членів даного угруповання.*

Ф. Клементс увів у геоботаніку понад 3000 термінів; найпоширенішими таксономічними одиницями в міру зростання рангу є: колонія, фамілія, соцієс, соцієтет, консоцієс, консоціація, асоцієс, асоціація, формація, або клімакс-формація, або клімакс. Зазначені синтаксони належать до серіальних і клімакських одиниць, з них колонія, фамілія, соцієс, консоцієс, консоція, асоцієс характеризують серіальні, а соцієтет, консоціація, асоціація і формація – клімакські рослинні угруповання. Це одна з простіших схем, бо є ще повніші, які, наприклад, для клімаксового ряду включають такі, як фаціяція, лоціяція, ламіація, соціон і клан. Разом з тим, для мініатюрних сукцесій – серулей були запропоновані й такі: асоціум, консоціум, соціум. В сучасній фітоценології всі ці синтаксономічні одиниці не використовують, послуговуються обмеженою їх кількістю.

Вважають, що Ф. Клементс припустився помилки, уподібнюючи рослинне угруповання організму. Як відзначає Х.Х. Трасе, основною ознакою організму є фізіологічна цілісність, а складові частини рослинного угруповання – елементи його структури (яруси, синузії, мікроугруповання тощо), і види рослин – зв'язані між собою не фізіологічно, а фітоценологічно. Між ними існують особливі відносини, властиві тільки рослинним угрупованням як специфічному явищу природи. Ці складні багатовекторні відносини виявляються, з одного боку, між фітоценозом і оточуючим середовищем (екотопом), а з іншого – між його компонентами, видами, які утворюють фітоценоз; в результаті й виникають такі фітоценологічні відносини, як конкуренція, взаємосприяння, паразитизм, сапрофітизм, епіфітизм, пряма й побічна екологічна залежність тощо. Всі ці форми взаємовідносин між видами рослин і визначають складне природне явище – фітоценоз, який не можна розглядати як організм або "особливу форму симбіозу чи коменсалізму".

Разом з тим своїми працями Ф. Клементс зробив неоціненний внесок у розвиток світової фітоценології. Він єдиний з учених, хто спромігся створити універсальну систему таксономічних одиниць рослинності з урахуванням її динаміки. Донині ніхто ще не запропонував іншого вирішення цієї складної проблеми. Як зауважує В.Д. Александрова, Ф. Клементсу належить заслуга введення в

науковий апарат таких дуже важливих для фітоценології понять, як клімакс, sukcesія, серіальна рослинність.

5 Катаклізми

Термін "катаклізм" (від грец. катаклизмос – повінь, потоп, загибель) стосовно рослинного покриву означає раптовий переворот, руйнівні переми, катастрофа. В геоботанічній літературі найбільш уживаним є саме цей термін. Катастрофічні зміни настають під впливом різкої зміни зовнішніх факторів, внаслідок чого фітоценоз зазнає повного або часткового руйнування, тобто відбуваються певні зміни в його видовому складі, структурі, пов'язані зі зміною едифікатора, втрачається здатність до відновлення тощо. Причини цих змін можуть бути природні й антропогенні; до перших належать зсуви, обвали: повені, провалля, лавини, розмиви, землетруси, виверження вулканів тощо, до других – рубки лісу, меліорація, зрошення, спорудження греблі, підтоплення, розорювання цілини, викорчовування чагарників, випасання тварин тощо.

Відмінною рисою катастрофічних змін є їхня раптовість, катастрофічність. Часто вони протікають протягом короткого часу, але не мають велику руйнівну силу. Так, на місці вирубки лісу за два-три роки з'являється молодий фітоценоз з домінуванням хамерію вузьколистого, або іван-чаю *Chamaerion angustifolium*, куничника наземного *Calamagrostis epigeios* або різнотрав'я; степовий фітоценоз змінюється угрупованням, утвореним із живих зачатків діаспор, що залишилися в розораному ґрунті.

Катастрофічні зміни бувають еволюційні й екологічні. Перші з них спричинені відносно раптовими в геологічному розумінні змінами і виявляються у зникненні великої кількості рослин та їхніх фітоценозів. Палеоботаніки за знахідками викопних решток рослин у пластах земної кори навіть визначають строки цих змін, що характеризували появу інших груп рослин на місці зниклих.

Вважають, що перші наземні рослини – ринієфіти – з'явилися в масовій кількості 410-420 млн. років тому, більш високоорганізовані види рослин – плауноподібні, хвощеподібні і папоротеподібні запанували 330-340 млн. років тому, голонасінні досягли розквіту 195, а квіткові – 25 млн. років тому, тобто еволюція цих груп рослин обумовлена катастрофічними орографічними і кліматичними змінами, які сталися на земній кулі в різні геологічні епохи. Так у процесі флоро- та ценогенезу на місці зниклої рослинності утворилася нова.

Екологічна катастрофа з особливою силою виявляється в і сучасний період, вона відбувається під впливом природних і

антропогенних факторів. За походженням та причинами виникнення можна виділити п'ять категорій катаклізмів.

1. **Природні**, спричинені змінами природних факторів; за їхнім походженням П.Д. Ярошенко розрізняє кліматогенні, едафогенні та біогенні. Це, зокрема, тривала посуха, яка призводить до масового всихання і відмирання мезофільної та гідрофільної рослинності. Так, на території південної та західної частини Африки, що примикає до пустелі Сахари, в результаті жорстокої посухи в 70-80-ті роки ХХ ст. значно розширилася площа пустелі Сахари за рахунок саван.

2. **Антропогенні**, спричинені техногенними аваріями. Прикладом такої аварії може служити аварія на Чорнобильській АЕС, внаслідок якої на значній території відбулося забруднення радіонуклідами повітря, води, ґрунту, що унеможливило господарювання на ній і привело до істотних змін рослинності. При аварії нафтоналивних танкерів нафтою, що витікає з них, забруднюються водойми і відбувається масова загибель водоростей, водної рослинності і водоплавних тварин.

3. **Геологічні** короткочасні і хронічні зміни, котрі охоплюють всю планету, наприклад, космогонічні глобальні зміни (підсихання клімату, виникнення озонових дірок в атмосфері тощо).

4. Катастрофи **екологічні** пов'язані з ядерними катастрофами (наприклад, глобальна ядерна катастрофа). Зміни, спричинені ними, необоротні або дуже важко усуваються.

5. **Регіональні екологічні** катастрофи (наприклад, висихання Аральського моря, Мічиганського озера, виверження вулкану, землетрус тощо) призводять до істотних змін не тільки рослинності, але фауни, викликають порушення екологічної рівноваги в біосфері, а отже, й до погіршення умов життєдіяльності людини на Землі.

КЛАСИФІКАЦІЯ РОСЛИННИХ УГРУПОВАНЬ

- 1 Загальні відомості про класифікацію рослинності
- 2 Основні підходи до принципів та методології класифікації – домінантний та еколого-флористичний
- 3 Біоми Землі
- 4 Одиниці класифікації та класифікація рослинності України за методом Браун-Бланке.
- 5 Особливості застосування кількісних методів класифікації рослинного покриву
- 6 Інші класифікаційні системи
 - 6.1 Дедуктивний метод Копечки-Гейни
 - 6.2 Едафічна сітка Алексеева-Погребняка

ЛІТЕРАТУРА

Основна:

- Абдулоєва О.С., Соломаха В.А. Фітоценологія. Навчальний посібник. К., 2011.
- Григора І.М., Соломаха В.А. Рослинність України (еколого-ценотичний, флористичний та географічний нарис). К., 2005.
- Соломаха В.А. Синтаксономія рослинності України. Третє наближення. К., 2008.

Додаткова:

- Александрова В.Д. Классификация растительности. Обзор принципов классификации и классификационных систем в различных геоботанических школах. Л., 1969.
- Василевич В.И. Что считать естественной классификацией // Философские проблемы современной биологии. М.-Л., 1966.
- Григора І.М., Соломаха В.А. Основи фітоценології. К., 2000.
- Ипатов В.С., Кирикова Л.А. Фитоценология. СПб., 1998.
- Ишбирдин А.Р., Абрамова Л.М. Опыт классификации синантропной флоры на основе системы Браун-Бланке // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1990. Т.95.
- Методы выделения растительных ассоциаций. Л., 1971.
- Миркин Б.М. Теоретические основы современной фитоценологии. М., 1985.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Соломещ А.И. Современная наука о растительности: Учебник. М., 2001.
- Норин Б.Н. Растительный покров: ценотическая организация и объекты классификации // Ботанический журнал, 1983, т. 68.
- Погребняк П.С. Основы лесной типологии. 2-е изд., испр. и доп. К., 1955.
- Работнов Т.А. Фитоценология. М., 1978.
- Якубенко Б.Є. Григора І.М., Мельничук М.Д. Геоботаніка: Навчальний посібник. К., 2008.
- Braun-Blanquet J. Pflanzensociologie. Wien – New York, 1964.
- Kopecky K., Hejny S. A new approach to the classification of anthropogenic plant communities // Vegetatio. 1974. V. 29.
- Matuszkiewicz W. Przewodnik do oznaczania zbiorowisk roślinnych Polski. Warszawa, 2001.

Основне принципове значення в фітоценології належить створенню класифікації рослинних угруповань, бо тільки на основі отриманих синтаксонів виконуються як типологічні розробки, так і схеми геоботанічного районування та прикладні зонування рослинного покриву, а також здійснюється інвентаризація рослинних ресурсів.

Тому питання створення синтаксономічних схем рослинних угруповань є найбільш розробленими в світовій фітоценології (Миркин, 1989). Але це питання недостатньо проаналізовано в вітчизняній фітоценології. Так, основна увага українських фітоценологів була направлена на розробку принципів та методів еколого-фітоценотичної (домінантної) класифікації (Шеляг-Сосонко и др., 1982; Шеляг-Сосонко та ін., 1991).

Створенню синтаксономічних схем угруповань різних типів рослинності на основі доміантного, (еколого-фітоценотичного) або флористичного (класифікація Браун-Бланке) підходу присвячена значна кількість досліджень (Александрова, 1969; Трасе, 1976; Миркин, Наумова, 1998). Кожен з цих напрямків має певні переваги, однак для оцінки їх необхідно врахувати основний критерій дієвості та об'єктивності класифікації. Звичайно використовуються поняття природності класифікації, яке із сучасної точки зору можна визначити як ступінь врахування основної ознаки рослинного покриву – флористичного складу.

1 Загальні відомості про класифікацію рослинності

Класифікація рослинності (синтаксономія) – розділ фітоценології, що включає в себе теоретичне вчення і практичні методи з виділення умовно однорідних типів (фітоценонов) з фітоценотичного континууму та їх субординацію у синтаксономічну ієрархію.

Рослинний континуум – властивість рослинності існувати у вигляді безперервного покриву. Він виявляється у поступовому переході рослинних угруповань одне в одне при поступовій зміні умов зовнішнього середовища. Уявлення про континуальну організацію рослинного покриву прийшло на зміну уявленням про його дискретності в середині ХХ століття. Питання про те, чи дискретний рослинний покрив континуальний, було центральним в історії геоботаніки, так як кожна з концепцій передбачала особливі підходи до вивчення фітоценозів, їх класифікації та практичного використання.

Види рослинного континууму:

- 1) просторовий континуум – поступова зміна складу і властивостей рослинного покриву в просторі
- 2) горизонтальний континуум – плавний перехід одних угруповань в інші при зміні умов середовища
- 3) вертикальний континуум – поступовий перехід одних ярусів фітоценозу в інші.

Безперервність рослинного покриву є універсальним явищем,

хоча ступінь безперервності може бути різною. Вона зростає в угрупованнях з наявністю кількох сильних едификаторів (наприклад, ліси помірного поясу) і зменшується в угрупованнях з безліччю слабких едификаторів (наприклад, луки, рудеральна рослинність, степи).

Класифікація рослинності є центральною частиною фітоценології. Рівень її розвитку відображає рівень розвитку всієї науки. Синтаксономія застосовує досвід таксономії, яка вже до початку ХХ століття була досить розвинутою наукою. Складність класифікації рослинності пояснюється тим, що рослинні угруповання на відміну від видів – це умовності, об'єднані в багатовимірний континуум. Крім того, рослинні угруповання мають невисокий рівень цілісності, що веде до мінливості архетипів (наборів діагностичних ознак) синтаксонів, іноді дуже значною. Також у синтаксонів нижчих рангів дуже рідко представлені повністю діагностичні види вищих одиниць. Все це зумовило значну складність виділення синтаксономічних одиниць та встановлення діагнозів угруповань.

2 Основні підходи до принципів та методології класифікації – домінантний та еколого-флористичний

До початку 1970-х років існувало безліч підходів до класифікації рослинності, які поступово трансформувалися у два основних підходи:

- домінантний (фізіономічний, або еколого-фітоценотичний);
- еколого-флористичний.

При домінантному підході синтаксони виділяються за домінантами окремих ярусів рослинних угруповань. Основними одиницями домінантної класифікації є **формація** – сукупність угруповань з одним домінантом (наприклад, формація дубових лісів) і **асоціація**, яка виділяється на підставі домінантів різних ярусів (наприклад, діброва горобиново-квасеницева). Цей підхід є простим і цілком придатним до лісової рослинності бореальних, суббореальних і субтропічних лісів, тобто там, де в складі угруповання є кілька явних домінантів з сильними едификаторними властивостями і де рослинний покрив має високий ступінь дискретності.

Але цей підхід є непридатним при класифікації **дуків**, рудеральної рослинності, рослинності вирубок (зрубів) і згаріщ, де домінанти можуть швидко змінюватися в різні роки і навіть сезони і володіють слабкими едификаторними властивостями, що веде до великої варіабельності видового складу угруповань, і рослинний покрив характеризується континуальністю і гіперконтинуальністю. Тому все більшого поширення набуває флористичний підхід.

Виникнення еколого-флористичного підходу до класифікації пов'язано з ім'ям швейцарського геоботаніка Ж. Браун-Бланке. Метод класифікації рослинності, названий його ім'ям, ґрунтується на об'єднанні в угруповання у відповідності з подібністю флористичного складу, який відображає екологічні умови і стадію сукцесії, і встановленні синтаксонів від нижчих до вищих. Синтаксони в системі Браун-Бланке виділяються на підставі **діагностичних** видів, серед яких відрізняють характерні, дифференціюючі і константні:

- Характерні види трапляються тільки в одному синтаксоні або трапляються в цьому синтаксоні частіше, ніж у іншому;
- Диференційні види діагностують межею свого ареалу і входять до складу декількох синтаксонів;
- Константні види трапляються з високою постійністю, але проходять через цей синтаксон «транзитом».

Жозіас Браун-Бланке (фр. Josias Braun-Blanquet) (3 серпня 1884, Кур, Швейцарія-20 вересня 1980, Монпельє, Франція) – один з найбільших геоботаніків ХХ століття, засновник і керівник франко-швейцарської (середньоєвропейської) школи геоботаніки, творець системи класифікації рослинності, яка на сьогодні є домінуючою.

У 1915-1922 Браун-Бланке вніс великий внесок у розвиток методів геоботанічних досліджень, сформулював цілісне уявлення про організацію рослинного покриву, сформулював принципи класифікації рослинного покриву та створив систему класифікації (еколого-флористична класифікація) розвинену та доповнену. Згодом до системи Браун-Бланке приєдналися чисельні наукові центри, котрі до цього використовували інші принципи класифікації, і вона поступово зайняла провідні позиції в геоботанічній науці.

*Система Браун-Бланке базується на розумінні рослинного покриву як континуума і, отже, визнає штучність будь-якої класифікації рослинності. Головну роль у класифікації Браун-Бланке відіграє процес встановлення таксонів «знизу» шляхом групування рослинних угруповань за подібністю флористичного складу, котрий відображає екологічні умови і стадію сукцесії. Результати досліджень були викладені в монографії *Pflanzensoziologie* (1928), згодом неодноразово доповнювалась і перевидавалась.*

3 Біоми Землі

У сучасній науці для встановлення вищих одиниць біогеографічної класифікації Землі використовуються фізіономічні критерії. Вища одиниця класифікації екосісем – **біом** (формація) як сукупність угруповань з пануванням однієї життєвої форми. У вітчизняній географії біому відповідає природна зона – тундрова, хвойних лісів,

широколистяних лісів, лісостепова, степова, напівпустельна тощо. Існує кілька систем біомів (Х. Вальтера, Ю. Одума, Р. Уїттекера), з яких найпростіша – система Ю. Одума (1986). Наведемо її з короткими коментарями (Миркин..., 2001).

Тундри – безлісні простори, розташовані на північ від лісового біома.

Тайга – лісові території з домінуванням хвойних дерев (ялини *Picea*, сосни *Pinus*, ялиці *Abies*, модрина *Larix*).

Широколисті листопадні ліси – південна частина лісової зони з більш теплим, ніж у біомі тайги, кліматом. Основні домінанти лісів – дуб *Quercus*, липа *Tilia*, в'яз *Ulmus*, береза *Betula*, осика *Populus*.

Степи – безлісні простори з чорноземними ґрунтами, рослинний покрив яких сформований головним чином злаковими угрупованнями з переважанням ковила *Stipa*, типчака, або костриці валіської *Festuca valesiaca* та інших посухостійких рослин. Між біомами широколистяних лісів і степів розташований **екотон** – лісостеп, де чергуються ділянки лісу і степу, в основному завдяки впливу господарської діяльності людини.

Савани – території, де домінують трав'яні угруповання з розрідженим покривом дерев в теплих і достатньо зволжених (опадів 1000-1500 мм / рік) умовах.

Чапараль і твердолисті ліси – біом посушливого клімату з рясними зимовими дощами, поширений в Середземномор'ї, Північній Америці та Австралії.

Пустелі – простори, де кількість опадів менше 250 мм / рік. Рослинність представлена чагарниками, чагарничками, рідше деревами, наприклад саксаулом *Haloxylon*.

Напіввічнозелені сезонні (зимовозелені) тропічні ліси – тропічні райони з періодами посухи влітку або взимку.

Тропічні (вічнозелені) дощові ліси – тропічні райони, де кількість опадів перевищує 2000 мм / рік при відсутності тривалих посушливих періодів.

4 Одиниці класифікації та класифікація рослинності України за методом Браун-Бланке

Створення назв синтаксонів, їх видозміна і скасування регулюється «Кодексом фітосоціологічної номенклатури», вперше опублікованим в 1976 році. Існують наступні основні ранги синтаксономічної класифікації з відображенням їх закінчень та ієрархічної підпорядкованості (зверху вниз):

клас (закінчення *-etea*),
порядок (*-etalia*),
союз (*-ion*),
асоціація (*-etum*).
фація (*-osum*).

Значно рідше використовуються проміжні одиниці – підпорядок (*-enalia*, підсоюз (*-enion*), субасоціація (*-etosum* або *typicum* для типової субасоціації), варіант (по назві виду в називному відмінку або *typica* для типового варіанта).

При виділенні синтаксонів вказують **прізвище** його автора і **рік затвердження**.

Клас – еколого-фізіономічна категорія, яка має виражену власну фізіономію. Флористична комбінація при встановленні класу знаходиться на другому місці. У багатьох класів, які представляють вторинні угруповання (наприклад, у лучного класу *Molinio-Argenethetea*), флористична комбінація поступово змінюється від його західних кордонів до східних.

Наприклад: клас *Vaccinio-Piceetea* Br.-Bl. 1939. – угруповання шпилькових бореальних, зрідка мішаних лісів з розвинутим моховим покривом Полісся та борових терас півночі Лісостепу України, гірської тайги і високогірних стелюхів Карпат (діагностичні види: гудайєра повзуча *Goodyera repens*), яловець звичайний *Juniperus communis*, зозулині сльози серцелисті *Listera cordata*, плаун колючий, або річний *Lycopodium annotinum*, веснівка дволиста *Majanthemum bifolium*, одноквітка звичайна *Moneses uniflora*, грушанка мала *Pyrola minor*, грушанка круглolistа *Pyrola rotundifolia*, ялина європейська *Picea abies*, сосна звичайна *Pinus sylvestris*, одинарник європейський *Trientalis europaea*, чорниця *Vaccinium myrtillus*, лохина *Vaccinium uliginosum*, брусниця *Vaccinium vitis-idaea*, або *Rhodococcum vitis-idaea*, плевроцій Шребера *Pleurozium schreberi*, дикран багатоніжковий *Dicranum polysetum*, гілокомій блискучий *Hylocomium splendens*, зозулин льон звичайний *Polytrichum commune*, птилій страусове перо *Ptilium crista-castrensis*.

На відміну від класу, **порядок** виділяється на основі флористичних критеріїв, тобто на основі наявності комбінації діагностичних видів. В різних класах, залежно від тієї екологічної різноманітності, яку характеризує клас, може бути різна кількість порядків.

Порядок: *Pinetalia* Oberd. 1949 (syn. *Cladonio-Vaccinietalia* Kiell.-Lund 1967). Угруповання бореальних соснових та березових лісів Європи на піщаних і супіщаних ґрунтах та торфах. Все Полісся,

Розточчя, зрідка Карпати, в Лісостепу – лише на борових терасах. (діагностичні види: береза повисла, або бородавчаста *Betula pendula*, верес звичайний *Calluna vulgaris*, крушина ламка *Frangula alnus*, яловець звичайний *Juniperus communis*, молінія голуба *Molinia caerulea*, ожика волосиста *Luzula pilosa*, перестріч лучний *Melampyrum pratense*, сосна звичайна *Pinus sylvestris*, тополя тремтяча, або осика *Populus tremula*, зозулин льон звичайний *Polytrichum commune*, дикран зморшкуватий *Dicranum rugosum*, леукобрії сивий *Leucobryum glaucum*).

Союз в системі Браун-Бланке визначається як регіональна одиниця, яка може розглядатися як екологічний або географічний варіанти в межах порядку.

Союз: *Dicrano-Pinion* Libb. 1933. Угрупування сухих та свіжих борів бореального характеру Полісся (також Розточчя), та, зрідка півночі Лісостепу і Карпат. Сосняки, рідко мішані ліси, а також похідні березняки на піщаних дерново-підзолистих ґрунтах. Угрупування займають підвищені форми мезорельєфу або вирівнені ділянки з глибоким заляганням ґрунтових вод, добре дреновані. (діагностичні види: мітлиця виноградникова *Agrostis vinealis*, мучниця звичайна *Arctostaphylos uva-ursi*, береза повисла, або бородавчаста *Betula pendula*, куничник наземний *Calamagrostis epigeios*, осока вереснянкова *Carex ericetorum*, осока рання *Carex praecox*, булавоносець сіруватий *Corynephorus canescens*, рокитник руський *Chamaecytisus ruthenicus*, нечуйвітер волохатенький *Hieracium pilosella*, дрік красильний *Genista tinctoria*, костриця овеча *Festuca ovina*, костриця поліська *Festuca polesica*, агалик-трава гірська *Jasione montana*, яловець звичайний *Juniperus communis*, келерія (кипець) сизий *Koeleria glauca*, тонконіг вузьколистий *Poa angustifolia*, щавель горобиний *Rumex acetosella*, золота розга *Solidago virgaurea*, червець однорічний *Scleranthus annuus*, чебрець повзучий, або богородська трава *Thymus serpyllum*, вероніка колосиста *Veronica spicata*, дикран зморшкуватий *Dicranum rugosum*, зозулин льон звичайний *Polytrichum commune*, зозулин льон ялівцевий *Polytrichum juniperinum*, кладонія оленяча *Cladonia rangiferina*).

Основною одиницею в системі Браун-Бланке є **асоціація**, яка є екологічним або географічним варіантом союзу, тобто союз в різних районах представлений різними асоціаціями.

Асоціація: *Peucedano-Pinetum* W.Mat. (1962) 1973. Угрупування зеленомошних соснових лісів на схилах піщаних дюн на Поліссі (діагностичні види: віхалка гілляста *Anthericum ramosum*, осока вереснянкова *Carex ericetorum*, куничник очеретяний *Calamagrostis*

arundinacea, конвалія звичайна *Convallaria majalis*, суниці лісові *Fragaria vesca*, купина пахуча *Polygonatum odoratum*, смовдь гірська *Peucedanum oreoselinum*, птилій страусове перо *Ptilium crista-castrensis*, костяниця *Rubus saxatilis*, скорзонера низька *Scorzonera humilis*, золотушник звичайний, або золота розга *Solidago virgaurea*, одинарник європейський *Trientalis europaea*, вероніка лікарська *Veronica officinalis*.

В системі класифікації рослинності за методом Браун-Бланке існує значна кількість інших підпорядкованих основним одиницям рівнів, які використовуються значно рідше.

Перелік усіх синтаксонів, що трапляються на певній території, називається **продромусом**.

Ботаніко-географічна специфічність України, яка полягає в наявності трьох природних зон та двох гірських систем (Карпатської і Кримської), спричинилася до істотних відмін у складі її синтаксонів від сусідніх країн. В наш час представлений Володимиром Андрійовичом Соломахою варіант продромусу рослинності України містить 965 асоціацій, що належать до 70 класів системи Браун-Бланке (Соломаха, 2008).

Вищими синтаксонами (типами) рослинності України за зведенням В.А. Соломахи (2008) є:

- хазмофітна рослинність (рослинність кам'янистих відслонень),
- високогірна (альпійська і субальпійська) рослинність,
- водна рослинність, прибережно-водна та болотна рослинність,
- лучна, узлісна та пустищна рослинність,
- псамофітна рослинність,
- степова ксеротермна, петрофітна та подова рослинність,
- галофітна рослинність,
- лісова і чагарникова рослинність,
- синантропна рослинність (сегетальна і рудеральна рослинність),
- епіфітна та епіксільна мохова рослинність лісостепової зони України (С.В. Гапон).

З них до основних типів рослинності належать п'ять – лісова, лучна, степова, водна рослинність та болотна рослинність.

Порівняння синтаксономічного складу рослинності України на рівні найвищих одиниць – класів з фітоценотичними даними щодо прилеглих територій сусідніх держав (Польщі, Словаччини, Чехії, Угорщини, Румунії) свідчить про неповну їх представленість.

5 Особливості застосування кількісних методів класифікації рослинного покриву

Існує низка різних підходів до класифікації за методом Браун-Бланке (Александрова, 1969; Трасе, 1973; Миркин, 1989; Mueller-Dombois, Ellenberg, 1974; Westgoff, van der Maarel, 1973), причому більшість з них комп'ютеризовано за рахунок застосування пакетів програм. Вони досить близькі, оскільки в їх основу покладено аналіз флористичного складу з побудовою матриці геоботанічних описів з певною структурою. Необхідна структура досягається за рахунок механічного перерозподілу стовпчиків (описів) та рядків (видів), обробки за допомогою комп'ютера. Одним з них в запропонований метод перетворення фітоценотичних таблиць (Косман та ін., 1991), який є основним методом при класифікації рослинного покриву України останнім часом. Особливістю застосування даного методу є використання всіх наявних видів угруповання з аналізом їх подібності в межах аналізованої фітоценотичної таблиці. Отриманим сукупностям видів-описів потрібно надати певний синтаксономічний статус. Перевагою даного методу є можливість аналізувати фітоценотичні таблиці будь-якого розміру.

Обробка фітоценотичних даних пов'язана з необхідністю упорядкування і виявлення структур великих масивів інформації валових таблиць описів на основі їх флористичного складу. В зв'язку з великим об'ємом інформації виявити достовірну структуру навіть невеликої матриці неможливо без використання комп'ютерів, тому виникає потреба у розробці комп'ютерних методів спрощення структури валових таблиць, надто великих для безпосереднього аналізу.

Дієвість певного методу класифікації залежить від наявності сталого методичного апарату. Якщо еколого-фітоценотична класифікація оперує насамперед ознакою домінування, а також різними біоморфологічними та екологічними ознаками основних видів, то для еколого-флористичної потрібно мати досить ефективне діючу методику обробки описів фітоценозів, оскільки використання повного флористичного складу потребує наявності чіткого набору методик, які дозволяють визначати певні сукупності видів та описів, котрим буде надано певний синтаксономічний ранг. Наявність такої методики дозволить значно уніфікувати особливості підходу дослідника незалежно від класифікації, тобто в такому випадку основним буде наявність якісних фітоценотичних матеріалів.

Отримання певних сукупностей фітоценозів дозволяє визначити їх статус з використанням наявних діагностичних видів та близьких синтаксономічних схем. Також за допомогою комп'ютерної техніки виникає можливість до певної міри автоматизувати даний процес.

Для цього визначено діагностичний статус частини видів флори України, із загальної кількості понад 5000 видів. З цією метою виявлено їх діагностичні значення в оброблених фітоценотичних таблицях, а також за допомогою аналізу їх поширення за даними спеціальної літератури. Введення цих значень стосовно видів, які беруть участь у певній обробці, допоможе визначити синтаксономічний статус фітоценона з високою точністю. На перших етапах буде можливе віднесення фітоценону лише до вищих одиниць класифікації Браун-Бланке, але з часом накопичення таких даних дозволить оперувати діагностичними значеннями виду і на рівні асоціації.

Досить істотне значення для активізації фітоценотичних досліджень українських фітоценологів має розробка єдиного пакету програм, за допомогою якого можливе було б виконання цілого ряду досліджень з введеними в комп'ютер описами рослинних угруповань.

Існує значна низка методів, які дозволяють здійснити головну систематизаційно-класифікаційну процедуру – виконати згрупування описів в певні, досить екологічно та фітоценотично близькі сукупності. Але при створенні типологічних схем районування та при аналізі участі господарсько цінних рослин також потрібно існування подібних програм, які б дозволяли отримувати порівняльні дані, незалежно від кваліфікації дослідника. Визначити цілі та основні напрямки його створення повинен спеціаліст-фітоценолог.

Основними напрямками подальшого використання отриманих фітоценонів є аналіз флористичного складу виявлених при обробці фітоценотичних таблиць певних сукупностей видів-описів. Так, ці сукупності можуть мати ранг екологічної групи, яка виявлена в локальній обробці, але при зведенні певної сукупності фітоценонів разом склад цих груп буде досить близький до флористичного складу певного синтаксону. При неспівпаданні видового складу є можливість розглядати цю одиницю як нову.

Значне поширення останніми роками на Україні класифікації рослинності за методом Браун-Бланке викликало потребу у створенні програмного забезпечення для побудови синтаксономічних схем.

В основі **комп'ютерного методу обробки фітоценотичних таблиць** покладена спеціальна обробка валової таблиці описів: виділення її активної частини, упорядкування останньої та власне класифікація. Пропонований підхід (Косман та ін., 1991; Sirenko, 1996) ґрунтується на математичній формалізації табличного методу. Упорядкування валової таблиці реалізується на комп'ютері. Дослідник працює із конкретним фітоценотичним матеріалом, спостерігаючи за

його станом протягом усіх етапів обробки, а не використовуючи опосередковані дані, отримані, наприклад, за допомогою побудови дендритів.

Необроблена **валова таблиця** представляє складену з нулів (у таблиці, для зручності відображення – крапки) та одиниць матрицю, де одиниця в *i*-тому рядку на *i*-тому місці означає присутність *i*-того виду в *i*-тому описі, а нуль або крапка – його відсутність. Допустимими перетвореннями таблиці описів є перестановка її колонок (описів) та рядків (видів). Для отримання груп подібних описів, які у майбутньому будуть розглядатись як синтаксони, і пов'язаних із ними груп діагностичних видів таблицю необхідно перетворювати так і доти, щоб у підсумковій таблиці в ідеальному вигляді одиниці згрупувалися у прямокутні блоки -"кластери", поза якими будуть лише нулі. Ця процедура здійснюється комп'ютером на точній математичній основі. У перебудованій (обробленій) валовій таблиці кожній групі описів мають відповідати одна або декілька груп видів, і навпаки.

Алгоритмічний підхід, запропонований для структурування валових таблиць, дозволяє виключити суб'єктивізм дослідника на етапі підготовки валової таблиці до класифікації, а також на першому етапі обробки цієї таблиці. Структура єдиної підсумкової таблиці виявить і нетипові описи, і малоінформативні види.

Новий підхід до табличної обробки геоботанічних описів апробований, підтвердженням чого є створення третього варіанту синтаксономічної схеми рослинного покриву України (Соломаха, 2008).

Перевагами методу класифікації за Браун-Бланке, окрім ґрунтовно розробленої статистичної основи, є:

- високий зв'язок флористичного складу синтаксонів із екологічним та сукцесійним статусом їхніх рослинних уфуповань.
- виконання повних геоботанічних описів.
- можливість доповнення флористичних критеріїв іншими - фізіономічними, еколого-ботанічними, ботаніко-географічними.
- можливість уточнення діагнозу вже виділених синтаксонів.
- можливість вбудовування нових синтаксонів у вже існуючу ієрархічну синтаксономічну схему.
- обґрунтована статистична обробка і різноманітність можливих програмних пакетів для цього.
- власні правила опублікування результатів класифікації.

6 Інші класифікаційні системи

6.1 Дедуктивний метод Копечки-Гейни

Метод Браун-Бланке в його класичному розумінні ґрунтується на характерних видах і однозначній дихотомії. Цей підхід виправдав себе при класифікації природних багатих на види угруповань, коли виділявся ряд синтаксонів, з якими співвідносилася частина угруповань, а інші розглядалися як перехідні. Але при класифікації такого методу гіперконтинуальної рудеральної рослинності виникли складнощі, пов'язані з широкою екологічною амплітудою, еврибіонтною видів, що входять до неї. Це призводило до неможливості виділити характерні для тієї чи іншої асоціації і навіть союзу види. Тому в 1974 р. чеські ботаніки К. Копечки і С. Гейни запропонували **дедуктивний метод** – рослинність ділиться на класи послідовно зменшуваного об'єму – класифікації синантропної рослинності, який полягає в тому, що разом з асоціаціями виділяються угруповання, які підпорядковуються безпосередньо класу або порядку, або одночасно двом вищим синтаксонам на основі подання до них діагностичних видів вищих одиниць. Розрізняють базальні угруповання (сформовані "своїм" домінантом) і дериватні (домінант яких є діагностичним видом іншого синтаксону).

6.2 Едафічна сітка Алксесєва-Погребняка

Лісові екосистеми є найбільш складними рослинними угрупованнями суші. Це природні системи, що складаються з численних взаємодіючих і взаємопов'язаних компонентів. Вони характеризуються динамічною рівновагою, стійкістю, саморегуляцією, яка виробилася в результаті тривалої еволюції і природного відбору всіх компонентів лісових угруповань, а також високою здатністю до відновлення, особливим балансом енергії та речовини, географічною обумовленістю. Їх значення для стабілізації екологічної рівноваги на прилеглих до них територіях і взагалі Земної кулі – величезне. Основним показником (фітоіндикатором) у лісовій типології, який характеризує конкретне екологічне середовище, є рослинність – її видовий стан, ступінь трапляння видів та розвитку. В першу чергу це положення стосується деревних, оскільки вони виступають у ролі едифікаторів, і саме вони відіграють основну роль у створенні біосередовища і формуванні структури біогеоценозу. У відміченому процесі рослинність нижніх ярусів відіграє підпорядковану роль по відношенню до деревних порід, але для характеристики і визначення лісорослинних умов вона знаходиться або у рівнозначному, або у більш значущому положенні. Але за будь-яких умов кожний конкретний вид має непереврене значення.

Тип лісорослинних умов – це сукупність вкритих і неvkритих

земельних ділянок із подібними ґрунтовими, гідрологічними та кліматичними умовами і які мають близький лісорослинний ефект.

Одним із прикладів застосування методики фітоіндикації є створення едафічної сітки Алексеєва-Погребняка, на якій ґрунтується широкий спектр лісотипологічних досліджень у різних напрямках (типологія лісів, лісова таксація, лісотипологічне районування тощо). Класифікаційна система Погребняка значно поширилася на початку ХХ століття в Україні, Білорусі і європейській частині Росії. Вона призначена для класифікації лише лісових біогеоценозів. Петро Степанович Погребняк, розвиваючи роботи Євгена Венедиктовича Алексеєва, дав двовимірну едафічну (ґрунтову) сітку типів, засновану на ординаті зволоження (позначається цифрами) і на ординаті родючості (позначається літерами). Науковим підґрунтям її створення є уявлення про типи лісу як сукупності ділянок, однорідних за своїми ознаками, складом деревних порід і за умовами їх існування. Різноманітність типів лісу відображають у вигляді координатної сітки, в якій вісь абсцис характеризує показники вологості, а вісь ординат – трофності (родючості) ґрунту. Така сітка є певним типом класифікації, у якій одиниці (типи) не підпорядковані одна одній, а є рівноцінними і незалежними.

У едафічній сітці по горизонтальній осі відображені групи земельних ділянок (трофотопи) з близьким багатством ґрунту і подібними лісорослинним ефектом у регіоні з тотожними кліматичними умовами. По вертикалі осі наведені земельні ділянки, які зведені у групи (гігротопи) зі схожою вологістю ґрунту, знову ж таки у регіоні з однаковими кліматичними умовами. Трофотопи (бори, субори, суг руди, груди) створюють трофотопний ряд, у якому при пересуванні зліва направо збільшується родючість ґрунту, а гігротопи (дуже сухі, сухі, вологі, сирі, мокрі), формують відповідно гігротопний ряд, у якому при пересуванні зверху вниз вологість ґрунту збільшується.

Бори – це площі лісу з низьким ступенем родючості ґрунтів, що властиве або для глибоких пісків (піщані гряди, горби), або для надлишково зволених сфагнових торф'яників. Вони належать до ацидофільних варіантів типів лісу. Для борів описані наступні типи лісу – сухий сосновий бір А₁, свіжий сосновий бір А₂, вологий сосновий бір А₃, сирий сосновий бір А₄, мокрий сосновий бір А₅.

У борах зростають чисті соснові з сосни звичайної *Pinus sylvestris*, іноді з невеликою домішкою берези повислої *Betula pendula* насадження різних класів бонітету – від I до V. Підлісок зазвичай відсутній. Надґрунтовий покрив складається з невибагливих до

грунтових умов трав'яних, чагарникових, мохових і лишайникових видів.

Субори характеризуються відносно бідними ґрунтами – піщаними з супіщаними або суглинистими прошарками невеликої потужності. Вони також належать до ацидофільних варіантів типів лісу. Для суборів характерні наступні типи лісу – сухий дубово-сосновий субір В₁, свіжий дубово-сосновий субір В₂, вологий дубово-сосновий субір В₃, сирий березово-сосновий субір В₄, мокрий березово-сосновий субір В₅.

У суборах зростають соснові насадження I-V класів бонітету з різною участю берези повислої *Betula pendula*, дуба звичайного *Quercus robur*, осики *Populus tremula*, вільхи чорної *Alnus glutinosa*. Найбільш продуктивні деревостани сосна звичайна *P. sylvestris* утворює у свіжих та вологих суборах. У цих типах лісорослинних умов утворюються найбільш складні за своєю будовою насадження та досить сприятливі умови для поновлення. У суборах трапляються похідні насадження берези повислої *B. pendula*, дуба звичайного *Q. robur*. В підліску трапляються горобина звичайна *Sorbus aucuparia*, крушина ламка *Frangula alnus*, різні види верб *Salix* sp., бруслина бородавчата *Euonymus verrucosus*. У живому надґрунтовому покриві поширені багаточисельні трав'яні, чагарникові види, мохи, лишайники.

Сугруди – це площі з відносно багатими ґрунтами – супісками, пісками з потужними прошарками суглинків і супісків, невеликої потужності суглинками. Вони також належать до ацидофільних варіантів типів лісу, але іноді трапляється нечітко виражений нітрофільний варіант. У даному трофотопі трапляються наступні типи лісу: свіжий липово-сосновий сугруд С₂, вологий липово-сосновий сугруд С₃, свіжий дубово-грабово-сосновий сугруд С₂, сирий дубово-грабово-сосновий сугруд С₄, сира сувільшина, мокра сувільшина, дуже мокрий вільхово-березовий сугруд С₅. У сугрудах зростають сосново-дубові насадження, у яких сосна звичайна *P. sylvestris* досягає найвищої продуктивності. Дуб звичайний *Q. robur* дещо відстає, проте характеризується значним ростом. Третій ярус деревостану складається з липи дрібнолистої (=серцелистої) *Tilia cordata*, клена гостролистого *Acer platanoides*, граба звичайного *Carpinus betulus*. Досить часто трапляється густий підлісок з ліщини звичайної *Corylus avellana*, бруслини бородавчатої *Euonymus verrucosus*. У живому надґрунтовому покриві можна побачити і мало вибагливі до багатства ґрунту види, і невибагливі, і вибагливі. Наявність на одній площі рослин усіх вищевказаних екологічних груп відразу вказує на

наявність сугрудів.

Груди – це площі з родючими ґрунтами: світло-сірими, сірими і темно-сірими суглинками, чорноземами, а також торфовими ґрунтами, які мають постійний приток ґрунтових вод. За механічним складом дані ґрунти суглинисті та глинисті, але можуть бути супіщаними і, навіть, піщаними. У даній групі типів лісу трапляються ацидофільні варіанти, у мокрих і сирих умовах – нітрофільні та нітрофільно-кальційофільні варіанти. Поширені наступні типи лісу – свіжа грабова діброва Д₂, волога грабова діброва Д₃, сира грабова діброва Д₄, мокра вільшина Д₅.

У грудах зростають високопродуктивні дубові та ясеневі насадження, в яких супутніми породами можуть бути липа дрібнолиста *Tilia cordata*, клен гостролистий *Acer platanoides*, в'язові *Ulmus L.* Будова деревостану досить складна, існує часто два і більше яруси. Досить часто другий і третій ярус утворює граб звичайний *Carpinus betulus*. Підлісок складається з ліщини звичайної *Corylus avellana*, бруслини європейської *Euonymus europaeus* та бородавчастої *E. verrucosus*, калини звичайної *Viburnum opulus*, бузини чорної *Sambucus nigra*. Живий надґрунтовий покрив складається з вибагливих до багатства ґрунту рослин.

ЕКОЛОГІЯ РОСЛИН ТА ФІТОЦЕНОЗУ

- 1 Екологічні фактори і їх вплив на рослинне угруповання
 - 1.1 Кліматичні фактори
 - 1.1.1 Світло як екологічний фактор
 - 1.1.2 Тепло як екологічний фактор
 - 1.1.3 Вода як екологічний фактор
 - 1.2 Едафічні фактори та вплив їх на рослинний організм
 - 2.1 Екологічний вплив хімічного складу ґрунтового середовища на рослинний організм і рослинність
 - 2.2 Екологічне значення валового вмісту поживних речовин у ґрунті
 - 2.3 Екологічний вплив біотичних факторів ґрунту
 - 1.3. Орографічні умови як екологічний фактор
 - 1.4 Вітер як екологічний фактор
 - 1.5 Біотичні фактори та їхній вплив на рослинний організм
 - 1.5.1 Фітогенні фактори та їхня дія
 - 1.5.2 Вплив тварин на рослинний світ
 - 1.6 Антропогенний фактор та його роль у зміні рослинного світу
 - 1.7 Історичні фактори
- 2 Ординація рослинності та її методи

3 Поняття про фітоіндикацію

ЛІТЕРАТУРА

Основна:

Абдулоєва О.С., Соломаха В.А. Фітоценологія. Навчальний посібник. К., 2011.

Додаткова:

Григора І.М., Соломаха В.А. Основи фітоценології. К., 2000.

Дідух Я.П., Плюта П.Г. Фітоіндикація екологічних факторів. К., 1994.

Дідух Я.П. Основи біоіндикації. К., 2012.

Дідух Я.П., Плюта П.Г., Протопопова В.В., Єрмоленко В.М., Коротченко І.А., Каркущів Г.М., Бурда Р.І. Екофлора України. Том 1/ Відпов. ред. Я.П. Дідух. К., 2000.

Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Соломещ А.И. Современная наука о растительности: Учебник. М., 2001.

Миркин Б.М. Теоретические основы современной фитоценологии. М., 1985.

Миркин Б.М., Розенберг Г.С. Фитоценология: Принципы и методы. М., 1978.

Миркин Б.М., Розенберг Г.С. Толковый словарь современной фитоценологии. М., 1983.

Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М., 1989.

Якубенко Б.Є. Григора І.М., Мельничук М.Д. Геоботаніка: Навчальний посібник. К., 2008.

Didukh, Ya.P. The ecological scales for the species of Ukrainian flora and their use in synphytoindication. Kyiv, 2011.

1 Екологічні фактори і їх вплив на рослинне угруповання

Екологія рослин – це наука про зв'язок рослин з оточуючим середовищем. Виявлення закономірностей цього зв'язку має важливе і наукове, і практичне значення. Адже оточуюче середовище являє собою сукупність природних умов, в яких відбувається життєдіяльність рослин, з нього вони асимілюють елементи живлення, за його рахунок будують своє тіло, ростуть і розвиваються. Однак у цьому середовищі присутні й речовини та елементи неживої природи, продукти антропоморфозу, негативні не лише до рослин, а й до самої природи. Необхідні для нормального росту й розвитку рослин елементи середовища є екологічними факторами, сукупність яких і створює умови життя рослин. До життєво необхідних для рослин екологічних факторів належать вода та мінеральні солі, світло і тепло, кисень і CO₂. Ці фактори називають умовами існування або

незамінними, оскільки жоден з них не може бути замінений будь-яким іншим. Такі чинники, як вітер, димові гази, розрідженість і тиск повітря, блискавки, грозові розряди, промислові викиди тощо, не є облігатними екологічно-твірними, але наявність їх у середовищі створює певні негативні або позитивні умови життя. Так, вітер сприяє поширенню спор і насіння, а димові гази можуть гальмувати розвиток рослин, забруднювати продукцію тощо.

Виділення в окрему групу елементів середовища, до яких рослини байдужі, зовсім не означає, що їх можна скинути з рахунку, бо за різних обставин вони стають необхідними для рослин. Так, для азотфіксуючих рослин молекулярний азот повітря – екологічний фактор, а для бульбочкових бактерій, що поселяються на їхньому корінні, – умови існування. На час свого життя ці організми є факторами екологічного середовища зелених рослин. Тому останні не байдужі до наявності і насиченості ґрунту азотфіксуючими бактеріями.

У взаємовідносинах між рослиною і середовищем пріоритетна роль належить останньому, оскільки рослина одержує з нього елементи, необхідні для її життєдіяльності, проте зміст цього обміну визначається генетичною природою рослини. Наприклад, гідрофіти вимагають великої кількості води, а ксерофітам вистачає ґрунтової вологи; кропива дводомна *Urtica dioica* розвивається на ґрунтах, багатих на азот, тимчасом як люпин *Lupinus*, котрий сам здатний збагачувати ґрунт азотом, не потребує цього елемента. Після відмирання рослин і природної мінералізації їхніх решток ґрунт поповнюється зольними елементами. При цьому, залежно від генетичної природи виду, наприклад, рослини соняшника *Helianthus annuus* збагачують ґрунт калієм, а осоки *Carex* і хвощі *Equisetum* – силіцієм (кременієм).

На рослину одночасно діють численні екологічні фактори, проте серед них виділяються близькі за природою і дією чинники, що визначають зв'язок рослин із середовищем зростання. Умовно їх можна розділити на шість груп:

1. Кліматичні фактори – повітря, вітер, вода, світло, тепло, електричні явища, космічне випромінювання, опади тощо.

2. Едафічні фактори – фізичні властивості ґрунту, його хімічний склад, кислотність, засоленість.

3. Орографічні фактори – рельєф місцевості, висота над рівнем моря, протяжність, характер схилів, екологічні ряди, правило випередження.

4. Біотичні фактори – наявність і вплив на рослини живих організмів (тварин, інших видів рослин, мікроорганізмів).

5. Антропогенні фактори – вплив людини і техногенних чинників на природу рослин, охорона рослин і ландшафтів.

6. Історичні фактори – геологічне минуле того чи іншого місцезростання.

У природі ці групи факторів не існують ізольовано, а тісно взаємодіють. Наприклад, ґрунтові умови визначаються кліматом; під впливом вітру й опадів утворюються дрібноземні частки, руйнуються гірські породи, складаються умови для ґрунтоутворення; кліматичні фактори (повітря, вода, тепло) проникають у ґрунт і стають його компонентами (ґрунтове повітря, ґрунтова волога, температура ґрунту), у свою чергу едафічні фактори (ґрунт) нібито "проникають" в атмосферу, виділяючи газоподібні продукти. В результаті взаємодії екологічних факторів створюється лабільно (нестійке) середовище, котре змінюється під їхнім впливом, визначаючи різноманітні пристосувальні форми та реакції рослин.

Кліматичні умови мають важливе значення для розвитку рослин, а отже, й рослинності, як такої. Основні особливості кліматичних умов визначаються надходженням сонячної радіації, процесами циркуляції повітряних мас, ступенем забруднення атмосфери тощо. Всі ці елементи створюють кліматичне середовище, яке відповідає двом сферам живлення рослин – надземній і підземній.

1.1 Кліматичні фактори

1.1.1 Світло як екологічний фактор

Світло має дуже важливе значення для життєдіяльності рослин. За його участю відбувається процес фотосинтезу, транспірація, переміщення речовин у рослині, якісні біохімічні перетворення. Енергія сонячного променя витрачається на здійснення морфогенетичних процесів (проростання насіння, закладення і розвиток вузлів кушніння, ріст проростків, формування міжвузлів, розвиток квіток і суцвіть, визрівання плодів тощо), які потребують певної кількості і тривалості світла.

У природних умовах сонце є єдиним джерелом світла для рослин. Значна частина сонячної радіації розсіюється в атмосфері при проходженні крізь щільні шари атмосфери, частково поглинається завислими частками і водяними парами, хмарами тощо. Частково сонячна радіація витрачається на нагрівання ґрунту, повітря, рослин, випаровування вологи.

Сонячна радіація нерівномірно розподіляється по земній поверхні і по-різному використовується рослинами в процесі фотосинтезу та

їхньої життєдіяльності. Найбільше світла отримує рослинність тропіків, і менше – субтропиків і помірної зони.

Ультрафіолетові промені, які належать до невидимого оком електромагнітного випромінювання, у великих дозах згубно впливають на рослини і взагалі на все живе. Листкової поверхні досягають промені з довжиною хвилі понад 300 нм. Це сині і фіолетові промені, які складають близько 1% енергії сонячної радіації. Вони майже повністю використовуються рослинами, сприяючи фотосинтезу. Під впливом ультрафіолетових променів збільшуються розміри квіток, яскравішим стає забарвлення, а рослина – компактнішою.

Більшу частину (50-60%) невидимого сонячного світла складає інфрачервоне випромінювання з довжиною хвиль понад 1000 нм. Інтенсивність його потоку найбільша в ранкові та післяобідні години. В атмосфері це випромінювання дуже послаблюється і майже повністю поглинається водяними парами, тому в розсіяному світлі інфрачервоних променів мало. Тим часом інтенсивний потік інфрачервоних променів у поєднанні з підвищеною температурою (до 25-30°C) спричинює перегрівання рослин.

Для розвитку рослин більше значення має розсіяне світло. У ньому до 40% інфрачервоних променів і майже відсутні ультрафіолетові, сині та голубі промені, які поглинаються завислими частками повітря при проходженні крізь атмосферу; до 70% – жовтих, оранжевих і червоних променів. На жовто-червоні промені припадає 50-60% променів, активних для фотосинтезу, причому ефективність використання їх хлорофілом зелених рослин дуже висока. Однак загалом у процесі фотосинтезу рослини використовують лише незначну частину сонячної радіації (1-3%, рідко 5%). Учені підрахували, що якби вдалося підвищити коефіцієнт використання рослинами сонячного випромінювання до 5-8%, все людство планети було б забезпечене продуктами харчування і рослинницькою сировиною.

За вимогливістю до світла та впливом його на анатомо-морфологічні зміни рослинного організму розрізняють три екологічні групи рослин: тіньюлюбні, світлолюбні та тіньовитривалі.

Світлолюбні рослини потребують для оптимального розвитку великої кількості світла і пригнічуються навіть при нетривалому затіненні. **Тіньюлюбні рослини** приурочені до лісових і чагарникових ценозів. Крізь крону листяного лісу проникає мало світла, і при освітленості 0,1% тут розвиваються нижчі рослини, зі збільшенням освітленості до 0,2% з'являються печіночники, а при освітленості 10,25-0,5% – плауни, папороті та деякі квіткові рослини.

Кількість сонячних променів у зоні помірного клімату протягом року мало змінюється і залежить від типу та структури рослинних групвань. Трав'яна рослинність аридних областей, внаслідок меншого ярусного розчленування, рівномірно освітлена й отримує багато світла. Лісова рослинність освітлена нерівномірно: дерева першого ярусу освітлені найкраще, а рослини другого і третього ярусів освітлюються гірше. Рослини чагарникового і трав'яно-мохового ярусів задовільняються мізерною кількістю світла, що проникає крізь намет дерев. Квіткові рослини з'являються в лісах, коли освітленість їх досягає 1 % повного денного освітлення. Цю властивість людина використовує при створенні сумісних посівів сільськогосподарських культур.

1.1.2 Тепло як екологічний фактор

Тепло є необхідною умовою існування рослин. За його участю здійснюється метаболізм, морфогенез, ріст і розвиток рослин. Поглинання води та мінеральних солей відбувається за певних температур ґрунтового середовища. Ферментативна активність, фотосинтез, дихання, проростання насіння і спор також відбувається гільки за певного температурного режиму, який має велике значення для розвитку і формування продуктивності агрофітоценозів. Від розподілу тепла протягом вегетаційного періоду залежить продуктивність урожайність польових фітоценозів рослин, адже інтенсивність фотосинтезу посилюється одночасно з підвищенням температури і досягає максимальних показників у різних рослин при різних значеннях її. Наприклад, для агрофітоценозів томатів і цукрових буряків – це 20° С, а для кінських бобів – 30° С (Люддегорд, 1957).

Основним джерелом тепла на нашій планеті є енергія сонячного випромінювання. Розрізняють два типи теплообміну: інсоляційний (денний) і радіаційний (нічний). **Інсоляційний тип теплообміну** характеризується частковим розсіюванням сонячної радіації, внаслідок відбиття її від молекул повітря та часткового поглинання його. До поверхні ґрунту доходить 50% сонячної радіації, з яких близько 10% відбивається в атмосферу, а решта трансформується в теплову енергію, зумовлюючи теплообмін між поверхневими шарами ґрунту. Такий теплообмін має виняткове значення для розвитку рослин, оскільки поверхневі шари є сферою кореневого живлення, а в надземних – розміщені органи космічного живлення. Кореневе живлення в багатьох випадках залежить від температури ґрунту. Зокрема, при низьких температурах рослини незадовільно засвоюють азотні; добрива

внаслідок порушення синтетичної діяльності коренів, а рослини на болотах, субстрат яких багатий на азот, але вологий і холодний, також не можуть засвоювати його.

Температурний режим змінюється у широтному і висотному напрямках. У горах зі збільшенням висоти на кожні 100 м над рівнем моря температура повітря знижується на 0,5°C. Зміна температури зі зміною висоти над рівнем моря одержала назву висотного градієнта. Вимірюється він величинами 0,4-0,7°C залежно від географічної широти: Наприклад, в Українських Карпатах у нижньому гірському лісовому поясі поблизу с.Ясиня на висоті 652 м н.р.м. температура становить +6°C, а у верхньому гірському лісовому поясі біля Турбата на висоті 1268 м н.р.м – близько +3,2 °C. Відповідних змін зі зміною висоти над рівнем моря зазнають також рослинність, ґрунтовий покрив, тваринний світ тощо. Отже, в гірських районах земної кулі виявлена вертикальна зональність (поясність). Нижні пояси гір покриває теплолюбна, широколистяна лісова рослинність, а високогірні – більш холодостійка хвойна або чагарникова чи трав'яниста.

Тепло відіграє формотвірну роль у процесах росту й розвитку рослин. У ході адаптації рослин до теплового режиму (у поєднанні зі світловим, водним і повітряним режимами) в них сформувались певні анатомо-морфологічні пристосування і відбулися зміни фізіолого-біохімічних процесів. Зокрема, такі особливості як інтенсивний ріст дерев у висоту, швидка мінералізація підстилки, а також глянсуватість листків, поява кутикулярного шару, опушення тощо, спрямовані на захист рослин від низьких і високих температур. У високогір'ї, де мало тепла, рослини низькорослі, приземкуваті, розеткові. Завдяки інтенсивному росту тісно зближених пагонів з вкороченими міжвузлями формуються подушкоподібні форми: всередині яких тепліше, ніж зовні. У рослин посушливих місцезростань епідерміс з товстою кутикулою, густо покритий волосками, на стеблах зберігаються тогорічні листки, пагони видозмінилися в колбочки, цибулини втягнені в ґрунт.

Для проходження окремих фаз розвитку різним рослинам потрібна різна кількість і тривалість тепла. Одним з них для проростання насіння достатньо температури +1-2°C (пшениця м'яка *Triticum aestivum*, жито посівне *Secale cereale*, іншим – не нижче +3-4°C (тонконіг бульбистий *Poa bulbosa*, латаття біле *Nymphaea alba*), +5-6°C (костриця східна *Festuca orientalis*, пажитниця багаторічна *Lolium perenne*, серадела посівна *Ornithopus sativus*, тимофіївка лучна *Phleum*

pratense), +8-10° С (сильфій пронизанолистий *Silphium perfoliatum*), навіть +25-30° С (фінікова пальма *Phoenix dactylifera*).

Температури, за яких забезпечується своєчасне і нормальні протікання фізіолого-біохімічних процесів у рослин протягом онтогенезу, називають **оптимальними**. За цих температур рослини повніше засвоюють азот і зольні елементи, досягають високої продуктивності. Крайні низькі та крайні високі температури, за яких ще зберігається життєвість рослин, називають відповідно **мінімальними** та **максимальними**. За межами цих температур існування рослини припиняється.

У лісових ценозах з багатоярусною структурою тепловий режим у середині крон, над ними і в трав'яному та чагарниковому ярусах дуже різниться. Чим складніша структура фітоценозу, тим складніший в ньому теплообмін. Крони дерев є першим біологічним бар'єром і перетворює чисте тепло. Вони перехоплюють і поглинають більшу частину тепла сонячної радіації і використовують його в процесі фотосинтезу, транспірації тощо. Частково тепло відбивається в атмосферу. Нижні яруси одержують менше тепла. В результаті середню максимальну температуру верхні яруси мають на 4-8° вищу, ніж у підліску або травостої.

1.1.3 Вода як екологічний фактор

Для рослин, як і для тваринних організмів, вода має винятково велике значення. Вона є неодмінним компонентом цитоплазми (займає 80-90% її об'єму). Без води не могло б здійснюватися живлення рослин, оскільки вона є розчинником поживних речовин. Необхідна вона й для ферментативної активності, поглинання і переміщення мінеральних солей і пластичних речовин, фотосинтезу, дихання, транспірації, запліднення. Рослини (крім ксерофітів або психрофітів) потребують великої кількості води. Основну масу її вони поглинають з ґрунту (за рахунок опадів і туманів). Проте опади нерівномірно розподіляються за зонами чи регіонами. Крім того, для розвитку рослин важливе значення має розподіл опадів у часі та їхня форма. Природна і культурна рослинність повніше використовує опади у вигляді мрячних тривалих дощів, а не злив. До 90% вологи таких дощів нагромаджується в ґрунті і поступово всмоктується рослинами.

У зоні помірного клімату важливим джерелом вологи є сніг, хоча через нерівномірний розподіл його на території певного регіону ґрунт по-різному насичується сніговою водою і, відповідно, неоднаково забезпечуються нею й рослини. У практиці сільського господарства

для нагромадження вологи в ґрунті застосовують снігозатримувальні агротехнічні прийоми.

Значну кількість вологи рослини отримують з рососою, що виникає в прохолодні літні ночі внаслідок конденсації водяних парів. Частково роса поглинається надземними органами рослин, частково потрапляє в ґрунт, де забезпечує 10-30 мм щорічної кількості опадів.

За вимогливістю до води рослини діляться на чотири екологічних типи (екологізми): гідрофіти, гігрофіти, мезофіти, ксерофіти. Між ними є й проміжні групи – мезоксерофіти, мезогігрофіти, гідромезофіти тощо.

Гідрофіти – це рослини, які повністю або більшою частиною свого тіла занурені у воду. Серед них розрізняють **аерогідратофіти** (прикріплені до донного ґрунту і не повністю занурені рослини: водяний різак алоевидний *Stratiotes aloides*, латаття *Nymphaea* sp., глечики жовті *Nuphar lutea*, альдрованда пухирчаста *Aldrovanda vesiculosa*, водяний жовтець водний *Batrachium aquatile*, водопериця колосиста *Myriophyllum spicatum*, рдесник *Potamogeton* sp., водяний горіх плаваючий *Trapa natans* тощо); **еугідратофіти** (повністю занурені у воду рослини: валісерія спіральна *Vallisneria spiralis*, елодея канадська *Elodea canadensis*, пухирник *Utricularia* sp., різуха велика *Najas major*, рупія морська *Ruppia maritima*); **нейстофіти** (вільно плаваючі рослини, які ніколи або основну частину життєвого циклу не прикріплені до дна: ряска *Lemna* sp., сальвінія плаваюча *Salvinia natans*, спіроделла багатокоренева *Spirodella polyrrhiza*); **гелофіти**, або земно-водні рослини (формують угруповання прибережно-водної рослинності: частуха подорожникова *Alisma plantago-aquatica*, лепешняк великий *Glyceria maxima*, очерет звичайний *Phragmites australis*, стрілолист звичайний *Sagittaria sagittifolia*, їжача голівка зринувша *Sparganium emersum* і пряма *S. erectum*, рогіз вузьколистий *Typha angustifolia* і широколистий *T. latifolia*, аїр болотний, або лепеха звичайна *Acorus calamus* тощо).

Гігрофіти – це суходольні рослини, що ростуть в умовах високої вологості повітря і великого зволоження ґрунту, постійно або тимчасово обводнених місцезростань. Вони не зазнають дефіциту вологи, хоча більша частина їхнього тіла знаходиться в повітряному середовищі. Гігрофіти характерні для боліт і заболочених земель, високогір'їв, приозерних та прирічкових місцезростань. Яскраво виражені гігрофіти належать до трав'яних рослин. Типовими представниками є калюжниця болотна *Caltha palustris*, жовтець вогнистий *Ranunculus flammula*, вербозілля звичайне *Lysimachia vulgaris*, плакун верболистий *Lythrum salicaria*.

Специфічну групу гелофітів складають комахоїдні рослини – росичка круглolistа *Drosera rotundifolia*, альдрованда пухирчата *Aldrovanda vesiculosa*; пухирник звичайний *Utricularia vulgaris*, **товстянка** звичайна *Pinguicula vulgaris*. Особливістю перших є травні залозки, що містяться на листочку рослини. Вони виділяють липку блискучу рідину, від чого листок здається вкритим рососою. Це приваблює комах, котрі торкнувшись залозок, відразу прилипають до них, і перетравлюються ферментами. Так рослини добувають необхідні для їхнього розвитку азотисті сполуки. Види роду пухирник *Utricularia* для вловлювання комах мають на розсічених листках ловильні апарати – численні пухирці, які закриваються чутливими клапанами і мають на стінках залозки, що виділяють травний сік. Потрапивши в пухирець, комаха вже не може з нього вирватися, бо клапан відкривається тільки всередину, і стає поживою для рослини.

Своєрідну групу болотної флори представляють чагарнички з плоскими листками: хамедафна чашкова *Chamaedaphne calyculata*, багно болотне *Ledum palustre*, андромеда багатоліста *Andromeda polifolia*, журавлина болотна *Oxycoccus palustris* і дрібноплода *O. microcarpus*. За своєю природою такі рослини є психрофітами, тобто рослинами холодних і вологих ґрунтів. Вони мають шкірясті з підгорнутими краями листки, покритий кутикулою епідерміс, заглиблені в тканину мезофілу продиhi.

Окрему фупу гелофітної рослинності складають вічнозелені ксероморфні кущики з ерикоїдною будовою листків – верес звичайний *Calluna vulgaris*, водянка чорна *Empetrum nigrum*.

Мезофіти – це рослини, котрі вимагають для свого розвитку помірного зволоження. Завдяки оптимальному водозабезпеченню в рослині нормально протікають процеси обміну речовин, вони мають добре розвинену кореневу систему, великі листки, диференційовану механічну тканину. До мезофітів належать рослини лук, лісів (тонконіг лучний *Poa pratensis* і дібровний *P. nemoralis*, деревій майже звичайний *Achillea submillefolium*, підмаренник запашний *Galium odoratum*), більшість сільськогосподарських культур (капуста, морква, помідори, буряки, картопля, слива, малина тощо). Культивовані мезофіти різною мірою посухостійкі, тому при введенні в культуру нових сортів і форм слід враховувати місцеві і регіональні ґрунтово-гідрологічні умови. Мезофіти, які розвивались у посушливіших умовах, мають, більш ксероморфну структуру: густу сітку жилок у листків, менші розміри клітин епідермісу, більшу кількість продиhiv і волосків, розрослу механічну тканину тощо (маслинка вузьколиста

Elaeagnus angustifolia, люцернапосівна *Medicago sativa*, житняк гребінчастий *Agropyron pectinatum*).

Особливе місце серед мезофітів займають ефемери та ефемероїди. **Ефемери** – це однорічні рослини з коротким циклом розвитку, що триває кілька тижнів. За періодом розвитку розрізняють весняні та осінні ефемери. Перші вегетують ранньою весною, використовуючи перше тепло і вологу, незатіненість ґрунту іншими і рослинами: веснянка весняна *Erophila verna*, бурачок пустельний *Alyssum desertorum*, хрінниця пронизаноліста *Lepidium perfoliatum*. Насіння ефемерів швидко проростає, як тільки зійде сніг, рослини цвітуть і за один-два місяці встигають дати плоди і висіяти насіння. Весь життєвий цикл їх триває 1-2 місяці. На період посухи рослини відмирають. Ефемери особливо характерні для степової та лісостепової зон України, а також передгірських і гірських районів Криму.

Ефемероїди – це багаторічні трав'яні рослини, надземні частини яких живуть лише протягом кількох тижнів, а решту року перебувають у стані спокою у вигляді бульб, цибулин, кореневищ. Багато які з них з'являються весною до розпускання листків протягом короткого часу встигають завершити цикл розвитку: проліска дволиста *Scilla bifolia*, підсніжник білосніжний *Galanthus nivalis*, ряст порожнистий *Corydalis cava*, анемона дібровна *Anemone nemorosa*, тонконіг бульбистий *Poa bulbosa* тощо. У посушливий період у них відмирають надземні органи, а наступний розвиток відновлюється за рахунок збережених підземних органів.

Ксерофіти – це рослини, пристосовані до існування в засушливих місцевостях. Вони можуть розвиватися в умовах високої повітряної та ґрунтової сухості, маловимогливі до води, завдяки чому беруть помітну участь в рослинному покриві в Степу та Лісостепу України. Цьому сприяють такі еколого-фізіологічні пристосування, як ерикоїдна будова листків (малі розміри листків, згорнуті краї, заглиблені та приховані продихи); безлистість пагонів або редукованість листків; густе покриття рослин повстю волосків у вероніки сивої *Veronica incana*, залізняка кримського *Phlomis taurica*, дивини ведмежої *Verbascum thapsus*; наявність минулорічних відмерлих залишків листків та піхв у ковили *Stipa* sp., бородача звичайного *Bothriochloa ischaernum*, келерії сизої *Koeleria glauca*; шкірястість листків та їхній блиск, обумовлений кутикулою, яка відбиває і розсіює світло, послаблює радіацію, перегрів; надмірний розвиток механічної тканини; видозміна пагонів і листків у колбочки, лусочки, шипи тощо.

1.2 Едафічні фактори та вплив їх на рослинний організм

Едафічні фактори, або едафотоп – це умови середовища, пов'язані з ґрунтом та ґрунтоутвірними процесами. Взаємозв'язок між рослинами і ґрунтовим середовищем визначається фізико-хімічними властивостями останнього і сукупністю всіх живих істот, що його населяють. На рослини впливають три групи едафічних факторів – фізичні властивості ґрунту, його хімічний та біотичний склад.

Ґрунтовий покрив України дуже різноманітний, що пояснюється неоднорідністю ґрунтоутвірних порід, рослинності, тваринного світу та кліматичних умов у різних її регіонах. Сучасні ґрунти сформувалися за участю рослинності. Завдяки мінералізації рослинних решток степів виникли чорноземи з потужним гумусовим горизонтом (70-200 см), високим вмістом азоту (3-8% місцями – 12%) і карбонатів (5-6%) в орному шарі, що забезпечують їхню високу родючість та господарську цінність.

На Поліссі, де ґрунтоутвірними породами є флювіогляціальні піски, а рослинний покрив бідніший та менш продуктивний, сформувалися переважно кислі, мало гумусовані дерново-підзолисті ґрунти. Звичайно, на чорноземних і дерново-підзолистих ґрунтах рослини розвиватимуться по-різному.

Рослинний покрив значною мірою обумовлений фізичними властивостями ґрунту; зокрема, ґрунтоутвірною (материнською) породою, механічним складом, температурним і водним режимом капілярності тощо. З ґрунтоутвірною породою пов'язане формування ґрунту певного типу. Так, на гранітах, гнейсах і базальтах під впливом біологічних та хімічних процесів розвивалися щебенюваті ґрунти, на вапняках і мергелях – рендзини, на пісковицях – буроземи, на лесах – чорноземи і сірі лісові, на пісках і моренах – підзолисті, на річкових наносах – алювіальні і лучні, на глинах, мергелях, вапняках, кристалічних породах – болотні ґрунти. За механічним складом розрізняють ґрунти: щебеністі, піщані, супіщані, глинисті тощо. У рослин, що живуть на таких ґрунтах, виробилися різноманітні пристосування, які відповідають екології їхнього місцезростання.

Водний режим ґрунтів також є важливим екологічним фактором, котрий великою мірою впливає на розвиток рослин і стан ґрунту. Наприклад, на торф'яних ґрунтах, завжди насичених вологою, погіршується розвиток багатьох рослин. У Лісостепу під час весняних повеней та осінніх дощів ґрунт вбирає вологу, а влітку починається висхідний потік води, що сприяє оптимальному забезпеченню рослин водою. У Степу, де сума опадів менша суми випаровування, вода переміщується у висхідному напрямку, що часто супроводжується

виносом кальцію, солей натрію, хлору, сірки і призводить до карбонатного, хлоридного або сульфатного засолення ґрунтів, в умовах якого погіршується розвиток рослин.

1.2.1 Екологічний вплив хімічного складу ґрунтового середовища на рослинний організм і рослинність

На розвиток рослин істотно впливає хімічний склад ґрунту, адже з нього переважна більшість рослин одержує воду, азот і зольні елементи. Рослини чутливо реагують на вміст у ґрунті азоту, макро- і мікроелементів, завдяки чому вони можуть служити індикаторами кислотності, засоленості, а також забезпеченості ґрунту азотом, кальцієм, магнієм, калієм та іншими поживними речовинами.

Кислотність ґрунту формується під впливом багатьох факторів. Так, в умовах високої вологості формуються вилугувані та кислі ґрунти, кислі й ті, що формувалися на гранітах, гнейсах і андезитах, а на лесах, вапняках, мергелях або продуктах їх вивітрювання – нейтральні. Підкислюються ґрунти і внаслідок виділення рослинами в ґрунтовий розчин CO₂ та органічних кислот, причому різні види виділяють їх у різній кількості, тому, наприклад, під ялиновими лісами ґрунти кисліші, ніж під широколистяними.

За вимогливістю до кислотності ґрунту виділяються такі групи рослин. **Ацидофіли**, або оксилофіти – рослини, що зростають на кислих і дуже кислих ґрунтах (рН 2,4-6,0), здебільшого на сфагнових болотах і кислих болотистих луках; зокрема, Браун-Бланке розрізняє крайні, середні та слабкі ацидофіли (**крайні ацидофіли** властиві ґрунтам з рН 2,4-5,0 – сфагнум бурий *Sphagnum fuscum*, пухівка піхвова *Eriophorum vaginatum*, журавлина дрібноплідна *Oxycoccus microcarpus*, шейхцерія болотна *Scheuchzeria palustris*; **помірні ацидофіли** добре ростуть на ґрунтах з рН 5,0-6,2– жито посівне *Secale cereale*, мітлиця собача *Agrostis canina*, молінія голуба *Molinia caerulea*, костриця овеча *Festuca ovina*, орляк звичайний *Pteridium aquilinum*, біловус стиснутий *Nardus stricta*; **слабкі ацидофіли** вимагають ґрунтів з рН 6,3-6,7: дикорослі види та сільськогосподарські культури льон звичайний, або довгунець *Linum usitatissimum*, картопля *Solanum tuberosum*, пшениця м'яка *Triticum aestivum*, суниця лісові *Fragaria vesca*, гірчак зміїний, або ракові шийки *Persicaria bistorta* (= *Polygonum bistorta*), королиця звичайна *Leucanthemum vulgare*, перестріч гайовий *Melampyrum nemorosum*).

Нейтрофіли – рослини, які ростуть при нейтральній кислотності ґрунтового розчину (рН 6,7-7,0). До них належать квасоля звичайна *Phaseolus vulgaris*, горох посівний *Pisum sativum*, соняшник

однорічний *Helianthus annuus*, чина лучна *Lathyrus pratensis*, тимофіївка лучна *Phleum pratense*, грястиця збірна *Dactylis glomerata*, люцерна посівна *Medicago sativa*.

Базифіли – рослини, приурочені до ґрунтів з лужною реакцією ґрунтового розчину (рН більше 7,0): **слабкі базифіли** (рН 7,0-8,0) бавовник трав'янистий, або азійський *Gossypium herbaceum*, коноплі посівні *Cannabis sativa*, люцерна серповидна, або жовта *Medicago falcata* і хмелевидна *M. lupulina*, лядвенець рогатий *Lotus corniculatus*, колосняк пісковий *Leymus arenarius*; **власне базифіли** (рН 8,0-14,0) покісниця розставлена *Puccinellia distans*, петунія гібридна *Petunia × hybrida*, содник солончаковий *Suaeda salsa*, франкенія шорстка *Frankenia hispida*).

Індиферентні рослини не виявляють чіткої вимогливості до кислотності ґрунтового розчину і ростуть як на кислих, так і на вилугуваних ґрунтах. Типові представники цієї групи: конвалія *Convallaria majalis*, дуб звичайний *Quercus robur*, сосна звичайна *Pinus sylvestris*, роман фарбувальний *Anthemis tinctoria*).

Наведені вище екологічні групи рослин характеризують не крайні показники умов їхнього місцезростання, а оптимальні значення актуальної кислотності ґрунтового розчину, за яких і забезпечується нормальний перебіг усіх фізіологічних процесів рослин. Висока кислотність і лужність пригнічують ріст і розвиток рослин.

1.2.2 Екологічне значення валового вмісту поживних речовин у ґрунті

Валовий вміст поживних речовин у ґрунті (азоту, калію, фосфору, кальцію, магнію та інших макро- і мікроелементів), визначає родючість ґрунту, а отже, й рівень живлення рослин; на родючих ґрунтах створюються оптимальні умови мінерального живлення, на бідних – рослини "голодують". Однак, наявність поживних речовин у ґрунті ще не означає, що рослини можуть їх засвоювати. Наприклад, торфовища багаті на азот, але через низьку температуру і високу вологість торфу він погано засвоюється рослинами, і вони терплять від його нестачі.

Від природи рослин залежить, які елементи вони вилучають з ґрунту для утворення органічної речовини. Встановлено, що деревні рослини поглинають з ґрунту більше кальцію, ніж трав'яні, бобові акумулюють багато кальцію, соняшник і тютюн – калію, маренові та папоротеподібні – алюмінію, осокові і хвоці – кремнію (від цього, до речі, вони стають шорсткими і малоприсадними для перетравлення тваринами). Відсутність або дефіцит елементів мінерального живлення

в ґрунті спричинює порушення метаболізму в рослинах. За відсутності магнію, що є компонентом хлорофілу, останній руйнується, а отже, не може відбуватися фотосинтез; нестача в ґрунті заліза спричиняє хлороз, внаслідок чого у рослин листки жовтіють, послаблюється енергія росту їх, знижується їхня продуктивність.

За вимогливістю до валового вмісту поживних речовин у ґрунті рослини поділяються на три екологічні групи: евтрофні, мезотрофні й оліготрофні.

Евтрофи вимагають ґрунтів з високим вмістом поживних речовин (вільха *Alnus* sp., кропива дводомна *Urtica dioica*, дуб звичайний *Quercus robur*, липа серцелиста *Tilia cordata*, ясен звичайний *Fraxinus excelsior*, чистотіл великий *Chelidonium majus*, копитняк європейський *Asarum europaeum*). **Оліготрофи** мало вимогливі до умов мінерального живлення, а тому можуть рости на ґрунтах з мінімальним вмістом азоту і зольних елементів (сфагни *Sphagnum* sp. верхових боліт, рослини пісків, високогір'їв, які забезпечуються азотом і зольними елементами, котрі надходять з атмосферними опадами; на піщаних дюнах Полісся, приморських обмілинах, скелястих розсипах ростуть колосняк пісковий *Leymus arenarius*, булавоносець сіруватий *Corynephorus canescens*, верес звичайний *Calluna vulgaris*, костриця овеча *Festuca ovina*, сосна звичайна *Pinus sylvestris*, куничник наземний *Calamagrostis epigeios*). **Мезотрофи** – це рослини з помірною вимогливістю до водно-мінерального живлення (чорниця *Vaccinium myrtillus*, брусниця *Rhodococcum vitis-idaea*, квасениця звичайна *Oxalis acetosella*, деревій майже звичайний *Achillea submillefolium*; переважна більшість сільськогосподарських культур: морква посівна *Daucus sativus* (= *D. carota*), слива домашня *Prunus domestica*, яблуня домашня *Malus domestica*, овес посівний *Avena sativa*, просо посівне *Panicum miliaceum*, кукурудза звичайна *Zea mays*, картопля *Solanum tuberosum*).

Кальцій є необхідним компонентом живлення рослин, він забезпечує нормальний перебіг метаболічних процесів, нейтралізує щавелеву кислоту, катіони водню, послаблює кислотність ґрунтового розчину і тим самим поліпшує умови росту і розвитку рослин. Дія кальцію на рослини буває безпосередньою (прямою) і опосередкованою (непрямою). Особливо багаті на кальцій ґрунти, що сформувалися на вапняках і продуктах вивітрювання їх, причому в разі надлишку цього хімічного елемента виникає карбонатне засолення ґрунту. За вимогливістю до кальцію розрізняють такі групи рослин:

Кальцефіли – це вимогливі до кальцію рослини, які добре розвиваються на ґрунтах, багатих на вапно (стоколос гіллястий

Bromopsis ramosa, люцерна посівна, або жовта *Medicago falcata*, сосна крейдяна *Pinus cretacea*, буки *Fagus* sp., ясен звичайний *Fraxinus excelsior*, венерині черевички справжні *Cypripedium calceolus*, анемона лісова *Anemone sylvestris*, модрина сибірська *Larix sibirica*, сеслерія голубувата *Sesleria caerulea*). **Кальцефоби** – рослини, які уникають ґрунтів багатих на солі кальцію, для нормального розвитку їх досить наявності кальцію в ґрунті (сфагни *Sphagnum* sp., верес звичайний *Calluna vulgaris*, біловус стиснутий *Nardus stricta*, щучник дернистий *Deschampsia caespitosa*, люпин багаторічний *Lupinus perenne*). **Індиферентні види** – це рослини, які байдуже ставляться до вмісту солей кальцію в ґрунтовому розчині, тобто вони однаково розвиваються на ґрунтах із мінімальним вмістом кальцію і надлишком його (до 20% і більше): буркун білий *Melilotus albus*, роман напівфарбувальний *Anthemis subtinctoria*, робінія несправжньоакацієва, або біла *Robinia pseudoacacia*.

Азот, як один з основних біогенних елементів, що входить до складу білків та нуклеїнових кислот, є життєво необхідним для всіх рослин. За вимогливістю до азотного живлення рослини поділяються на дві групи: нітрофіли та нітрофоби. **Нітрофіли** – це рослини, які потребують багатого нітратного живлення. Вони поселяються на родючих ґрунтах поблизу житла, тваринницьких ферм, на перегної широколистяних лісів (тютюн *Nicotiana* sp., лутига розлога *Atriplex patula*, малина *Rubus idaeus*, хміль звичайний *Humulus lupulus*, бузина чорна *Sambucus nigra*, щириця загнута *Amaranthus retroflexus*, блекота чорна *Hyoscyamus niger*). **Нітрофоби** – це рослини, які уникають ґрунтів, багатих на азотні та амонійні сполуки, і нормально розвиваються там, де вміст їх мінімальний (люпин багаторічний *Lupinus perenne*, щучник дернистий *Deschampsia caespitosa*, хвощі *Equisetum* sp., куничник сивуватий *Calamagrostis canescens*, перстач прямостоячий *Potentilla erecta*).

На засолених ґрунтах розвивається специфічна галофільна рослинність. Особливо багато **галофітів** – рослин, які ростуть в умовах надмірного ґрунтового засолення – в степовій та лісостеповій зонах, приморських районах, де мало опадів. За засоленістю і відповідною галофільною рослинністю ґрунти поділяють на декілька категорій. **Солончаки** постійно засолюються з поверхні водами, із високою концентрацією солей, такі ґрунти ще називають мокрими солончаками (солонець звичайний *Salicornia europaea*, содник простертий *Suaeda prostrata*, басія волосиста *Bassia hirsuta*, курай содовий *Salsola soda*, петросимонія тритичинкова *Petrosimonia triandra*, франкенія шорстка *Frankenia hispida*, кермек каспійський

Limonium caspium). **Солончакуваті ґрунти** засолюються з поверхні водами з меншою концентрацією солей (солончакова айстра звичайна *Tripolium vulgare*, вівсяниця східна *Festuca orientalis*, мітлиця повзуча *Agrostis stolonifera*, осока розтягнута *Carex extensa*, конюшина повзуча *Trifolium repens*. **Солонці** акумулюють солі в шарі вимивання, що знаходиться на певній глибині, а поверхневі шари таких ґрунтів опріснені дощовими опадами. Нижчі шари солонців дуже насичені солями натрію, які в посушливий період викристалізуються, від чого ґрунт стає стовпчастим, з тріщинами (камфоросма монпельійська *Camforosma monpeliaca*, кермек замшевий *Limonium alutaceum*, полин сантонінський *Artemisia santonica* і кримський *A. taurica*, віниччя сланке *Kochia prostrata*, подорожник солончаковий *Plantago salsa*, солонечник російський *Galatella rossica*, кульбаба бессарабська *Taraxacum bessaraicum*).

Солончакуваті солонці поєднують ознаки солончаків і солонців: з їхніх поверхневих шарів ще не повністю вилужені шкідливі солі, а в нижніх – накопичується їх не менше, ніж у типових солонцях (бульбокомиш морський *Bolboschoenus maritimus*, скорзонера дрібноквіткова *Scorzonera parviflora*, полин солянковидний *Artemisia salsoloides*).

Індикаторами **содового засолення**, наприклад, є хрінниця хрящувата *Lepidium cartilagineum*, покісниця розставлена *Rusciniella distans*, сіда багаторічна *Sida hermafrodita*, стелюшок середній *Spergularia media*, лугига дрібноцвіта *Atriplex micrantha*; хлоридного – свинорий пальчастий *Synodon dactylon*, лугига татарська *Atriplex tatarica*, петросимонія супротивнолиста *Pertosimonia oppositifolia*, солонець трав'янистий *Salicornia europaea*, тамарикси *Tamarix* sp.; хлоридно-сульфатного і сульфатно-хлоридного – лугига сива *Atriplex cana*, кермек напівкущовий *Limonium suffruticosum*, сарсазан шишкуватий *Halocnemum strobilaceum*, содник *Suaeda* sp., анабазис солончаковий *Anabasis salsa*, верблюжа колючка звичайна *Alhagi camelorum*, здатні витримувати до 16-17% сульфатів в ґрунтовому розчині.

На **карбонатне засолення** ґрунту вказують гісоп крейдяний *Hyssopus cretaceus*, жовтушник український *Erysimum ucrainicum*, чебрець вапняковий *Thymus calcareus*, юриня вапнякова *Jurinea calcarea*, солодка гола *Glycyrrhiza glabra*, вовчі ягоди Софії *Daphne sophia*, рододендрон жовтий *Rhododendron luteum*, скуппія звичайна *Cotinus coggigia*.

Індикатором наявності в ґрунті **міді та її солей** є такі види, як мінуарція гостропелюсткова *Minuartia oxypelata*, армерія морська

підвид Галера *Armeria maritima* subsp. *halleri*, куколиця дводомна *Melandrium dioicum*, смілка звичайна *Silene vulgaris*, віскарія альпійська *Viscaria alpina*, каліфорнійський мак *Escholtzia californica*, **цинку та його солей** – фіалка жовта *Viola lutea*, смілка здута *Silene inflata*, костриця овеча *Festuca ovina*, рута розлога *Ruta divaricata* і широколиста *R. latifolia*, ромашка американська *Matricaria americana*, жовтозілля бразильське *Senecio brasiliense*, **хрому та його солей** – бурячок гірський *Alyssum montanum* var. *preismannii* і сріблястий *A. argenteum*, гвоздика вузьколиста *Dianthus tenuifolius*, форзиція європейська *Fortisithia europaea*, смілка боснійська *Silene bosniaca*, **нікелю** – грудниця волохата *Linosyris villosa* і татарська *L. tatarica*, анемони *Anemone* sp., сон розкритий, або широколистий *Pulsatilla patens* (= *P. latifolia*); **зблота** – хвощ польовий *Equisetum arvense* і болотний *E. palustre*, жимолость *Lonicera* sp.; **урану** – астрагал гладеньконасінний *Astragalus pectinatus*, двоборозенчастий *A. bisulcatus* і Томпсона *A. thompsonae*; **бору** – солонець трав'янистий *Salicornia europaea*; **олова** – одинарник європейський *Trientalis europaea*; **нафти** – ковила Лесінга *Stipa lessingiana*.

Псамофіти – це рослини піщаних місцезростань (колюсяк піщаний *Leymus arenarius*, осоки *піщана Carex arenaria* та колхідська *C. colchica*, булавоносець сіруватий *Corynephorus canescens*, біловус стиснутий *Nardus stricta*). Завдяки високому осмотичному тиску клітинного соку (30-70 атм.), і дуже розвиненій кореневій системі, яка досягає глибини 4-6 м, псамофіти здатні поглинати воду з глибоких горизонтів, що й дозволяє їм виживати в екстремальних умовах. Для зменшення транспірації у псамофітів листки видозмінені в лусочки, або вони скидають їх на період посухи. Стебла і гілки жорсткі, покриті волосками, проростання в заглибленнях, плоди і насіння псамофітів мають придатки, що забезпечують їхнє поширення, швидке заглиблення в ґрунті, проростання і вкорінення молодих паростків.

1.2.3 Екологічний вплив біотичних факторів ґрунту

Біотичні умови ґрунтового середовища, яке створюють рослини і тваринні організми, значною мірою впливають на розвиток рослин. В добре аерованих, теплих, родючих ґрунтах рясно розвиваються нематоди, коловоротки, дощові черв'яки, землерийки тощо, численні мікроорганізми, гриби, водорості. Особливо багато цих організмів у ризосфері сільськогосподарських культур. Звичайно, менше їх у лісових, лучних, болотних, степових фітоценозах, що пояснюється дією різних екологічних факторів. Зокрема, підвищенню родючості ґрунту, а отже, й покращенню екологічних умов розвитку рослин

сприяє альгофлора, а також тваринне населення ґрунту. З участю всієї маси тваринних і рослинних організмів, які населяють ґрунт, розкладаються і мінералізуються рослинні рештки, а вивільнені елементи знову включаються в кругообіг речовин.

Екологічна роль грибів полягає в розкладанні і мінералізації рослинних решток, завдяки чому вивільнюються поживні речовини, необхідні квітковим рослинам. Вищі квіткові рослини за оптимальних умов вологості, теплового й повітряного режиму вступають у симбіоз з грибами і за їхньою допомогою поглинають поживні речовини. Інтенсивність надходження поживних речовин до ґрунту залежить від активності його біологічного населення, а кількість їх – від продуктивності рослинних угруповань.

Отже, едафічні фактори дуже різноманітні за своїм характером та екологічним впливом і по-різному діють на рослини, в сукупності з іншими чинниками вони створюють такі умови біотопу, пристосовувшись до яких, рослини можуть нормально рости і розвиватись.

1.3 Орографічні умови як екологічний фактор

Відзначені вище кліматичні, едафічні та інші фактори істотно впливають на рослини та їхні угруповання. У будь-якому біотопі до ідії цих чинників додається ще вплив його географічних і орографічних умов. Всі орографічні чинники визначаються такими морфографічними особливостями форм земної поверхні, як рельєф, висота, характер схилів тощо.

Рельєф місцевості обумовлює загальні закономірності вертикального розподілу рослинності, особливості видового складу фітоценозів, чисельність особин в них, їхню життєвість. Енергетичний баланс угруповань, тепловий і водний режим біотипів також регулюються рельєфом місцевості. Під впливом рельєфу змінюється рослинність, ґрунтовий покрив та його властивості. Так, ґрунти, що розвиваються в місцевостях зі слабо почленованим рельєфом (по западинах, схилах малої крутості, в долинах річок), мало піддаються водній та вітровій ерозії, добре насичені кореневими системами рослин. Такі ґрунти складають основний фонд землекористування України. В Лісостепу, де рельєф досить пересічений, ґрунти змиваються, внаслідок чого виносяться легкорозчинні солі і мінеральні частинки, послаблюється ґрунтозахисна роль рослинності. В плакорних умовах Степу розвинені чорноземи, багаті на гумус і зольні елементи, однак залежно від рельєфу вони по-різному прогріваються і звожуються, тому схили південної орієнтації, де ґрунт тепліший та

сухіший, ніж північної сторони, покриває ксерофільна природна рослинність, а схили північної експозиції – мезофільна.

Висота над рівнем моря найбільшою мірою впливає на рослинність у гірських системах. Фактор висоти є визначальним, оскільки він спричинює зміну пов'язаних з ним кліматичних, едафічних та біотичних чинників. Зі збільшенням висоти, внаслідок зростання втрати тепла поверхнею ґрунту, температура повітря знижується на кожних 100 м на 0,5°C. Цю величину називають **вертикальним температурним градієнтом**.

Таке зниження температури, накладає свій відбиток на розвиток рослин. Високогірні рослини на два-чотири дні пізніше зацвітають і на п'ять-шість днів раніше визрівають, вони втрачають здатність до статевого і насінневого розмноження і майже всі розмножуються вегетативно. З висотою зменшується також насиченість повітря водяними парами, пилом і домішками газів, воно розріджується і стає чистішим. Це спричинює **зростання інтенсивності освітлення** та кількості прямого світла, в якому переважають сині, фіолетові, ультрафіолетові та інфрачервоні промені. За таких умов створюється специфічний світловий режим, малосприятливий для розвитку рослин. Зокрема гальмуються ростові процеси, рослини виростають низькорослими, приземистими, багаторазово галузяться і утворюють подушкоподібні форми, всередині яких складається свій мікроклімат (ялівець простертий *Juniperus procumbens*, сонцепвіт або сонянка звичайна *Helianthemum nummularium*).

За висотою над рівнем моря виділяють вертикальні зони (пояси) рослинності (на прикладі Українських Карпат).

Експозиція схилу – це загальна спрямованість схилу щодо сторін (частин) світу. Розрізняють північну, південну, східну і західну експозиції схилу. Вони різняться освітленістю, вологістю, температурним і повітряним режимом, що позначається на характері рослинності, яка займає ці схили. Найістотніше відрізняється рослинний покрив на схилах південної та північної експозиції. Так, на південних макросхилах першої гряди Кримських гір більше ксерофітів і видів з ксероморфною структурою, домінують хвойні ліси, тим часом як на макросхилі північної експозиції ростуть види з мезоморфною структурою, а переважають букові ліси. Пояснюється це тим, що бук східний *Fagus orientalis* краще переносить ґрунтову сухість, ніж повітря, яке на південних схилах вище, ніж на північних. Менш помітні відміни між рослинністю на схилах західної та східної експозиції, хоча внаслідок того, що останні краще прогріваються якими сонячними променями, рослинність на них більшою мірою і

одібна до рослинності на схилах південної експозиції, а на схилах східної експозиції – до рослинності на схилах північної експозиції.

Правило випередження виявляє особливості розміщення рослин на схилах і на плакорі. Вперше це правило було чітко сформульовано В.В. Альохінім. Суть його полягала в тому, що в рослини, котрі ростуть на схилах південної експозиції, які добре прогріваються, трапляються в плакорних (рівнинних) умовах значно далі на південь. Наприклад, якщо рухатись з півночі на південь, то горицвіт весняний *Adonis vernalis*, який зростає на схилах південної експозиції на околицях Василькова (Київська область), в аналогічних температурних умовах на рівнині трапляється на околицях Умані або Кривого Рога. І навпаки, рослини, що ростуть на вологіших і холодніших схилах північної експозиції, наприклад в районі Гайворона (Вінницька область), в подібних умовах теплового і водного режиму на плакорі трапляються під Києвом.

1.4 Вітер як екологічний фактор

У життєдіяльності рослин вітер є важливим екологічним чинником. Під його впливом підвищується інтенсивність випаровування вологи з рослин і ґрунту, відбувається запилення рослин, змінюються їхні анатомо-морфологічні ознаки. На рослини вітер діє як прямо, так і опосередковано. В першому випадку виявляється його механічна дія. Сильні вітри спричинюють розхитування дерев, унаслідок чого погіршуються надходження води і мінеральних поживних речовин, а також відтік органічних пластичних сполук. Виникає розрив між потребою рослин у воді, яка інтенсивно випаровується і спроможністю кореневої системи забезпечити їх вологою.

Під дією сильних вітрів деформуються крони дерев, обламуються гілки, квітки, опадають плоди та насіння, а при ураганах виникає бурелом і вітровал. Пряма дія вітру помітно позначається на анатомо-морфологічних ознаках рослин і закономірностях розподілу їх. На відкритій поверхні з одnobічним потоком повітряних мас деревні рослини набувають **прапороподібної форми**, вони низькорослі, стовбури з ексцентричною шаруватістю деревини. Ростові процеси в них уповільнюються, галузнення пагонів проходить безладно.

У пустелях і горах під впливом вітру чагарничкові і напівчагарничкові рослини багаторазово галузяться, утворюють велику кількість тісно зближених пагонів, набуваючи обтічної напівсферичної **подушкоподібної форми**. В середині цієї подушки створюється свій мікроклімат, рослини менше випаровують вологи.

Пряма дія вітру виявляється також у перенесенні пилку і спор, плодів та насіння, для чого зачатки рослин мають численні пристосування.

Одна з форм опосередкованої екологічної дії вітру на рослинний організм відбувається завдяки поглинаючій силі листків і транспірації (випаровування води рослиною). Основний орган транспірації і газообміну – листок. Завдяки транспірації вода і розчинені в ній мінеральні солі перетікають від коріння до листків. Однак, з підвищенням швидкості вітру транспірація посилюється, а отже, посилюється випаровування води з рослини. Завдяки формуванню потужного кутикулярного шару, заглибленню продихів, здатності скидати або видозмінювати листки в колючки, рослини можуть запасати й економно витратити вологу протягом дії вітру.

Вітер сприяє асиміляції CO₂, посиленню процесу фотосинтезу рослин, оскільки під дією вітру зростає приплив повітря, збагаченого вуглекислим газом. Однак вітер є причиною й негативних явищ, зокрема ерозії слабозакріплених ґрунтів, унаслідок якої руйнується ґрунт, з нього видуваються дрібні мінеральні частки, посилюється ґрунтова сухість, внаслідок чого рослини пригнічуються або гинуть. Крім того, видування дрібнозему спричинює пилові бурі, котрі негативно позначаються на фотосинтезі, через те що листки покриваються шаром пилу.

1.5 Біотичні фактори та їхній вплив на рослинний організм

Будь-який біотоп, його ґрунт, навколишні водойми та повітря над ним населяють певні живі організми (рослинні, тваринні і мікроорганізми). Між цими організмами складаються певні ценотичні взаємовідносини, за яких кожний з компонентів впливає на інші безпосередньо або опосередковано, спричиняючи зміни екологічного середовища. Всю сукупність рослин, тварин і мікроорганізмів, об'єднаних спільною областю поширення називають біотою, а їхній вплив зоогенного, фітогенного, мікробогенного характеру (прямий і опосередкований), антагоністичні або симбіотичні відносини, механічну і хімічну дію, визначає біотичні умови місцезростання, а отже, й особливості біоценозу. Відносини, які складаються в них та в залежності від лімітуючої дії всновного компонента, вони бувають фітоценотичними, ценотичними або мікробіоценотичними. Особливо складні взаємовідносини виникають в лісі, степу, на болоті, що пояснюється великою кількістю компонентів та неоднорідним впливом абіотичних факторів у таких фітоценозах.

1.5.1 Фітогенні фактори та їхня дія

Фітогенний фактор – вплив рослин. Виявляється в придушенні процесів росту і розвитку корневими виділеннями (екзометаболіти), інгібуванні проростання насіння і росту корневих систем, виділення фітонцидів (летючих речовин), що пригнічують інші організми. Відомо, що миші не виносять запаху бузини, тому її здавна висаджували навколо сховищ зерна. Загальновідомий факт, що не всі рослини поєднуються в одному букеті (черемха і тюльпани). У тропічних лісах зростають ліани-душители, які, обвиваючи стовбур дерева, поступово здавлюють його і душать. Деякі рослини, поселяючись на інших, паразитують, використовуючи воду і поживні речовини свого господаря. У Білорусі широко поширена омела біла *Viscum album*, яка є напівпаразитом. Оселившись на тополі або березі, вона гаусторіями-присосками прикріплюється до гілки й використовує воду і мінеральні речовини дерева. Органічні речовини омела біла *V. album* синтезує самостійно.

Фітогенні фактори в фітоценозах дуже різноманітні, оскільки кожний з них відзначається властивим лише йому видовим складом вищих і нижчих рослин, між якими створюються складні взаємовідносини. Дія фітогенних факторів виявляється у впливі одних видів вищих рослин на інші. Такий вплив може бути механічним (як у лісових ценозах, де внаслідок тертя стовбурів, гілок одного дерева об інше, обдирається кора та всихають гілки) або мати характер взаємодії між рослинами (наприклад, між ліаною і рослиною-опорою) або паразитизму рослин (коли одні рослини втратили здатність до фотосинтезу і живуть за рахунок тих рослин, на яких вони поселилися) чи симбіозу (коли співжиття різних видів забезпечує їм взаємну вигоду). У випадку взаємодії ліани з рослиною-опорою остання може навіть загинути від того, що ліана обвиває її стовбур, деформує його, гальмує ріст (плющ звичайний *Hedera helix*, деревозгубець чіпкий *Celastrus scandens*).

Паразитизм буває постійним та тимчасовим. Паразити (бактерії, гриби і квіткові рослини) поселяються на поверхні або всередині тіла рослин і живляться їхніми соками. Паразитні бактерії розвиваються на культурних і дикорослих видах рослин. Вони є збудниками різного роду захворювань і можуть уражати один вид рослин (монофаги) або паразитувати на кількох видах рослин (поліфаги). Всі ці паразити виснажують рослини, послаблюють їх життєдіяльність, знижують продуктивність агрофітоценозу

На квіткових і вищих спорових рослинах поселяються паразитні і напівпаразитні види. За місцем ураження розрізняють кореневі,

листякові та стеблові паразити. **Виткі паразити** ростуть у ґрунті, а їхні молоді пагони, рухаючись у просторі, знаходять опору і обвиваються навколо неї. У місцях зіткнення з рослиною-господарем паразит утворює присоски і за їх допомогою поглинає її пластичні речовини. До витких паразитів флори України належать, зокрема, види повитиці – наприклад, повитиця європейська *Cuscuta europaea*. **Кореневі паразити** поселяються на коренях деревних і трав'яних рослин, заглиблюючись у тканини яких поглинають воду і пластичні речовини. Найчастіше – це петрів хрест лускатий *Lathraea squamaria* і вовчки *Orobanche* sp. **Напівпаразити** – це рослини, які частково живляться за рахунок рослини-господаря, а частково виробляють поживні речовини самостійно (ремнецвітник європейський *Loranthus europaeus*, омела біла *Viscum album*, види родів перестріч *Melampyrum* sp., дзвінець *Rhinanthus* sp..

Симбіоз, за якого всі організми, що перебувають у ньому, одержують взаємну вигоду, буває облігатним і факультативним. **Облігатний симбіоз** існує між бобовими рослинами і вільноживучими азотфіксуючими організмами – бульбочковими бактеріями, які зв'язують вільний атомарний азот повітря в солі азотної та азотистої кислот, доступні для споживання вищими рослинами. Після відмирання цих рослин ґрунт збагачується азотом, тому бобові служать в сівозміні попередниками тих культур, які не мають здатності нагромаджувати азот. **Факультативний симбіоз** – сапрофіти, на відміну від паразитів, використовують для живлення органічні сполуки решток рослин і тварин. Сапрофіти впливають на інші рослини не прямо, а опосередковано, мінералізуючи рослинні рештки і збагачуючи фітоценози азотом та зольними елементами. Істотну роль у цьому процесі відіграють сапрофітні бактерії та гриби. Так, понад 70 % рослин, що входять до фітоценозів, використовують поживні речовини, вилучені з опалого листя, гілок, стовбурів, плодів саме сапрофітними грибами.

Крім прямого впливу біотичних факторів, рослини часто зазнають і опосередкованого впливу, який за своєю природою є складнішим і здійснюється різними шляхами. Одним з таких шляхів є **перехоплення води**. Зокрема деревні породи, які потребують багато води, перехоплюють її своїми кронами (у хвойних лісах сосна *Pinus* і ялина *Picea* затримують таким чином до 30 % опадів, а в листяних – дуб *Quercus*, бук *Fagus* і береза *Betula* – до 20 %). Багато вологи витрачають рослини в процесі фотосинтезу. Наприклад, на синтез 1 г сухої речовини жита *Secale* потрібно 630 г води. Щоб її одержати, рослина розвиває потужну кореневу систему (сума коренів її може

досягати 11 км завдовжки), за допомогою якої і перехоплює вологу в інших рослин. Існують також інші пристосування: затримка опадів у пазухах листків, як у кукурудзи *Zea*; за рахунок високої змочуваності листків дощовою водою та рососою, як у квасолі *Phaseolus*; або ранній розвиток рослин навесні, завдяки чому вони перехоплюють запаси вологи в ґрунті, як це має місце в бур'янів.

Конкуренція за поживні речовини є фактором, під впливом якого формуються позитивні та негативні взаємовідносини у фітоценозі, оскільки всі зв'язки між ценобіонтами виникають на базі живлення і з боку кожного з них спрямовані на перехоплення азоту, зольних елементів та біосу. Прикладом перших є пшеничне поле та її домінант – пшениця, прикладом інших – наявність в агрофітоценозі бур'янів, які перехоплюють азот і зольні елементи в культурних рослин.

Існує ще один вид впливу одних рослин на інші – **алелопатія**, пов'язана також із кореневими виділеннями рослинами різних речовин, стимулюючих або гальмуючих ріст і розвиток рослинних організмів у біоценозі. Так, у вико-вівсяних сумішах кореневі виділення вівса посівного *Avena sativa* стимулюють проростання насіння віки *Vicia* та її розвиток, а виділювані, наприклад, пшеницею *Triticum* речовини, гальмують розвиток у посівах навіть таких злісних бур'янів, як вівсюг *Avena fatua* і гірчиця польова *Sinaps arvensis*, і "очищають" від них ґрунт. Цікаво, відзначити, що пирій повзучий *Elytrigia repens* (теж злісний бур'ян) виділяє так багато летких речовин, що вони спричинюють самоотруєння місцезростань, і пирій повзучий поступово переміщується на інші ділянки.

Отже, рослини завдяки стимулюючим або гальмуючим виділенням здатні саморегулювати чисельність ценобіонтів і збалансувати взаємозв'язки між ними в природних угрупованнях та агрофітоценозах.

1.5.2 Вплив тварин на рослинний світ

Кожний фітоценоз, як відомо, заселений тими чи іншими тваринними організмами, котрі настільки пристосувалися до співіснування з рослинами, що без їхньої участі вже не можуть нормально розвиватися. Насамперед це стосується травоядних тварин, які завдають істотної шкоди фітоценозам. Це і свійські, і дикі тварини. Вони впливають на фітоценоз прямо або опосередковано.

Пряма дія тварин виявляється при систематичному спасуванні травостою, яке спричинюється до збіднення флористичного складу кормових угідь, оскільки рослини втрачають здатність до насінневого розмноження. При надмірному спасуванні руйнується дернина, з

травостою випадають цінні кормові трави, зокрема, тимофіївка лучна *Phleum pratense*, костриця лучна *Festuca pratensis*, коношина лучна *Trifolium pratensis*, чина лучна *Lathyrus pratense*, волошка лучна *Centaurea jacea*, натомість вивільняються ділянки, які займають бур'яни та небажані види: будяк акантовидний *Carduus acanthoides*, щавель кінський *Rumex confertus*, спориш *Polygonum aviculare*, хвощ польовий *Equisetum arvense*. На пасовищах зростає участь дерновинних видів (біловус стиснутий *Nardus stricta*, щучка дерниста *Deschampsia caespitosa*). Внаслідок систематичного тривалого спасування травостою змінюється структура і продуктивність фітоценозів.

Опосередкована дія тварин виявляється в поширенні плодів і насіння з екскрементами, ущільненні ґрунту та зміні водного повітряного режиму фітоценозів тощо. Отже, під впливом прямої та опосередкованої дії тварин спрощується структура фітоценозів, знижується їхня продуктивність і кормова якість. Настає **пасовищна дигресія угідь**, яка призводить до зміни одних фітоценозів іншими.

Гризуни також істотно впливають на стан природних угідь та агрофітоценозів, причому вплив їх неоднозначний. **Пряма дія гризунів** виявляється в поїданні вирощеного врожаю або посівного матеріалу (польові миші), підгризанні коренів рослин (личинки хруща) чи надземних частин (зайці), спасуванні зеленої фітомаси, що негативно впливає на будову і розвиток природних угруповань та агрофітоценозів. З іншого боку, утворюючи численні ходи в ґрунті, гризуни своєю діяльністю зумовлюють покращення аерації та прогрівання ґрунту, сприяють нагромадженню в ньому вологи, а отже, й розсоленню засолених ґрунтів. Цей побічний вплив тварин відіграє позитивну роль у формуванні та розвитку фітоценозів.

Не слід забувати й про птахів, котрі не тільки поїдають велику кількість плодів і насіння, як у природних, так і культурних фітоценозах (сойки, клести, глухарі, кедрівки, горобці), але й знищують безліч шкідливих комах, гусениць, личинок, виконуючи цим самим роль санітарів лісу або саду (зозуля, одуд, ластівки, канюк, дятел). Симбіотичні зв'язки виникають між рослинами і комахами-запилувачами. Проникаючи в квітку за нектаром, комахи перемашуються пилком і при відвідуванні інших квіток здійснюють перехресне запилення, за якого виникає потомство з більшою амплітудою екологічної пристосованості.

Між деякими рослинами й тваринами існує зворотний зв'язок, тобто не лише діяльність тварин позначається на рослинах, а буває й навпаки. Відомо понад 500 видів рослин, які живляться за рахунок

тварин. Це комахоїдні рослини: росичка круглолиста *Drosera rotundifolia*, пухирник звичайний *Utricularia vulgaris* тощо, котрі мають пристосування для ловлі та перетравлення комах, і таким чином забезпечують себе білковою поживою.

Роль людини в регулюванні біотичних відносин полягає в тому, що вона, спираючись на власний досвід, може регулювати чисельність тварин і рослин шляхом добору їхніх антагоністів. Так на острові Фіджі, де дуже розрослася завезена туди клідемія шорстка *Clidemia hirta*, було використано комаху тгізанофтера, яка поїдає молоді пагони цієї рослини і цим сприяє відновленню автохтонної рослинності. У такий же спосіб, за допомогою комах на площі понад 60 млн. га були знищені зарості опунції, завезеної до Австралії для створення живих огорож.

1.6 Антропогенний фактор та його роль у зміні рослинного світу

Діяльність людини є одним з наймогутніших факторів, який всебічно впливає на природу. Для задоволення своїх потреб вона всебічно використовує дари природи за допомогою цілого арсеналу різноманітних методів впливу на рослини, що в багатьох випадках призводить до зміни у фітоценозах, часто необоротних.

Так, внаслідок вирубування лісів порушується екологічна рівновага екосистем. Катастрофічний вплив на рослинність справляють суцільні рубки, які спричиняються до зміни умов екоотопу: нижні яруси одержують більше сонячного світла, краще прогрівається ґрунт, зростає сила дії вітру, посилюється занесення діаспор з навколишніх угруповань. В результаті спрощується структура угруповань, змінюється флористичний склад фітоценозів, у них зникають гігрофіти, зростає участь видів з ксероморфною структурою.

Випалювання рослинності застосовувалося з давніх часів. У такий спосіб людина звільняла від дерев ділянки лісу, на яких починала вирощувати потрібні їй культури. Травостій подекуди спалюють і зараз, щоб поліпшити якість пасовища, позбутися колючих чагарників, припинити насування лісу, знищити шкідливих комах тощо. В Степу до цього часу після збирання зернових культур спалюють стерню і післяжнивних шкідників.

Спасування рослин також проводиться від часів появи і приручення людиною трав'янистих тварин. Спасування визначає розвиток рослинності на великих площах і тепер. Кожний вид тварин поїдає певний комплекс видів рослин і на певній висоті, підтримуючи цим самим збалансовані відносини в екосистемі. Разом з тим, тварини

витоптують рослинність, руйнують дернину, оголюють поверхню ґрунту. Внаслідок спасування з травостою випадають цінні кормові злаки, бобові, різнотрав'я, а замість них з'являються нові види або розростаються аборигенні рослини, стійкі до витоптування.

За багатовікову історію людства були **введені в культуру** численні види рослин тропіків і помірної зони, які добиралися за врожайністю, стійкістю до збудників хвороб і шкідників, декоративністю, якістю продукції тощо. Це, зокрема, кукурудза звичайна *Zea mays*, соняшник однорічний *Helianthus annuus*, квасоля звичайна *Phaseolus vulgaris*, гарбуз звичайний *Cucurbita pepo* і томати *Lycopersicon esculentum*, завезені до Європи з Америки; чай, або чайний кущ, або чай китайський *Camellia sinensis* (= *Thea sinensis*), частково капуста *Brassica* sp., цибуля *Allium* sp., яблуна домашня *Malus domestica*, груша звичайна *Pyrus communis*, абрикос *Armeniaca vulgaris*, помаранець (= апельсин) *Citrus aurantium*, жито посівне *Secale cereale*, ячмінь посівний *Hordeum sativum*, соя культурна, або щетиниста *Glycine max*, завезені з Китаю; горох посівний *Pisum sativum*, сочевиця харчова *Lens esculenta*, слива домашня *Prunus domestica*, пшениця м'яка *Triticum vulgare* і тверда *T. durum*, малина *Rubus idaeus*, смородина *Ribes* sp., агрус *Ribes uva-crispa* (= *Grossularia reclinata*) та інші ведуть своє походження з Передньої і Центральної Азії. Всі ці види, які створюють відповідні агрофітоценози, вирощуються з метою одержання високоякісних продуктів харчування, рослинницької сировини для промислової переробки і кормів для тваринництва.

В процесі культивування їх відбувається засмічення агрофітоценозів бур'янами, внаслідок чого знижується урожай та якість одержуваної продукції. Багато зусиль докладає людина для боротьби з бур'янами. Розрізняють сеgetальні і рудеральні бур'яни, які належать до археофітів і неофітів. **Сеgetальні бур'яни** засмічують посіви зернових і просапних культур (волошка синя *Centaurea cyanus*, стоколос житній *Bromus secalinus*, сокирки польові *Consolida regalis*, талабан польовий *Thlaspi arvense*, лобода біла *Chenopodium album*, зірочник середній, або мокрець *Stellaria media*). Вони з'явилися до XV ст. і створюють групу **археофітів**. До **неофітів** належать латук татарський *Latuca tatarica*, галінсога дрібноквіткова *Galinsoga parviflora*, злинка канадська *Erigeron canadensis*, вероніка персидська *Veronica persica*, які поширилися наприкінці XIX – початку XX ст. здебільшого у зв'язку з розвитком транспортних засобів, що полегшило не лише переїзди на будь-які відстані, а й занесення в найвіддаленіші куточки світу діаспор різних видів рослин. **Рудеральні**

бур'яни ростуть поблизу житла людини та на засмічених і добре угноєних ділянках (нетреба звичайна *Xanthium strumarium*, чорноцир нетреболистий *Cyclachaena xanthiifolia*). Характерною особливістю бур'янів є висока спеціалізація, вони засмічують посіви певних культур, пристосовуючись до біології їх розвитку та агротехніки.

Одним з антропогенних факторів, які істотно впливають на екологічні умови місцезростання, є **меліорація** – докорінне поліпшення умов ґрунтів для підвищення їхньої родючості. До меліорації належать: осушення і зрошення земель, регулювання річок та поверхневого стоку вод, закріплення пісків і ярів тощо. і внаслідок меліоративних робіт радикально змінюються параметри екотипу, видовий склад фітоценозів тощо, відбуваються сукцесійні процеси.

Небезпеку для екосистем становлять **пестициди** – хімічні речовини, які використовуються для боротьби зі шкідливими організмами: боротьби з бур'янами (гербіциди), комахами (інсектициди), кліщами (акарициди), грибами (фунгіциди) тощо. Пестициди пригнічують або знищують ці організми, однак при систематичному застосуванні ці хімічні сполуки накопичуються в ґрунті, що спричиняє до порушення функціональної єдності живих організмів або їхніх угруповань та середовища існування.

1.7 Історичні фактори

Еволюція рослинного світу і сучасний стан флори різних кліматичних зон великою мірою визначається історичними факторами: геогенними, кліматогенними та біогенними.

Геогенні фактори спричиняють зміни континентів, гір, пустель тощо від часів появи рослин. На думку вчених, у девоні та карбоні сучасні континенти являли собою єдину або мало роз'єднану сушу. Доказом цього може служити вологий і теплий тропічний клімат та одноманітна тропічна рослинність, котра займала на той час величезні простори тропіків і прилягаючих до них територій в обох півкулях.

Сучасна різноманітність і географічний розподіл флор та рослинності певною мірою обумовлені **кліматогенними змінами**, що відбувалися в минулому на поверхні Землі. Перші рослинні організми були поселенцями морів та океанів і не зазнавали різких коливань кліматичних факторів. Після виходу на сушу рослини зазнали морфологічного почленування на вегетативні і генеративні органи, диференціацію тканин, що було реакцією на умови оточуючого середовища. Спочатку з'явилися псилофіти, згодом – ринієві, плаунові, хвощові, папороті, голонасінні та квіткові рослини. Вони виникли в різні геологічні періоди, котрі характеризувалися відмінними

кліматичними особливостями, насамперед вологістю чи сухістю, насиченістю повітря вуглекислим газом, інсоляцією, спектральним складом сонячних променів тощо.

Біогенний вплив історичних факторів тісно пов'язаний з появою квітки в покритонасінних рослин. Еволюція цієї групи рослин великою мірою визначалася їхніми біологічними особливостями: взаємодією рослин і тварин, проявом якої стало запилення, утворення різних пристосувань для перехресного запилення і запліднення, що сприяло появі більш життєздатного потомства, забезпечувало розквіт виду та його розселення на земній кулі. Саме впливом історичних факторів можна пояснити походження багатьох видів сучасної флори і поширення їх на континентах та в регіонах.

Сукупність екологічних факторів звичайно аналізується стосовно рослинних угруповань з метою виявлення особливостей їх поширення. Найбільш широко застосовуваними з цієї метою є методи ординації та фітоіндикації.

2 Ординація рослинності та її методи

У геоботаніці важливого значення набуло питання ординації рослинності. Термін "ординація" з'явився в 1954 р., його ввів Д. Гудол. **Ординація** означає розміщення досліджених фітоценозів у певній двомірній або багатомірній системі координат. Поділ осей координатної сітки на окремі категорії, які найповніше характеризують розміщення й ординацію рослинності, проводиться за параметрами екотопу та рослинності. Цей еколого-ценотичний принцип ординації зумовлений тим, що за останні десятиріччя накопичено багато даних з індивідуальної екологічної оцінки компонентів фітоценозу. Найбільш повно така оцінка відображена в екологічних шкалах. Зокрема, в екологічній шкалі Л.Г. Раменського та його учнів за відношенням до вологості, багатства ґрунту, кислотності, алювіальності, пасовищної дигресії наводиться 2000 видів рослин, а в Г. Еленберга – 1600. Використовуючи екологічні дані, за наявності у фітоценозі певних видів рослин можна визначити ступінь вологості й багатства ґрунту, кислотність, вміст азоту, засоленість тощо. Подібні дані забезпечують високий ступінь достовірності ординації.

У праці Я.П. Дідуха (2011) представлені амплітудні шкали 3300 видів флори України, що відображають відношення видів до 12 основних кліматів і едафічних чинників. Методи сінфітоіндикації представлені як підхід оцінки екологічних показників на основі фітосоціологічних досліджень з урахуванням присутності індикаторів і їх поява в угрупованні. Наведено приклади практичного застосування

даних з використанням ординації і градієнтного аналізу, метод основних компонентів, екологічне картографування, оцінка змін екологічних факторів в космосі (ландшафти) і часі (послідовності).

При ординації лісової або болотної рослинності, припустимо, Українського Полісся всю різноманітність фітоценозів за властивими для них ознаками групують у певній системі координат. За цим методом досліджені фітоценози можна розмістити в певні ряди за градієнтами певних умов та виявити наявність (відсутність) дискретних типів рослинності. На лісових болотах Полісся за ознаками наростання потужності торфу чітко виділяються групи асоціацій, які створюють специфічний торфовий екологічний ряд *Alneum paludosum*, котрий відображає зміни флористичного складу, ценотичних особливостей та продуктивності.

Якщо здійснювати ординацію рослинності за двомірною системою координат, то в одному типі рослинності часто виявляють різноманітні типи їх, а це вже вимагає проведення ординації рослинності за додатковими факторами (одним чи кількома).

Методи ординації широко використовують для виявлення та ілюстрації наявних екологічних зв'язків між типами фітоценозів, які виділяються традиційними класифікаційними методами. Класичною ілюстрацією двомірної ординації може служити класифікація ялинових лісів В.М. Сукачова, побудована за едафо-фітоценотичними рядами. Виділені синтаксони розміщуються за ступенем зволоження ґрунту в поєднанні із забезпеченістю рослин елементами мінерального живлення. В схемі Сукачова від *Piceetum oxalidosum*, що росте на досить вологих і багатих ґрунтах, вліво йде ряд зростання вологості і зниження забезпеченості рослин елементами мінерального живлення: *P. myrtillosum* – *P. polytrichosum* – *P. sphagnosum*. Вниз від центра зростають зволоження і вміст елементів мінерального живлення, що позначається поширенням *P. herbosa*. Від центра вгору ці показники погіршуються, що супроводжується поширенням *P. vaccinosum*. Від центра вправо у зв'язку з підвищенням вологості ґрунту і вмісту в ньому мінеральних речовин *P. oxalidosum* змінюється *P. liliosum* та *P. quercetosum*.

У системі координатної сітки П.С. Погребняка екологічна характеристика лісорослинних умов складена за двома параметрами (багатством ґрунту і ступенем вологості), а також за типами лісу. За багатством ґрунту виділяють: А – бори, В – субори, С – судіброви, D – діброви; а за вологістю: 0 – дуже сухі, 1 – сухі, 2 – свіжі, 3 – вологі, 4 – мокрі (заболочені), 5 – болота.

Дослідження екології видів рослин та утворюваних ними

рослинних угруповань можливо виконувати шляхом створення різних матриць розподілу рослинних компонентів цих об'єктів. Так, комплекс ординаційних методів досить широкий і включає всі методи, які дозволяють здійснити просторовий розподіл видів або рослинних угруповань залежно від якихось екологічних чинників (Миркин, 1985; Миркин, Розенберг, 1978, 1983; Миркин, Розенберг, Наумова, 1989; Миркин, Наумова, Соломеш, 2001).

Так, ординаційні методи є прямі, тобто для їх застосування потрібні дані, отримані шляхом якихось хімічних або фізичних методів відносно об'єкту дослідження. При наявності, наприклад, даних по багатству-засоленню ґрунтів можна здійснити прямий градієнтний аналіз.

Непрямі ординаційні методи, які полягають в аналізі рис подібності видів або рослинних угруповань, дозволяють виконувати екологічні дослідження без трудомістких вимірювань показників екологічних факторів в природі. В цьому випадку ординація може бути лінійною, коли аналізується якийсь об'єкт з флористичної або фітоценогічної точки зору відносно якогось одного чинника, наприклад відносно режиму зволоження.

Використання в сучасних ординаційних дослідженнях комп'ютерної техніки дозволяє здійснювати аналіз екологічних особливостей рослинних угруповань з використанням значної кількості їхніх параметрів, тобто здійснювати багатомірну композиційну ординацію.

Історично розробку ординаційних методів можна вести від рядової координації застосованої Л.Г. Раменським (Раменський та ін., 1956) до аналізу екологічних особливостей як окремих видів, так і їхніх сукупностей.

Даний комплекс екологічних методів у вітчизняній фітоценології не має широкого застосування, внаслідок того що дослідники більше здійснюють аналіз особливостей розподілу флористичного складу рослинних угруповань з використанням методів їх систематизації, а особливо класифікації.

3 Поняття про фітоіндикацію

Важливою проблемою сучасної фітоіндикації є розробка наукових основ і надійних методів діагностичної оцінки впливу кліматичних, едафічних, орографічних та інших екологічних факторів на флористичний склад, структуру, розвиток і динаміку рослин і рослинності. За співвідношенням різних екологічних груп рослин у фітоценозі оцінюються умови місцезростання. На цьому принципі

оцінки екології місцезростання за флористичним складом і кількісними співвідношеннями між рослинами ґрунтується важливий прикладний напрямок у фітоценологічних досліджень – **фітоіндикація**.

Рослини дуже чутливі і тонко реагують, наприклад, на вміст у ґрунті макро- і мікроелементів та їхніх сполук. Пристосовуючись до певного виду й режиму мінерального живлення і засвоюючи поживні речовини в процесі життєдіяльності та формуючи своє тіло, рослини водночас виробили певну вимогливість до кількісного й якісного їх надходження, необхідного для забезпечення нормального функціонування та відтворення. З огляду на це рослини є чутливими індикаторами наявності в ґрунті, воді, повітрі та фітоценозі в цілому тих чи інших елементів, речовин та процесів, а такожта їхніх граничних меж екологічного оптимуму.

За участю рослин у складі фітоценозів (рідше – власне за фітоценозом) можна з досить великою точністю визначити радіаційний баланс, вологість, кислотність, засоленість, валовий вміст поживних речовин, або трофність, а також наявність у субстраті тих чи інших елементів, які відображають сутність абіотичного екологічного впливу місцезростання на розвиток рослинності. Наприклад, за участю хвоща польового *Equisetum arvense* в агрофітоценозі та сфагнів *Sphagnum* на заболочених луках чи болотах визначають кислотність ґрунтів; солонець трав'янистий *Salicornia herbaceae*, зозуліні черевички *Cypripedium*, курай содовий *Salsola soda*, петросимонія розлога *Petrosimonia brachiata*, заяча конюшина багатоліста *Anthyllis polyphilla*, айстра степова *Aster amellus* свідчать про засоленість ґрунтів; за наявністю у фітоценозах вільхи клейкої *Alnus glutinosa*, кропиви дводомної *Urtica dioica*, розрив-трави звичайної *Impatiens noli-tangere* безпомилково довідуємось про багате азотне живлення; наявність віскарії альпійської *Viscaria alpina* або куколиці дводомної *Melandrium dioicum* у фітоценозах свідчить про вміст у ґрунті підвищеної кількості міді; чебрець вапняковий *Thymus calcareus* є індикатором підстилаючих порід гнейсів та гранітів, чебрець двовидний *T. dimorphus* – вапняків і доломітів, а чебрець повзучий *T. serpyllum* – пісків.

На фосфористоносних ґрунтах ростуть березняки з домінуванням у травостой герані лісової *Geranium sylvaticum*, купальниці європейської *Trollius europaeus*, цицербіти альпійської *Cicerbita alpina*, перестріча лучного *Melampyrum pratense*, а також ялинники з переважаанням папоротей щитника шартрського *Dryopteris carthusiana*, фегоптериса з'єднуючого *Phegopteris connectilis*, безщитника

розставленолистого *Athyrium distentifolium*, голокучника дубового *Gymnocarpium dryopteris*. У Центральній Якутії вільха кущова *Alnus fruticosa* з густим трав'яним покривом приурочена до кімберлітових порід, посередньо вказує на залягання алмазів, а на Сахаліні посереднім показником залягання кам'яного вугілля служать змішані ліси з ялини, вільхи та берези.

Вивчаючи індикаційні властивості рослин, багато які геоботаніки за вимогливістю їх до умов місцезростання склали індикаційні шкали для великої кількості рослин та їхніх фітоценозів. У більшості таких шкал відображено регіональні екологічні, зокрема фітоіндикаційні властивості рослин. Це дозволило дати оцінку як окремого екологічного фактора, так і їхньої сукупної дії, виявити вплив на рослинний організм того чи іншого фактора і рослинність у цілому, завдяки чому фітоіндикацією охоплюються екотопи окремих екосистем ботаніко-географічних зон України.

Нерідко індикаційні властивості рослин відображають не стенотопні, а евритопні параметри місцезростань, в результаті чого в різних фітоценозах, але за аналогічних умов екотопу, перекриваються межі екологічних оптимумів, оскільки, вони частково обумовлені фітоценотичними особливостями фітоценозів. Найточніше за рослинами та їхніми угрупованнями можна судити про умови зволоження, трофність, насиченість субстрату азотом, кальцієм, меншою мірою – про інші фактори середовища.

Перспективним у сучасній геоботаніці є вивчення й отримання індивідуальних, і особливо, панареальних, а також індикаційних даних фітоценозів. Аналіз сполученості значної кількості інтегральних лімітуючих показників та господарськи цінних груп рослин дає можливість конкретизувати взаємозв'язки рослинного покриву та його окремих екосистем з умовами середовища в цілому та будь-якого з компонентів.

Досить активні пошуки дослідників в напрямку аналізу екологічних особливостей видів та рослинних угруповань дозволили розробити цілий комплекс методів по індикації видів та рослинних угруповань (Раменський і др., 1956; Викторів і др., 1962; Цаценкін, 1963; Ellenberg, 1952). Прогресивним наробком в цьому відношенні можна вважати розробку методів фітоіндикації, як методично найбільш пристосованих до рослинного покриву України. Одним з таких методичних апаратів, за допомогою яких можна аналізувати екологічні та фітоіндикаційні властивості рослинних угруповань, є метод фітоіндикації, що розробляється протягом останніх років у відділі екології фітосистем Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного

НАН України (Дідух, Плюта, 1994; Дідух та ін., 1998; Didukh, 2011; Дідух, 2012). Ця методика стала основною в роботі спеціалістів з різних наукових установ України. Вона була апробована на різних типах рослинності і дала позитивні результати. На основі методу фітоіндикації зі 2000 р. розпочато багатотомне видання "Екофлора України" (відп.ред Я.П. Дідух). На сьогодні вже вийшло друком 5 томів.

Використання сучасних досягнень у вивченні екології видів з подальшим застосуванням методів градієнтного та ординаційного аналізу, фітоіндикації, дозволяють оцінити екологічну амплітуду синтаксонів та їхні коливання по відношенню до зміни того чи іншого фактора, встановити лімітуючі фактори.

Враховуючи те, що рослини досить чутливо реагують на найменші зміни зовнішнього середовища, і тому можуть використовуватися як індикатори екологічних факторів. Використання методів фітоіндикації дозволяє здійснювати моніторингові дослідження, особливо стосовно територій природно-заповідного фонду України, а також при стаціонарних флористичних та геоботанічних дослідженнях.

ПОПУЛЯЦІЯ І ФІТОЦЕНОЗ

- 1 Популяція та її властивості
- 2 Ценопопуляції
- 3 Екологічна ніша та особливості її заповнення

ЛІТЕРАТУРА

Основна:

Абдулоєва О.С., Соломаха В.А. Фітоценологія. Навчальний посібник. К., 2011.

Додаткова:

Гиляров А.М. Популяционная экология. М., 1990.

Григора І.М., Соломаха В.А. Основи фітоценології. К., 2000.

Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценологических популяций растений. Казань, 1989.

Корчагин А.А. Внутривидовой (популяционный) состав растительных сообществ и методы его изучения // Полевая геоботаника. Л., 1964.

Малиновський К.А., Царик Й.В. Структура популяцій рослин у Карпатах // Укр. ботан. журн., 1991.

Миркин Б.М., Розенберг Г.С. Фитоценология: Принципы и методы. М., 1978.

Работнов Т.А. Определение возрастного состава популяций видов в сообществе // Полевая геоботаника. М.-Л., 1964.

Якубенко Б.Є. Григора І.М., Мельничук М.Д. Геоботаніка: Навчальний посібник. К., 2008.

У геоботанічній практиці предметом досліджень, як правило, є не окремі види, а групи особин одних і тих же видів, що розвиваються в різних екологічних і кліматичних умовах, на різних ґрунтах і в різних географічних пунктах, природних і культурних фітоценозах. Зрозуміло, що за таких умов особини одного виду матимуть відмінні спадкові (генетичні) особливості, зовнішній вигляд, будову тощо. У зв'язку з цим відбувається еколого-географічне почленування видів. Відомо, що в межах одного виду рослин можуть існувати групи особин з різковідмінними ознаками. Внаслідок поліморфізму вид являє собою складну динамічну систему, сукупність окремих груп особин (внутрішньовидових груп), що різняться за однією або кількома ознаками (морфологічними, фізіологічними, анатомічними, екологічними, ценогічними, генетичними тощо). Виходячи з цього, елементарною одиницею виду вважають не окремо взятю особину, а популяцію.

Кожна популяція має притаманний лише їй склад особин: до неї входять групи генетично різнорідних (рідко однорідних) особин, а також їх об'єднань – біотипів одного виду. Вона займає певну територію і деякою мірою ізольована від сусідніх популяцій, проте здатна до адаптації в нових умовах місцезростання. Характерною рисою популяцій є зв'язок і взаємозумовленість між ними самими, а також між ними і навколишнім середовищем. Отже, популяція являє собою своєрідну структурно визначену і функціонально активну біологічну систему. Кожна популяція становить певну єдність, чи цілісність (Синська, 1961), або ж певну самовідтворювану єдність (Беклемешев, 1960). В.Н. Беклемешев зауважує також, що кожна популяція приурочена до певних умов місцезростання (включаючи її ценобіотичні) і має певний склад компонентів (особин, біотипів), котрий визначається як взаємодією між ними і довкіллям, так і взаємодією між особинами самої популяції та між особинами інших видів.

Розглянемо детальніше, як формується популяція, яка її структура і яку роль вона відіграє в природі та практичній діяльності людини.

Популяція становить самостійний рівень організації у природних системах і є складовою систем вищого рангу (у даному випадку – екосистем). Будучи самостійною сукупністю, популяція не є, однак, абсолютно ізольованою, вона взаємозв'язана з іншими популяціями і утворює з ними динамічну систему існування виду, зокрема, і фітоценозу, взагалі. Популяція є елементарною еволюційною

одиницею складової системи виду і як така відображає генетико-еволюційний і еколого-фітоценотичний шляхи його розвитку. Популяція служить сховищем генофонду і здатна забезпечити розвиток виду в мінливих екологічних умовах середовища. Становлення і генезис популяції обумовлюється такими властивостями, як здатність до адаптації в нових умовах місцезростання; взаємодія особин у системі виду; функціональна активність та здатність забезпечити кругообіг між різними видами. Вчені розглядають популяцію в різних аспектах:

1) як генетичну систему чи набір різнозважених генотипів, з'язаних в єдине ціле;

2) як групу особин одного виду, що населяють територію з однорідними умовами і характеризуються однаковими фенологічними ритмами та іншими функціональними особливостями;

3) як групу особин, котра являє собою єдине ціле і відповідно реагує на вплив зовнішнього середовища;

4) як групу особин, що існують у межах фітоценозу;

5) як групу особин, що є цілісною системою, в якій зв'язок між особинами досягається за рахунок просторової взаємодії фітогенних полів і передавання спадкових ознак від покоління до покоління. Популяцію розглядають як територіально-екологічну у вигляді місцевої, або локальної, популяції. Кожна популяція має свій ареал. Відповідно до типу останнього (континуального або ізольованого) популяції називаються континуальними або ізольованими.

Континуальні популяції займають обширні зони, вони відзначаються високою фенотипічною мінливістю і приурочені до рівних ділянок рельєфу, де спостерігається поступова зміна умов місцезростання. Як зазначає К.А. Малиновський (1991), такі популяції складаються з анемофільних та анемохорних видів з числа голонасінних, тонконогових і айстрових. Площі цих популяцій великі, охоплюють кілька фітоценозів, окремі внутрішньопопуляційні групи, мають високу трансгресію цвітіння, мінливість морфологічних ознак, високу прогресивну гетерогенність.

Ізольовані популяції займають невеликі площі, вони характеризуються високим ступенем ізоляції, загальмованим обміном генетичною інформацією (а то й відсутністю його), генетичною гомозиготністю, зростанням ролі інбридингу й адаптацією до умов середовища. Такі популяції утворені ентомофільними, рідше анемофільними видами. Властиві вони обмеженим водним або надмірно зволеним середовищам і властивим для них гідротопам. Локальні популяції приурочені до крейдяних або кристалічних

субстратів, скель, торфовищ – білотка альпійська, або едельвейс *Leontopodium*, росичка *Drosera*, товстянка *Pinguicula* з малими розривами, хоча трапляються й диз'юнктивні з розривами географічного масштабу (дріада восьмипелюсткова *Dryas octopetala*, айстра альпійська *Aster alpinus*).

Сучасні геоботаніки розглядають фітоценоз як систему ценопопуляцій різних типів, котрі займають в її структурі неоднозначну роль. Найпоширенішими типами популяцій є нормальний, інвазійний, регресивний тип. Отже, самі назви цих типів свідчать про неоднакове значення таких популяцій у фітоценозі. За співвідношенням їх можна скласти уявлення про стан розвитку виду, його позицію та життєвість в умовах фітоценозу.

Дослідження фітоценозів проводять за двома напрямками – популяційним (якщо елементом фітоценозу вважають ценопопуляцію) і популяційно-синузальним (якщо розглядають сукупність рослин різних видів одного трофічного рівня (наприклад, синузію)), як сукупність локусів, і цей напрям називають популяційно-синузальним.

На рівні ценопопуляцій диференціальними ознаками є структура і розвиток клонів, щільність, вікова і просторова структури. Інтегральними ознаками популяції є: конкурентність, толерантність, реактивність (здатність виду захоплювати й утримувати територію). Відповідно до цього виділяють популяції: конкурентні, толерантні та реактивні, котрі певною мірою тотожні раніше згадуваним фітоценотипам Л.Г. Раменського, зокрема віолентам, патіентам та експлерентам.

1 Популяція та її властивості

Якнайповніше використання рослинами природних факторів для свого росту й розвитку забезпечується розміщенням їх у просторі. В популяції, яка займає певну територію, розміщення особин буває рівномірним, випадковим і груповим. Рівномірний розподіл особин має місце за оптимальних умов водно-мінерального живлення на всій площі, зайнятій популяцією. Випадкове розміщення особин на чималій відстані між ними обумовлене розпорошеністю на площі, зайнятій популяцією, однорідних умов місцезростання. За неоднорідних умов місцезростання особини певного виду групуються, що сприяє їхньому виживанню, а отже, й збереженню виду. В природних умовах часто поєднуються рівномірний і груповий типи розміщення особин.

Важливим кількісним показником популяції є щільність та чисельність особин. За цими ознаками можна судити про вплив

популяції на екосистему, її функціональну активність. Чисельність визначають шляхом підрахунку кількості особин на всій площі, зайнятій популяцією, а щільність як середнє число особин популяції на певній одиниці площі.

Для обліку особин популяції в різних типах рослинності відводять певну велику ділянку (в лісах її розмір може бути $25 \times 25 \text{ м}^2$, $25 \times 50 \text{ м}^2$ і більше, на луках і в степу – $10 \times 10 \text{ м}^2$), і в її межах виділяються не менше трьох дослідних облікових ділянок (розміром $1 \times 1 \text{ м}^2$ або $0,25 \times 0,25 \text{ м}^2$). У лісовому угрупованні вимірюють відстань між найближчими деревами. Потім за даними 100 вимірювань і більше визначають середню відстань між деревами і за цим показником вираховують середню кількість дерев на 1 га й щільність їх на ділянці.

Популяції за своєю природою мають двоїтий характер: з одного боку, вони є частиною екосистеми і відіграють істотну роль у кругообігу речовин, з іншого боку, популяція є цілісним і неподільним елементом, котрий як частина складнішого утворення може самостійно виконувати всі життєві функції виду. Отже, популяції видів, які під впливом різних екологічних факторів не скорочують свій ареал, виконують у повному обсязі функцію виду, репрезентують його життєдіяльність і продовжують еволюціонувати. Ось чому пізнання популяції має винятково важливе значення для виявлення закономірностей походження і розвитку ареалу, динаміки виду і фітоценозу, еколого-ценотичних взаємозв'язків тощо. Щоб забезпечити умови для існування виду (вільне схрещування, потік генів, нагромадження їх) популяція повинна займати певний простір, мати певну чисельність особин і бути відносно ізольованою від інших близькоспоріднених популяцій цього ж виду. Ізоляція популяції в природі є обов'язковою, завдяки їй відбувається еволюція виду.

Як визначити межі популяції? У видів, ареали яких затухають або скорочуються і які представлені однією популяцією, межі останньої визначаються межею виду. Інколи межі популяції виходять за межі екосистеми або ж менші за неї. В таких випадках межі популяції важко визначити. Крім того, популяції не завжди приурочені до одного місцезростання. Так, у сосновому лісі, дерева якого займають едафотоп протягом 100 років і більше, при спороношенні пилок (носії генів) переноситься вітром на великі відстані, що сприяє розширенню меж популяції. (Зауважимо побіжно, що дрібні організми, спори, пилок, зачатки рослин, які переносяться вітром, називаються аеропланктоном, і саме завдяки йому здійснюється поширення видів).

Характерною властивістю популяції є розселення потомства, яке, потрапивши у відмінні умови біотопу й екотопу, дуже швидко реагує

на зміни умов середовища і в кінцевому підсумку пристосовується до них або гине. Адаптація до нових умов місцезростання сприяє розселенню виду, розширенню його ареалу, прогресивному розвитку та еволюції виду.

Кожна популяція має властиві лише їй морфологічні особливості. Вони виявляються в певних пропорціях морфологічної та анатомічної будови як особин, так і її органів.

2 Ценопопуляція

Ценопопуляція розглядається як біологічна цілісність. Вона складається з особин однієї видової належності, які можуть існувати і розмножуватися, будучи зв'язаними в певну систему. Ці особини не переходять межі фітоценозу і формуються під впливом ценотичних особливостей, маючи й однакову реакцію на абіотичні фактори.

Взаємозв'язки в ценопопуляції мають симетричний вияв (коли наприклад, у посівах сільськогосподарських культур будь-яка особина впливає на інші такою ж мірою, як інші особини впливають на неї) та асиметричний характер (коли, наприклад, материнські рослини менше впливають на підріст, ніж підріст на дорослі особини).

Однією з характерних рис ценопопуляції є її стійкість. Вище зазначалося, що ценопопуляції є повноцінними підсистемами фітоценозів. Збереження їх, єдність і стійкість обумовлюються як внутрішніми, так і зовнішніми взаємозв'язками. Останні виявляються через пристосування ценопопуляції до мінливих біотичних і абіотичних факторів середовища, а в сучасних умовах і до помірного антропогенного впливу. Стабільність ценопопуляції визначається не лише автономністю й цілісністю (чи єдністю), а й зовнішніми еколого-ценотичними зв'язками. В разі порушення системи зовнішніх зв'язків ценопопуляція втрачає свою стійкість. Прикладом малостійкої або нестійкої популяції є агропопуляція культурних рослин, в якій людина своєю діяльністю порушує зовнішні природні зв'язки. Стійкість таких популяцій і розвиток їх підтримується шляхом технологічних операцій. Порушення зовнішніх зв'язків є відмінною ознакою агропопуляцій. тим часом природні ценопопуляції зберігають свою стійкість завдяки взаємодії внутрішніх і зовнішніх зв'язків.

Питанням кількісних співвідношень ценопопуляцій свого часу надавали важливого значення Б.М. Міркін та Г.С. Розенберг (1978). На їхню думку, в будь-якому рослинному угрупованні є різна кількість ценопопуляцій і між ними існують кількісні співвідношення. За роллю, яку відіграють в угрупованні фітоценозу, вони поділяються на співдомінантні і друкорядні. Нерідко у фітоценозах важко виділити

домінантні і співдомінантні популяції, оскільки домінанти чи співдомінанти представлені не одним, а кількома видами і часто на 5-10 видів припадає вся або основна маса синтезованої речовини.

Ю.А. Злобін важливого значення надає хорологічному і синтаксономічному аспектам ценопопуляцій. При синтаксономічному підході популяції того чи іншого виду рослин включають усі особини, бо вони знаходяться в межах окресленого синтаксона рослинного покриву. Популяції цього рангу належать до ізольованих, але територіально цілісних популяцій з чітко виявленим контуром синтаксонів. Розміри їх звичайно незначні. Із синтаксономічних ценопопуляцій складаються ценопопуляції хорологічні. Вони охоплюють тільки особини, приурочені до того чи іншого відділу певного синтаксона. Ці популяції територіально відокремлені і займають досить значні площі.

3 Екологічна ніша та особливості її заповнення

Головною особливістю поширення видів рослин в природних екосистемах є необхідність їх пристосування до існування в умовах вільних екологічних ніш. Для видів рослин **ніша** – сукупність простору, який може зайняти цей вид, та можливість користування певними природними ресурсами, необхідними для нормальної його життєдіяльності. Отже, сукупність видів лісового чи лучного рослинного угруповання за умови розподілу видів рослин по ярусах досить чітко розподіляють між собою вільні еконіші та максимально сприятливо використовують наявні ресурси.

Формування рослинного угруповання можна розглядати як процес диференціації вільних еконіш, які заповнюються видами залежно від їх життєвої стратегії. Так, в залежності від типу життєвої форми, особливостей розподілу корневих систем, відмін в сезонному розвитку рослин, і особливо в термінах їх квітання, а також різними потребами видів відносно екологічних чинників та особливостей запилення рослин, визначається природа самих еконіш.

Основними факторами, які дозволяють видам рослин займати вільні екологічні ніші є: різний тип розподілу корневих систем, що особливо чітко представлений в лісових фітоценозах; різний час вегетації – прояви аспективності видів в степових угрупованнях; різна пристосованність до освітленості, властива видам рослин в лісових угрупованнях; різна потреба в елементах мінерального живлення – властива видам лучних угруповань, коли рослини, які мають на корневих системах азотфіксуючі бактерії, можуть існувати без азота ґрунту (так звані "конюшинові" роки, які проявляються на природних

луках без внесення мінеральних добрив раз на 4-5 років з масовим розвитком бобових трав).

За рахунок можливості видів рослин займати різні екологічні ніші як в просторі, так і в часі, можуть формуватися досить складні рослинні угруповання, як, наприклад, степові та лісові. Разом з тим екстремальність екологічних умов (водне середовище, сильно засолені екотопи) викликає формування фітоценозів з недостатньо реалізованою сукупністю еконіш.

Також близьким до визначення та значення екологічної ніші є поняття **гільдії** (Джиллер, 1988), яка визначається як група видів, використовуючих та ділячих один і той же ресурс, а тому пов'язаних відношеннями найбільшої конкуренції. Визначаються гільдії візуально з використанням морфологічних ознак (життєва форма) або особливостей фізіологічних відправлень у рослин. Широке застосування гільдій при дослідженні структури рослинних угруповань в наш час ще не є можливим, так як немає достатньо повних знань по структурно-функціональній організації фітоценозів.

ПРОБЛЕМИ АНТРОПОГЕННОЇ ТРАНСФОРМАЦІЇ РОСЛИННОГО ПОКРИВУ

- 1 Поняття «антропогенна трансформація рослинного покриву»
- 2 Фітосозологічні аспекти в Україні. Зелена книга України

ЛІТЕРАТУРА

Основна:

Абдулоєва О.С., Соломаха В.А. Фітоценологія. Навчальний посібник. К., 2011.

Додаткова:

Григора І.М., Соломаха В.А. Основи фітоценології. К., 2000.

Протопопова В.В. Синантропная флора Украины и пути ее развития. К., 1991.

Бур'яни України / відп. ред. О.Д. Вісюліна. К., 1970.

Бурда Р.И. Антропогенная трансформация флоры. К., 1991.

Бурда Р.І., Ткач Є.Д. Антропогенні екотони агроландшафтів та їх фітобіота // Агроекологічний журн. 2004, № 1.

Зелена книга України / [під заг. ред. чл.-кор. НАНУ України Я.П. Дідуха]. К., 2009.

Коцун Л., Кузьмішина І. Синантропна флора Волинської області : монографія. Луцьк, 2016.

1 Поняття «антропогенна трансформація рослинного покриву»

Господарська діяльність людини вже багато десятиріч є провідним фактором змін у рослинному покриві Землі. Змінюється і кількісний, і якісний склад видової і ценотичної різноманітності останнього, а темпи втрат форм і типів організації ценосистем від впливом антропогенних факторів вже перевищують природні темпи **елімінації видів** – загибель організмів внаслідок різноманітних біотичних та абіотичних факторів зовнішнього середовища – у сотні разів (Устименко, Коротченко, 2004). Тривала експлуатація як лісових, так і трав'яних типів рослинності призвела до радикальних змін їхньої біотичної структури, до зникнення вразливих та появи нових, антропотолерантних різновидів. Невпинно скорочуються площі природних лісових, болотних, степових та лучних екосистем, замінюючись на відносно бідні, низькопродуктивні та малостійкі антропогенні біокомплекси, які частіше характеризуються дуже низькою здатністю регулювати кругообіг речовини і енергії та впливати на важливі екологічні процеси у складі ландшафтів.

Ситуація в Україні щодо стану природної біорізноманітності та її показників на душу населення (площ збережених природних територій, заповідних територій, розораності, кількості шкідливих викидів тощо) є однією з найгірших у Європі (Стойко, Шеляг-Сосонко, 2005): у степовій зоні природний рослинний покрив зараз займає близько 5% території, лісостеповій – 10-15%, широколистянолісовій – 25%, у Гірському Криму – 25%, в Карпатах – майже 70%. За непрямими оцінками, у середні віки ліси вкривали 40-50 % території України, тоді як зараз її лісистість становить лише 15,6%. Оптимальна лісистість для України на сучасному етапі розвитку мала б становити 19,0 %. Сьогодні Україна належить до лісодефіцитних країн Європи. Змінилася природна ценотична і вікова структура лісів, до 50% зросла частка їхніх культур, важливих для отримання деревини, але малоцінних та занадто нестійких для того, аби підтримувати природні функції лісових та лісостепових екосистем – кліматорегулюючу, ґрунтотвірну та ґрунтозахисну, водорегулюючу та водоохоронну, біогеохімічну та енергоакумулюючу, а також повноцінно забезпечувати оздоровчі і санітарно-гігієнічні потреби суспільства. Зараз дуже важливо розширити свою свідомість і змістити акценти зі збереження фітогеноту (простіше – різноманітності рослинного світу на організмовому та видовому рівнях) на збереження фітоценогеноту, тобто цілісних рослинних комплексів, а також екосистем, оскільки людина значно швидше завдає непоправної шкоди

не стільки генетичним, скільки функціональним основам біосфери (Стойко, Шеляг-Сосонко, 2005).

Рівень перетворення складу і структури рослинного покриву, його основних природних показників у флорі й рослинності в ході освоєння людиною природи та науково-технічного прогресу сьогодні настільки глибокий, що для цього явища і пов'язаних із ним процесів уведено поняття «*антропогенна трансформація рослинного покриву*».

У дослідженнях антропогенної трансформації рослинного покриву сформувався такі два важливі напрямки геоботанічних досліджень:

- 1) оцінка якісних та кількісних показників антропогенного перетворення рослинного покриву окремих територій;
- 2) фітосоцологічна оцінка рослинного покриву окремих територій, у зв'язку з його антропогенною трансформацією.

До якісних і кількісних показників перетворення фіторізноманітності рослинного покриву належать:

- синантропізація рослинного покриву,
- ступінь гемеробії флори,
- адвентизація рослинного покриву.
- апофітизм і натуралізація.

Синантропізацію рослинного покриву описують як частку синантропних видів та/або синантропної рослинності у загальному складі видів спонтанної флори та/або синтаксонів рослинності певної території. Відомим дослідником синантропної флори України є В.В. Протопопова (1991). Також часто уживаною у вітчизняній ботаніці є класифікація синантропних видів за Й. Корнасем (Kornas, 1968).

Поняття про **гемеробію** увів Х. Сукопп і розвинули інші дослідники (Sukopp, 1972; Pavlovska, 1977; Jaskowiak, 1993). Останній також увів метод дослідження апофітизму та натуралізації у складі видової фіторізноманітності. **Гемеробність** – узагальнюючий показник, котрий характеризує рівень пристосованості таксону (виду, роду) стосовно антропогенного впливу (Бурда та ін., 2004).

Адвентизація рослинного покриву виражається через частку адвентивних таксонів у загальному складі спонтанної флори певної території. Адвентивними є рослини, що заносяться на нову для них територію за допомогою людини свідомо (в ході інтродукції) чи несвідомо (транспортном тощо) і через певний час, акліматизувавшись до нових умов, дичавіють. У здичавілому стані вони трапляються частіше у складі синантропних рослинних угруповань та на сильно антропогенно порушених місцезростаннях, проте серед них чимало

видів, які здатні з часом втручатись у напівприродну й природну рослинність.

У Східній Європі сьогодні нараховується майже 1500 видів адвентивних рослин (<http://www.sevin.ru/invasive/>), у Центральній Європі відомо більше 290 високо натуралізованих чужинних видів рослин (Lohmeyer, Sukopp, 1992), у Чехії – 1378 (біля 35% флори Чехії) (Pysek, Sadlo, Mandak, 2002), з них 25% належить видам-неофітам, які з'явилися протягом останніх 1-2 століть; у Польщі – 315 (Zajac, Zajac, Tokarska-Guzik, 1998; <http://www.iop.krakow.pl/ias/list.asp>), в Угорщині - близько 640 чужинних видів рослин («*Biológiai inváziók Magyarországon*», 2004). З адвентивних рослин регіональних флор Європи більше половини припадає на родини *Asteraceae*, *Poaceae*, *Rosaceae*, *Fabaceae*, *Brassicaceae*, *Lamiaceae* та *Chenopodiaceae*.

У флорі України відомо, за різними зведеннями, 650-800 адвентивних видів (Протопопова, 1991; Бурда, 1991), що дорівнює 13-16% складу флори. Середній показник індексу адвентизації по території України – 13%, з амплітудою коливань у різних регіональних флорах 6-17%. Уздовж великих річок частка чужинних видів складає 8,6-18,3% (найбільший показник на Дунаї, найменший – на Південному Бузі). Більшість чужинних рослин, які проникають на територію України, швидко і в першу чергу освоюють антропогенно трансформовані місцезростання і ландшафти, стаючи злісними бур'янами: так, серед 944 видів польових бур'янів флори України 511 (або 54 %) є чужинними видами (Протопопова, 1991).

У суміжних з Україною країнах (Литва, Росія, Польща) частка адвентивних рослин коливається в межах 10-14%, у заповідних і мало освоєних місцевостях – до 1,5-8%, а у промислово освоєних регіонах – 38-54%.

Отже, адвентивні рослини є основними агентами біологічного забруднення природного біорізноманіття, а інколи і факторами перетворення структури та екологічних режимів природних місцезростань. Значна кількість адвентивних таксонів складає серйозну проблему і загрозу як для природного рослинного покриву, так і для систем сільського господарства та менеджменту природних рослинних ресурсів. Такі таксони у світовій практиці збереження біорізноманіття називають **інвазійними**, тобто такими, що, будучи занесені на нову територію, закріпились і значно поширились на ній, втручаються у нові місцезростання, серед них – природні і складають визначений негативний вплив для систем господарювання чи природних екосистем.

Особливо чутливими до **фітоінвазій** є екосистеми, які періодично чи регулярно потерпають від порушуючих факторів або у яких природні і антропогенні фактори тісно пов'язані: урбанізовані та індустріальні території, водосховища, екосистеми зі збідненим чи з певних причин ізольованим біорізноманіттям (наприклад, острови).

Апофітизм і натуралізація – показники, пов'язані з синантропізацією і адвентизацією.

Апофітизм – це явище проникнення місцевих, аборигенних видів спонтанної флори певної території у склад антропогенних, рудеральних чи сеgetальних рослинних комплексів. **Види-апофіти** – це види, які з лісів, природних лук чи боліт мігрували у склад синантропної рослинності і стали бур'янами: конюшина повзуча (*Trifolium repens*), яглиця звичайна (*Aegopodium podagraria*), миколайчики польові (*Eryngium campestre*), жовтець їдкий, свербіжниця польова (*Knautia arvensis*), суниці лісові (*Fragaria vesca*) та ін.

Натуралізація – це ступінь здичавіння адвентивних рослин, занесених на дану територію спонтанно чи свідомо, у процесі інтродукції. Чим вища натуралізація, тим більше проникають адвентивні види у місцевий рослинний покрив.

2 Фітосозологічні аспекти в Україні. Зелена книга України

Фітосозологічна оцінка передбачає встановлення показників рідкості (раритетності) рослинного покриву та його компонентів у складі окремих територій. Якщо досліджується склад рослинності, або ценотичної різноманітності, говорять про **синфітосозологічну оцінку**, на протипагу оцінці видової біорізноманітності, тобто **аутфітосозологічній оцінці**.

Фітоценофонд – сукупність усіх синтаксонів рослинності певної території, які виникли впродовж геологічно тривалого філоценогенетичного процесу в різних природно-географічних зонах, представляють їх фітоценотичну різноманітність та забезпечують спонтанний розвиток фітоцено-тичних комплексів (Стойко, Шеляг-Сосонко, 2005); простіше, **фітоценофонд** – це різноманітність рослинності у рослинному покриві даної території.

Крім того до **синфітосозологічної оцінки** пропонуються ще такі показники (на прикладі трав'янистої рослинності Лісостепу України – Устименко, Коротченко, 2004):

1. Синфітосозологічні класи рослинних асоціацій: I клас – найвищої (національної) созоологічної цінності; II – нижчої

(регіональної) созологічної цінності; III – типових значно поширених фітоценозів; IV – найнижчої созологічної цінності.

Класи поділяють на синфітосозологічні категорії, зокрема, категорія асоціацій "великого фітосозологічного значення" означає, що у формуванні фітоценозу беруть участь не менше, ніж 2 види, що мають юридично закріпленій созологічний статус, тобто, види з Червоної книги України та Європейського червоного списку. До категорії "великого ботаніко-географічного значення" належать ті асоціації, у формуванні фітоценозів яких приймають участь не менше, як два види, що мають ботаніко-географічну значущість – ендемічні, диз'юнктивноареальні або пограничноареальні.

2. Ступені раритетності ценофонду. **Ступінь раритетності** - показник міри рідкості ценофонду. Виділяють ступінь національної та ступінь регіональної раритетності ценофонду.

Ступінь національної раритетності ценофонду – це рідкісність на національному (загальнодержавному) рівні, або співвідношення кількості асоціацій найвищої созологічної цінності (першого синфітосозологічного класу) до усієї кількості асоціацій ценофонду. Ступінь національної раритетності до 10% визнаний низьким, 10-15% – середнім, більше 15% – високим.

Ступінь регіональної раритетності ценофонду – показник міри рідкості ценофонду на регіональному рівні, або співвідношення кількості регіонально рідкісних асоціацій у ценофонді (другого синфітосозологічного класу) до всієї кількості асоціацій ценофонду. Низький ступінь – до 25%, середній – 25-35%, високий – більше 35%.

Зокрема, у Лісостепу України описана 181 асоціація 28 формацій степової рослинності (Устименко, Коротченко, 2004), з них 66 асоціацій, або 36% степового ценофонду віднесені до першого синфітосозологічного класу (вужько поширені фітоценози великого фітосозологічного і ботаніко-географічного значення, вужько поширені фітоценози великого ботаніко-географічного значення з домінуванням або співдомінуванням виду, занесеного до Червоної книги України, вужько поширені фітоценози великого ботаніко-географічного значення), 74 асоціації (41%) – до другого, 41 (23%) – до третього. Таким чином, ступінь національної раритетності степового ценофонду Лісостепу України - високий (66 асоціацій першого класу зі 181, тобто 36%), ступінь регіональної раритетності – також високий (41%). Проте, лучна, болотна та водна рослинність Лісостепу характеризуються низькими ступенями національної та регіональної раритетності ценофонду, а галофільна – бідністю та одноманітністю ценофонду формацій і високим ступенем регіональної раритетності.

Систему більш узагальнених критеріїв раритетності фітоценофонду пропонують С.М. Стойко та Ю.Р. Шеляг-Сосонко (2005):

– **Флоросозологічний критерій:** раритетними є фітоценози, ценокомпонентами яких є види рослин, занесені до національної Червоної книги.

– **Зоосозологічний** – фітоценози, з якими трофічно пов'язані червонокнижні види хребетних і безхребетних тварин.

– **Фітоісторичний** – фітоценози, ценокомпонентами яких є раритетні реліктові види рослин.

– **Фітогеографічний** – фітоценози, у яких ценокомпоненти – раритетні ендемічні та пограничноареальні види, а також ті, що збереглися за межами зонально поширених формацій і як деривати, цікаві в хорологічному відношенні.

– **Генетичний** – фітоценози, ценокомпонентами яких є цінні для генетики і селекції гено- та фенотипи.

– **Таксономічний** – синтаксони, а також фітоценози, що відзначаються раритетним цілісним видовим складом.

– **Господарський** – вторинно раритетні, тобто такі, що стали рідкісними внаслідок різних форм антропогенного впливу лісові культури з участю аборигенних видів та екзотів, які, за певними ознаками (висока продуктивність, стійкість проти фітопатогенів, забруднення тощо) мають модельне, експериментальне або практичне значення для створення високопродуктивних насаджень.

Зелена книга України під загальною редакцією члена-кореспондента НАН України Я.П. Дідуха (2009) є офіційним державним документом, в якому зведено відомості про сучасний стан рідкісних і таких, що перебувають під загрозою зникнення, та типових природних рослинних угруповань, які підлягають охороні. У кожній з 160 статей міститься інформація (*наукова назва рослинного угруповання, його синфітосозологічний індекс, клас, категорія, статус, поширення в Україні, фізико-географічні умови, біотоп, фітоценотична, аутофітосозологічна та ботаніко-географічна значущість, ценотична структура та флористичне ядро, потенціал відновлюваності, вид режиму збереження, біотехнічні і созотехнічні рекомендації, джерела інформації, картосхема поширення угруповання*). У книзі подано 88 ілюстрацій рідкісних угруповань. Вміщено також нормативні документи про Зелену книгу України.

Рубрики статей містять таку інформацію:

Назва асоціації – подається за домінантною класифікацією українською (в авторській редакції) та латинською мовами (Шеляг-

Сосонко и др., 1991). Якщо охороні підлягає більше однієї асоціації, що належать до одного синтаксону вищого рангу (група асоціацій, клас асоціацій, субформація, формація), наводиться повний склад асоціацій.

Синфітосозологічний індекс, клас, категорія, статус – наводиться інформація про ступінь раритетності рослинного угруповання (далі по тексті – угруповання) за кількісними та якісними показниками у порядку, визначеному назвою рубрики. Синфітосозологічний індекс є інтегральним кількісним показником созологічної цінності угруповання, який вираховується математично. Визначення синфітосозологічного індексу та класу проводиться за методикою «Синфітосозологічної оцінки рослинних угруповань», затвердженою Наказом Міністерства охорони навколишнього природного середовища № 257 від 27.05.2009 р.

Залежно від наукової та созологічної цінності рослинні угруповання відносяться до однієї з 4 категорій охорони:

Категорія 1 – угруповання з унікальним типом асоційованості домінуючих видів, в яких останні мають аутфітосозологічну (занесені до ЧКУ, ЄЧС), ботаніко-історичну (раритетні релікти), ботаніко-географічну (раритетні ендеміки, диз'юнктивноареальні, пограничноареальні види) значущість і характеризуються вразливістю, обмеженими площами поширення та перебувають під загрозою зникнення.

Категорія 2 – угруповання з рідкісним типом асоційованості домінуючих видів, в яких домінант або співдомінант мають аутфітосозологічну (занесені до ЧКУ, ЄЧС), ботаніко-історичну (релікти), ботаніко-географічну (ендеміки, диз'юнктивноареальні, пограничноареальні види та види, що знаходяться на межі висотного поширення) значущість, або відзначаються ценотично оригінальним поєднанням широко розповсюджених видів, синекологічні оптимуми яких відмінні і характеризуються зменшенням площ місцезростань.

Категорія 3 – угруповання із звичайним типом асоційованості домінуючих видів, в яких останні мають аутфітосозологічну (занесені до ЧКУ, ЄЧС), ботаніко-історичну (релікти), ботаніко-географічну значущість (ендеміки, диз'юнктивноареальні, пограничноареальні види та види, що знаходяться на межі висотного поширення), що стали рідкісними внаслідок впливу природних чи антропогенних факторів і мають тенденції до зменшення площ місцезростань.

Категорія 4 – угруповання із звичайним типом асоційованості домінуючих видів, що стали рідкісними внаслідок впливу

антропогенних чинників і знаходяться під загрозою зникнення при подальшій дії несприятливих факторів.

Залежно від стану та ступеня загрози для рослинного угруповання за статусом вони поділяються на рідкісні, такі, що перебувають під загрозою зникнення та типові, які потребують охорони.

Рідкісні угруповання характеризуються низьким ступенем трапляння і займають незначні площі. Угруповання, що **перебувають під загрозою зникнення**, характеризуються різким скороченням ареалів і можуть зникнути, якщо продовжиться дія антропогенних чинників, що негативно впливають на їх стан. **Типові угруповання** – зональні, вразливі до дії зовнішніх факторів, внаслідок чого підлягають охороні.

Поширення в Україні – вказуються ботаніко-географічні або фізико-географічні регіони, в окремих випадках наведені географічні назви території конкретних місцезростань рослинних угруповань.

Фізико-географічні умови – визначені основні абіотичні параметри місцезростань рослинних угруповань.

Біотоп – наводяться відомості щодо приналежності рослинного угруповання до екотопу за принципом класифікації CORINE, модифікованої для території України (Дідух, Шеляг-Сосонко, 2001).

Фітоценотична та аутфітосозологічна значущість – характеризуються типи асоційованості домінуючих видів різних ярусів угруповань. Вказується аутфітосозологічна значущість домінуючих видів, які охороняються на юридичній підставі на міжнародному чи національному рівнях.

Ботаніко-географічна значущість – характеризуються особливості поширення угруповань на території України. Вказується ботаніко-географічна значущість домінуючих видів.

Ценотична структура та флористичне ядро – дається коротка характеристика вертикальної і горизонтальної структури угруповань та флористичне ядро, що включає основні види рослин усіх наявних ярусів, які відіграють важливу роль у формуванні угруповання. Українські та латинські назви видів рослин наводяться за "Определителем высших растений Украины" (1987).

Потенціал відновлюваності – характеризується потенціал природної відновлюваності популяції домінуючих видів угруповань у конкретних екологічних умовах.

Режим збереження – наводяться види режиму збереження. Режим збереження – це сукупність науково обґрунтованих екологічних вимог, норм і правил, які визначають характер допустимої діяльності, порядок охорони, використання і відтворення раритетних угруповань.

Режим абсолютної заповідності – цілковите невтручання людини у хід природних процесів фітоценозів з будь-якою метою. **Режим регульованої заповідності** – обмежене науково обґрунтоване втручання людини у хід природних процесів фітоценозів з метою їх збереження і регулювання функціонування екосистем та запобігання в них негативним процесам. **Заказний режим** – заборона окремих видів і форм господарської діяльності для забезпечення збереження фітоценозів чи екосистем.

Забезпеченість охороною – наводяться основні об'єкти та території природно-заповідного фонду України, в яких охороняються раритетні угруповання, або вказується на незабезпеченість їх охорони.

Біотехнічні та созотехнічні рекомендації – подається загальна інформація про необхідні біотехнічні та созотехнічні рекомендації щодо ефективного збереження, відтворення та збалансованого використання угруповань, проведення моніторингу їх стану, необхідності наукових досліджень з метою розроблення додаткових наукових основ охорони цих угруповань та поліпшення їх середовищ існування, а також пропонуються форми їх правової охорони.

Джерела інформації – наводиться основний список літературних джерел, в яких можна знайти інформацію про відповідне рослинне угруповання.

Картосхема поширення – на топографічній основі позначаються місця трапляння угруповань. Подані на картосхемі позначення містять відповідну інформацію: точкове – окремих місцезростань, лінійне – межі розповсюдження, штрихове – суцільного поширення рослинних угруповань.

Інформація щодо обґрунтування необхідності здійснення охорони певних рослинних угруповань викладена у статтях «Синфітосозологічний індекс, клас, категорія, статус», «Поширення в Україні», «Фітоценотична та аутфітосозологічна значущість», «Ботаніко-географічна значущість», «Потенціал відновлюваності».

В кінці статті наводиться прізвище автора або укладача.

Для прикладу наводимо рослинне угруповання з території Волинської області.

46. Угруповання ялиново–клейковільхово–звичайнососнових лісів (*Piceeto (abietis)–Alneto (glutinosa)–Pineta (sylvestris)*) та ялиново–повислоберезово–звичайнососнових лісів (*Piceeto (abietis)–Betuleto (pendula)–Pineta (sylvestris)*)

Асоціації. Ялиново–клейковільхово–звичайнососновий ліс сфагновий (*Piceeto (abietis)–Alneto (glutinosa)–Pinetum (sylvestris) sphagnosum*), ялиново–клейковільхово–звичайнососновий ліс

чорносоковий (*Piceeto (abietis)–Alneto (glutinosae)–Pinetum (sylvestris) caricosum (nigrae)*), ялиново–повислоберезово–звичайнососновий ліс квасеницевий (*Piceeto (abietis)–Betuleto (pendulae)–Pinetum (sylvestris) oxalidosum (acetosellae)*), ялиново–повислоберезово–звичайнососновий ліс сфагновий (*Piceeto (abietis)–Betuleto(pendulae)–Pinetum (sylvestris) sphagnosum*), ялиново–повислоберезово–звичайнососновий ліс чорницевиий (*Piceeto (abietis)–Betuleto (pendulae)–Pinetum (sylvestris) vaccinosum (myrtilli)*).

Синфітосозологічний індекс, клас, категорія, статус угруповань: 11,3; I; 3; «перебувають під загрозою зникнення».

Поширення в Україні. Північна частина Західного Полісся (Волинська, Рівненська, Житомирська області).

Фізико-географічні умови. Улоговини межиріч та річкових терас, часто по периферії боліт та озерних улоговин із дерново-підзолистими, оглеєними оторфованими ґрунтами.

Біотоп. Азональні соснові ліси Полісся.

Фітоценотична та аутофітосозологічна значущість. Звичайний тип асоційованості домінантів. Бореальні, рідкісні для рівнинної частини України, угруповання із співдомінуванням ялини європейської (*Picea abies*).

Ботаніко-географічна значущість. Бореальні тайгові угруповання на південній межі ареалу, вони з'єднують карпатську і тайгову частини ареалу ялинових лісів.

Ценотична структура та флористичне ядро. Деревостан двох'ярусний із зімкнутістю крон 0,5–0,6. Сосна звичайна (*Pinus sylvestris*) формує перший ярус заввишки 18–20 м, другий ярус, зімкнутістю крон 0,2–0,4, створюють пригнічена ялина європейська, яка росте окремими групами, а також береза повисла (*Betula pendula*), іноді вільха клейка (*Alnus glutinosa*). Подекуди спостерігається домішка берези пухнастої (*Betula pubescens*). Трав'яно-чагарничковий ярус середньогустий (40–60%), у ньому переважають чорниця (*Vaccinium myrtillus*) (35–55%), квасениця звичайна (*Oxalis acetosella*) (25–40%), осока чорна (*Carex nigra*) (25–30%). Флористичне ядро формують бореальні лісові та лісо-болотні види – безщитник жіночий (*Athyrium filix-femina*), грушанка мала (*Pyrola minor*), веснівка дволиста (*Majanthemum bifolium*), плаун булавовидний (*Lycopodium clavatum*) та п. колючий (*L. annotinum*), одинарник європейський (*Trientalis europaea*) та ін. Дуже рідко трапляються раритетні бореальні види – осока малоквіткова (*Carex pauciflora*), одноквітка звичайна (*Moneses uniflora*), гудайєра повзуча (*Goodyera repens*). Добре розвинутий

моховий ярус (70–90%), сформований видами роду сфагнум (*Sphagnum*).

Потенціал відновлюваності. Слабкий, ялина має пригнічений підріст.

Режим збереження. Заповідний та заказний.

Забезпеченість охороною. Охороняються у Рівненському ПЗ (Білозерська заповідна ділянка), Черемському ПЗ, Шацькому НПП, ландшафтному заказнику загальнодержавного значення «Урочище Мошне» (Волинська обл.).

Біотехнічні та созотехнічні рекомендації. Заборона меліорації прилеглих масивів, заборона вирубування дерев. Лісогосподарські заходи, спрямовані на відновлення угруповань.

Джерела інформації. Голубець, 1971; Андриенко, Шеляг-Сосонко, 1983; Зелена книга ..., 1987; Мельник, 1993; Стойко та ін., 1998; Дідух та ін., 2002; Фіторизноманіття Українського Полісся ..., 2006.

Автор: Т.Л. Андрієнко-Малюк

ФІТОЦЕНОТИЧНІ ЗНАННЯ В ШКІЛЬНІЙ ПРОГРАМІ З БІОЛОГІЇ

- 1 Формування фітоценотичних знань на уроках біології в школі.
- 2 Краєзнавча основа формування фітоценотичних знань учнів.

ЛІТЕРАТУРА

Основна:

- Біологія. 6–9 класи. Навчальна програма для загальноосвітніх навчальних закладів, затверджена Наказом Міністерства освіти і науки України від 07.06.2017 № 804
- Костіков І.Ю., Волгін С.О., Додь В.В. та ін. Біологія: підруч. для 6 кл. загальноосвіт. навч. закл. К., 2014. С. 203–209.

Додаткова:

- Григора І.М., Соломаха В.А. Рослинність України (еколого-ценотичний, флористичний та географічний нарис). К., 2005.
- Природа Волинської області / за ред К.І Геренчука. Львів, 1975.

1 Формування фітоценотичних знань на уроках біології в школі

Освітня програма – це єдиний комплекс освітніх компонентів, спланованих і організованих закладом загальної середньої освіти для досягнення учнями результатів навчання. Основою для розроблення освітньої програми є Державний стандарт загальної середньої освіти відповідного рівня. Згідно з освітньою програмою рослини вивчаються

в курсі біології 6 класу загальноосвітніх навчальних закладів в Україні, зокрема все фіторізноманіття – в темі № 4 "Різноманітність рослин" (орієнтовно 12 год.). Зокрема, школяр після вивчення теми § 46 "Рослинні угруповання" (підручник Костіков..., 2014) повинен **вміти** розпізнавати основні типи рослинних угруповань; оперувати терміном "рослинні угруповання", **називати** основні типи рослинних угруповань; **наводити** приклади панівних рослин різних рослинних угруповань: лісів, степів, лук, боліт (4-5); повинен **демонструвати** представників різних груп рослин, рослинних угруповань, вміти **складати** Міні-проект (тематика за вибором учителя), мати **переконання** щодо необхідності збереження рослин та їх угруповань. Наскрізними змістовими лініями є: **Екологічна безпека та сталий розвиток** (орієнтує на усвідомлення необхідності збереження рослин та їх угруповань); **Громадянська відповідальність** (сприяє формуванню відповідального члена громади, суспільства, який розуміє важливість раціонального використання людиною рослинних угруповань).

Текст та рисунки теми § 46 "Рослинні угруповання" містить наступні терміни, поняття та види рослин (в квадратних дужках вказано бінарні та латинські назви рослин).

Певну сукупність взаємопов'язаних у своїй життєдіяльності видів рослин, які мешкають на однорідній за умовами ділянці місцевості, називають **рослинним угрупованням**.

Ліси – це рослинні угруповання, в яких переважають дерева. Їхня вертикальна структура (**ярусність**) визначається розміщенням фотосинтезуючих пагонів різних видів на певних висотах. У наших лісах зазвичай виділяють яруси, утворені: (мал. 198 Ярусність льосового рослинного угруповання) а) високими видами дерев (смерека [ялина європейська, смерека *Picea abies*], сосна [сосна звичайна *Pinus sylvestris*], дуб [дуб звичайний, або черешчатий *Quercus robur*], бук [бук лісовий, європейський або звичайний *Fagus sylvatica*]); б) нижчими деревами (черемха [черемха звичайна *Prunus padus*], горобина [горобина звичайна *Sorbus aucuparia*], дика груша [груша звичайна *Pyrus communis*]); в) чагарниками (ліщина [ліщина звичайна *Corylus avellana*], калина [калина звичайна *Viburnum opulus*], ожина [ожина сиза, або звичайна *Rubus caesius*]); г) травами; д) мохами та лишайниками). Ярусність властива і кореневим системам. Лісові угруповання бувають різними залежно від видів, які переважають у ярусі високих дерев (мал. 199 Різноманітність лісів: а – смерекові ліси Карпат; б – соснові ліси Полісся; в – букові ліси Поділля; г – мішаний ліс у долині Карпат.).

Наприклад, **смереківі ліси** [ялина європейська, смерека *Picea abies*], які поширені у Карпатах, зазвичай темні, з потужним шаром опалого хвої. Тут майже не ростуть трави. Натомість соснові ліси [сосна звичайна *Pinus sylvestris*], які переважають у північній частині України, часто світлі, із багатим трав'яним покривом. Ліси, які утворюють дуб [дуб звичайний, або черешчатий *Quercus robur*], бук [бук лісовий *Fagus sylvatica*], клен [клен звичайний, або гостролистий *Acer platanoides*], називають **широколистяними лісами**. У таких лісах наявність товстого шару опалого листя та затіненість влітку також заважають росту трав. Тому тут часто трапляються рослини із кореневищами, бульбами і цибулинами, які, завдяки запасам поживних речовин, встигають відцвісти рано весною, до того, як листя дерев повністю розвинулось (мал. 200 Ранньовесняні рослини лісів: а – анемони [анемона дібровна *Anemone nemorosa*]; б – ряс [ряст порожнистий *Corydalis cava*]; в – проліски [проліски дволисті, також проліска дволиста *Scilla bifolia*]; г – підсніжник [підсніжник звичайний, або білосніжний *Galanthus nivalis*]; д – печіночниця [печіночниця звичайна *Hepatica nobilis*]; е – цибулька гусяча [гусяча цибулька, чи зірочки жовті *Gagea lutea*]).

Стени – це угруповання, що розвиваються за низької зволоженості і де головною групою рослин є багаторічні злаки, зокрема ковила та костриця (мал. 201 Степові угруповання є переважанням ковили [ковила *Stipa*] та костриці [костриця *Festuca*]). Всю воду, яка випадає з атмосферними опадами, трави встигають повністю поглинути своїми кореневими системами. Завдяки травам у степах за тисячоліття утворилися потужні найродючіші ґрунти нашої планети – **чорноземи**. Люди здавна розорювали степи для вирощування сільськогосподарських культур. Тому недоторканих степових угруповань, які називають **цілинними**, залишилося дуже мало.

Луки також є угрупованнями, де переважають трави. На відміну від степів, луки розвиваються за умов достатньої зволоженості. Природні луки поширені переважно у заплавах річок та у високогір'ях (мал. 202 Лучні угруповання: а – природна заплавна лука; б – природна гірська лука; в – сінокісно-пасовищні луки у Карпатах, які називають **полонинами**). Проте більшість сучасних лук існують завдяки людині, яка використовує їх для заготівлі сіна та випасу худоби. Деревні рослини в процесі такої діяльності знищуються.

Болотяні угруповання розвиваються в умовах надмірної зволоженості. Тут домінують трави, але часом зростають невеликі кущі і дерева (мал. 203 Болотні угруповання: а – верхове болото;

низове болото на Поліссі [вільха чорна, або клейка *Alnus glutinosa*]. На сфагнових болотах домінує мох сфагнум [сфагнум *Sphagnum*]. Він створює умови, в яких можуть зростати лише деякі чагарники на напівчагарники (багно, журавлина) і трави (росичка, пухівка, деякі осоки (*мал. 204* Рослини боліт: а – мох сфагнум [сфагнум болотний *Sphagnum palustre*]; б – багно [багно звичайне *Ledum palustre*]; в – пухівка [пухівка піхвова *Eriophorum vaginatum*]; г – росичка [росичка круглолиста *Drosera rotundifolia*]; д – журавлина [журавлина болотна, або звичайна, або чотирипелюсткова *Vaccinium oxycoccos*, або *Oxycoccus palustris*]; е – осока [осока *Carex*]). Але болотяні рослинні угруповання дуже різні за способом водного живлення. До верхових боліт, де зростає сфагнум, вода надходить переважно з атмосферними опадами. А от низові болота живляться ґрунтовими водами, які є багатими на поживні речовини. Тут зазвичай переважаючими рослинами є осоки.

Рослинним угрупованням степів, лук і боліт також властива **ярусність**, але вона не така чітка, як у лісах, а кількість ярусів значно менша. Проте і в цих угрупованнях, подібно до лісів, фотосинтезуючі пагони, намагаючись отримати якомога більше світла, яке надходить від Сонця, майже повністю затіняють поверхню ґрунту.

Рослинні угруповання **пустель** відрізняються від описаних вище тим, що рослини тут не утворюють суцільного покриву. Тому більша частина сонячної енергії не перехоплюється рослинами, а досягає поверхні. Далі вона або розсіюється у вигляді тепла, як це має місце у гарячих посушливих пустелях, або відбивається у космос, як це спостерігається у дуже холодних пустелях Арктики, Антарктики та дуже високих гір. В Україні найбільші пустельні угруповання розташовані у Олешківських пісках на Херсонщині (*мал. 205* Олешківські піски – найбільша пустеля в Європі, яка утворилася внаслідок надмірного випасу худоби кілька сторіч тому.).

Для кожної ділянки характерний свій тип рослинних угруповань, який визначається її кліматом, рельєфом і складом ґрунтів. Різноманітні природні процеси (пожежі, повені тощо) і діяльність людини можуть змінити або знищити такі сталі угруповання рослин. Коли виникають повністю вільні від рослин поверхні землі, на них зазвичай **першими** оселяються водорості і мохи (*мал. 206* Приклад зміни рослинних угруповань після пожежі. Катастрофічне знищення рослинного угруповання. Послідовне відновлення рослинного угруповання: Водорості та мохи → Однорічні трави → Багаторічні трави → Березовий гай → Мішаний ліс.). Вони накопичують органічні речовини, необхідні для утворення ґрунту. Далі на таких ділянках

оселяються невибагливі однорічні трави. Їхній видовий склад дуже мінливий і визначається не стільки взаємодією рослин, скільки умовами і можливістю занесення насінин тих чи інших видів. Наступним кроком розвитку є заселення ділянки багаторічними травами. Серед них пізніше починають з'являтися деревні рослини, дуже часто – світлолюбна береза [береза повисла, або поникла *Betula pendula*]. Під її пологом проростають потужніші тіншовитривалі дерева – смерека [ялина європейська, смерека *Picea abies*], дуб [дуб звичайний, або черешчатий *Quercus robur*], бук [бук лісовий *Fagus sylvatica*], граб [граб звичайний *Carpinus betulus*]. Вони переростають березу, затінують її, і на зміну березовому лісу на різних територіях приходять хвойні, широколистяні або мішані ліси із своїми видами трав, чагарників та з особливим тваринним, грибним та бактеріальним населенням.

Людина часто створює *штучні угруповання* – сади, ягідники, парки, поля, баштани, городи, квітники. Вони не здатні самостійно існувати тривалий час. Доводиться витратити чимало зусиль на боротьбу із бур'янами, аби зберегти бажаний нам видовий склад штучних рослинних угруповань. Закинуті без догляду, вони швидко заростають – перетворюються на рослинні угруповання, подібні до природного типу.

Отжа, під час заняття потрібно засвоїти 7 термінів і понять (рослинне угруповання, ліси, степи, луки, болотяні угруповання, пустелі, штучні рослинні угруповання), розпізнати або ознайомитися із 28 видами рослин.

2 Краєзнавча основа формування фітоценотичних знань учнів

Краєзнавство – збір, накопичення і популяризація відомостей про певну територію з різних точок зору: географії, геології, метеорології, рослинного і тваринного світу, населення, господарства, історії, культури тощо.

Залежно від цілей та завдань досліджень існує три основних форми краєзнавства: державне (наукове), освітнє (шкільне) і суспільне (громадське). **Освітнє краєзнавство** – система краєзнавчої освіти в навчально-виховній роботі освітніх закладів, яка проводиться за різними напрямками: літературне, історичне, географічне, *природознавче*, етнографічне, фольклорне. Його суть полягає у всебічному вивченні, з навчально-виховною метою, свого краю за різними джерелами, переважно на основі попередніх спостережень.

Крім того, в освітньому краєзнавстві виділяється програмне (навчальне) краєзнавство – завдання і зміст визначаються навчальною

програмою, і воно є обов'язковим для всіх, хто навчається в цьому освітньому закладі. Може бути урочним і позаурочним.

Зокрема, Волинська область лежить в двох природних зонах – лісовій і лісостеповій, особливістю яких є наявність широколистяних, мішаних та хвойних (соснових) лісів в її північній частині та окремих степових ділянок – в південній (Природа..., 1975). Луки, болотяні угруповання поширені по всій території області, а штучні рослинні угруповання – переважно в південній освоєній території.

ПИТАННЯ ДЛЯ ПІДСУМКОВОГО КОНТРОЛЮ

Предмет і основні завдання фітоценології як науки.
Методи фітоценологічних досліджень.
Роль українських вчених у розвитку фітоценології та вивченні рослинності України.
Фітоценоз та його властивості: визначення фітоценозу, його ознаки та флористичний склад.
Площа та межі виявлення фітоценозу.
Просторова структура фітоценозу: ярусність, мозаїчність.
Конституційна структура фітоценозу. Синузіальність.
Комплексність і континуальність фітоценозу
Кількісні відношення між видами у фітоценозі: життєвість виду, рясність.
Проективне покриття у фітоценозі та методи його оцінки.
Числові методи прямого обліку.
Розміщення виду у фітоценозі. Трапляння.
Сезонні зворотні зміни рослинності та флуктуації.
Аспективність фітоценозу.
Динаміка рослинності: еволюція фітоценозів, сукцесії.
Клімаксові угруповання, катаклізми.
Основні методичні підходи до класифікації фітоценозів.
Біоми Землі.
Синтаксономія рослинності України за методом Браун-Бланке.
Едафічна сітка Алексеева-Погребняка. Типологія рослинності залежно від умов місцезростань.
Екологічні фактори та їх вплив на рослинне угруповання.
Кліматичні фактори та їх вплив на рослинний організм.
Едафічні умови та їх вплив на рослинний організм.
Орографічні умови як екологічний фактор та їх вплив на рослинний організм
Фітогенні фактори та їхній вплив на рослинний організм.
Вплив тварин на рослинний світ.
Антропогенний фактор та його роль у зміні рослинного світу.
Ординація рослинності та її методи.
Поняття про фітоіндикацію.
Популяція і фітоценоз. Ценопопуляції.
Екологічна ніша та особливості її заповнення у фітоценозі.
Вікова структура ценопопуляцій.
Еколого-біологічна структура популяцій.
Проблеми антропогенної трансформації рослинного покриву.
Фітосозологічні аспекти в Україні. Зелена книга України.
Рослинність Полісся
Рослинність Лісостепової зони
Рослинність Степової зони
Рослинність Українських Карпат
Рослинність Гірського Криму
Фітоценотичні знання в шкільній програмі з біології

РЕКОМЕНДОВАНА ЛІТЕРАТУРА

- Абдулоєва О.С., Соломаха В.А. Фітоценологія. Навчальний посібник. – К: Фітосоціоцентр, 2011. – 450 с.
- Александрова В.Д. Изучение смен растительного покрова // Полевая геоботаника. – М.-Л.: Наука, 1964. – Т. 3. – С. 300-447.
- Александрова В.Д. Классификация растительности. Обзор принципов классификации и классификационных систем в разных геоботанических школах. – Л.: Наука, 1969. – 275 с.
- Алехин В.В. Теоретические проблемы фитоценологии и степеведения. – М.: Изд-во МГУ, 1986. – 213 с.
- Балашев Л.С., Андриенко Т.Л., Кузьмичов А.И., Григора И.М.. Изменение растительности и флоры болот УССР под влиянием мелиорации. – К.: Наук. думка, 1982. – 292 с.
- Балашев Л.С., Сипайлова Л.М., Соломаха В.А., Шеляг-Сосонко Ю.Р. Типология лугов Украины и их рациональное использование. – К.: Наук. думка, 1988. – 240 с.
- Баркман Я., Моравец Я., Раушерт С. Кодекс фитосоциологической номенклатуры // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1988, В.6. – С.112-130.
- Береговий П.М. Геоботаника. – К.: Рад. шк., 1966. – 175 с.
- Білік Г.І. Рослинність засоленних ґрунтів України. – К.: Вид-во АН Укр. РСР, 1963. – 300 с.
- Біологія. 6–9 класи. Навчальна програма для загальноосвітніх навчальних закладів Програма затверджена Наказом Міністерства освіти і науки України від 07.06.2017 № 804 [Електронний ресурс]. – Режим доступу: <https://mon.gov.ua/ua/osvita/zagalna-serednya-osvita/navchalni-programi/navchalni-programi-5-9-klas>
- Богданова О.К. Сучасні форми і методи викладання біології в школі. – Харків : Основа, 2003. – 80 с.
- Бур'яни України / відп. ред. О.Д. Вісюліна. – К.: Наук. думка, 1970. – 508с.
- Бурда Р.И. Антропогенная трансформация флоры. – К.: Наук. думка, 1991. – 168 с.
- Бурда Р.І., Ткач Є.Д. Антропогенні екотони агроландшафтів та їх фітобіота // Агроекологічний журн. – 2004, № 1. – С. 3-9.
- Быков Б.А. Геоботаника.– Алма-Ата: Наука Казахск. ССР, 1978.– 288с.
- Вальтер Г. Общая геоботаника. – М.: Мир, 1982. – 264 с.
- Василевич В.И. Очерки теоретической фитоценологии. – Л.: Наука, 1983. – 248 с.
- Верзилін М.М., Корсунська В.М. Загальна методика викладання біології : підручник для студентів біол. фак. пед. ін-тів [пер. з рос.]. – К. : Вища школа, 1980. – 352 с.
- Викладання біології у профільних класах. Випуск 5. – Х.: Основа, 2010.– 208 с.
- Воронов А.Г. Геоботаника. 2-е изд. – М.: Высшая школа, 1973. – 384 с.
- Геоботанічне районування УРСР / відп. ред. А.І. Барбарич. – К.: Наук. думка, 1977. – 301 с.
- Гиляров АМ. Популяционная экология. – М.: Изд-во МГУ, 1990. 191 с.
- Голубець М.А. Актуальные вопросы экологии.– М.:Наука, 1982.– 158с.

- Гончар О.Д., Мороз І.В. *Форми і методичні прийоми навчання біології : 6 клас : посібник для вчителя.* – К. : Генеза, 2003. – 144 с.
- Горьшина Т.К. *Экология растений.* – М.: Высш. шк., 1979. – 368 с.
- Григора І.М., Соломаха В.А. *Рослинність України (еколого-ценотичний, флористичний та географічний нарис).* – К.: Фітосоціоцентр, 2005. – 452 с.
- Григора І.М., Соломаха В.А. *Основи фітоценології.* – К.: Фітосоціоцентр, 2000. – 240 с.
- Грицай Н.Б. *Методика навчання біології : навчальний посібник.* – Рівне : РДГУ, 2016. – 272 с.
- Грицай Н.Б. *Методика підготовки та проведення екскурсій з біології : навчально-методичний посібник.* – Рівне : О. Зень, 2016. – 232 с.
- Джиллер П. *Структура сообществ и экологическая ниша.* – М.: Мир, 1988. – 184 с.
- Дідух Я.П. *Растительный покров горного Крыма (структура, динамика, эволюция и охрана).* – К.: Наук. думка, 1992. – 256 с.
- Дідух Я.П. *Основи біоіндикації.* – К.: Наук. думка, 2012. – 344 с
- Дідух Я.П., Плюта П.Г. *Фітоіндикація екологічних факторів.* – К.: Наук. думка, 1994. – 280 с.
- Дідух Я.П., Плюта П.Г., Протопопова В.В., Єрмоленко В.М., Коротченко І.А., Каркусієв Г.М., Бурда Р.І. *Екофлора України. том 1/ Відпов. ред. Я.П. Дідух.* – К.: Фітосоціоцентр, 2000. – 284 с.
- Жизнь растений: В 6 т.* – М.: Просвещение, 1974-1982. – Т. 1. – 1974. – 487 с.
- Загальна методика навчання біології : навч. посібник / І. В. Мороз, А. В. Степанюк, О. Д. Гончар та ін.; за ред. І. В. Мороза.* – К. : Либідь, 2006. – 592 с.
- Зелена книга України / під заг. ред. чл.-кор. НАН України Я.П. Дідуха.* – К.: Альтерпрес, 2009. – 448 с.
- Зеленая книга Украинской ССР: Редкие, исчезающие и типичные, нуждающиеся в охране растительные сообщества / под общ. ред. Ю.Р. Шеляг-Сосонко.* – К.: Наук.думка, 1987.– 216с.
- Злобин Ю.А. *Принципы и методы изучения ценологических популяций растений.* – Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1989. – 147 с.
- Корчагин А.А. *Внутривидовой (популяционный) состав растительных сообществ и методы его изучения // Полевая геоботаника.* – т. 3. – Л.: Наука, 1964. – С.63-131.
- Косман Е.Г., Сіренко І.П., Соломаха В.А., Шеляг-Сосонко Ю.Р. *Новий комп'ютерний метод обробки описів рослинних угруповань // Укр. ботан. журн.* – 1991. – 48, № 2. – С. 98-104.
- Костіков І.Ю. *Біологія : підруч. для 6 кл. загальноосвіт. навч. закл. / І.Ю.Костіков, С.О.Волгін, В.В.Додь та ін.– К.: Видавничий дім "Освіта", 2014.– С. 203–209.*
- Кричфалуший В.В., Комендар В.И. *Биоэкология редких видов растений. На примере эфемероидов Карпат.* – Львов: Світ, 1990. – 160 с.
- Кучерявий В. П. *Екологія.* – Львів: Світ, 2001. – 500 с.
- Лавренко Е.М. *Основные закономерности растительных сообществ и пути их изучения // Полевая геоботаника. Т. 1.* – М.-Л.: Наука. – 1959. – С. 13-75.

- Малиновський К.А., Царик Й.В. Структура популяцій рослин у Карпатах // Укр. ботан. журн. – 1991. – 48, № 6. – С. 82–87.
- Миркин Б.М., Розенберг Г.С. Фитоценология: Принципы и методы. – М.: Наука, 1978. – 212 с.
- Миркин Б.М. Теоретические основы современной фитоценологии. – М.: Наука, 1985. – 136 с.
- Миркин Б.М. Что такое растительные сообщества. – М.: Наука, 1988. – 161 с.
- Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. – М.: Наука, 1989. – 223 с.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Наука о растительности (история и современное состояние основных концепций). – Уфа: Гилем, 1998. – 413 с.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Соломещ А.И. Современная наука о растительности: Учебник. – Москва: Логос, 2001. – 264 с.
- Навчальні програми для загальноосвітніх навчальних закладів: Природознавство; Біологія. 5–9 класи. – К.: Вид. дім "Освіта", 2013. – 64 с.
- Одум Ю. Экология. В 2-х т. – М.: Мир, 1986. – Т. 2. – 376 с.
- Основы лесной биогеоценологии. – М.: Наука, 1964. – 575 с.
- Погребняк П.С. Основы лесной типологии. 2-е изд., испр. и доп. – К.: Изд-во АН УССР, 1955. – 452 с.
- Позакласні біологічні заходи / [упоряд. К.М. Задорожний]. – Харків: Основа, 2010. – 127 с.
- Полевая геоботаника / [под общ. ред. Е.М. Лавренка и А.А. Корчагина]. – М.-Л.: Изд-во АН СССР. – 1959, 1960, 1963. – Т. I-VI. – Т. I – Изучение природных условий растительных сообществ. – С. 79-241; Изучение флоры растительных сообществ. – С. 369-435; Т. 2 – Изучение генеративного и вегетативного размножения компонентов растительных группировок. – С. 9-204; Установление возраста компонентов растительных сообществ. – С. 209-329; Фенология.
- Понятовская В.М. Учет обилия и особенности размещения видов в естественных растительных сообществах // Полевая геоботаника. Т. 3. – М.-Л.: Наука, 1964. – С. 209-299.
- Продромус растительности Украины / отв. ред. К.А. Малиновский. – К.: Наук. думка, 1991. – 272 с.
- Протопопова В.В. Синантропная флора Украины и пути ее развития. – К.: Наукова думка, 1991. – 200 с.
- Работнов Т.А. Фитоценология. – М.: Изд-во Московск. ун-та, 1978. – 384 с.
- Работнов Т.А. Экспериментальная фитоценология. – М.: Изд-во МГУ, 1987. – 160 с.
- Рейвн П., Зверт Р., Айкхорн С. Современная ботаника: В 2-х т. – М.: Мир, 1990. – Т. 1. – 348 с; Т. 2. – 344 с.
- Серебряков И.Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. Т. 3. – М.-Л.: Наука, 1964. – С. 146-208.
- Соломаха В.А. Синтаксономія рослинності України. Третє наближення. – К.: Фітосоціоцентр, 2008. – 296 с.

- Соломаха В.А., Костилов О.В., Шеляг-Сосонко Ю.Р. Синантропна рослинність України. – К.: Наук, думка, 1992. – 252 с.
- Сукачев В.Н. Растительное сообщество: Введение в фитосоциологию. – М.–Л.: Книга, 1928. – 232 с.
- Сучасні форми та методи навчання біології / укл. К.М.Задорожний. – Х.: Основа, 2010. – 142 с.
- Трасе Х.Х. Геоботаника: история и современные тенденции развития. – Л.: Наука, 1976. – 252 с.
- Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. – М.: Прогресс, 1980. – 328 с.
- Уранов А.А., Серебрякова Г.И. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). – М.: Наука, 1976. – 216 с.
- Хржановский В.Г., Викторов С.В., Литвак П.В., Родионов Б.С. Ботаническая география с основами экологии растений. – М.: Агропромиздат, 1986. – 255 с.
- Часовенная А.А. Основы агрофитоценологии. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1975. – 188 с.
- Шеляг-Сосонко Ю.Р. Проблема фитоцено типов // Ботан. журн. – 1969. – 54, № 7. – С. 977-989.
- Шеляг-Сосонко Ю.Р., Осичнюк В.В., Андриенко Т.Л. География растительного покрова Украины. – К.: Наук, думка, 1982. – 285 с.
- Шеляг-Сосонко Ю.Р., Дидух Я.П., Дубина Д.В. и др. Прогномус растительности Украинской ССР. – К.: Наук, думка, 1991. – 270 с.
- Шеляг-Сосонко Ю.Р., Крисаченко В.С., Мовчан Я.И. Методология геоботаники. — К.: Наук, думка, 1991. – 272 с.
- Шенников А.П. Введение в геоботанику. – Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1964. – 447 с.
- Шулдик В.І. Теорія та методика сучасного уроку біології. – Умань: ПП Жовтий, 2013. – 287 с.
- Юркевич И.Д. Типология и биология естественных и искусственных фитоценозов. – Минск : Наука и техника, 1974. – 199 с.
- Якубенко Б.Є., Григора І.М., Мельничук М.Д. Геоботаніка: Навчальний посібник. – К.: Арістей, 2008. – 448 с.
- Ярошенко П.Д. Геоботаника. – М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1961. – 474 с.
- Barkmann J.J., Moravec J., Rauschert S. Code of phytosociological nomenclature // Vegetatio. – 1976. – 32,3. – P. 131-185.
- Clements F.E. Plant succession and indicators. N.Y.: Hafner press, 1973. – 453 pp.
- Didukh, Ya.P. The ecological scales for the species of Ukrainian flora and their use in synphytoindication. – Kyiv: Phytosociocentre, 2011. – 176 p.
- Matuszkiewicz W. Przewodnik do oznaczania zbiorowisk roslinnych Polski. – Warszawa: PWN, 1981. – 298 s.
- Mueller-Dombois D., Ellenberg H. Aims and methods of vegetation ecology. N.Y. etc.: Wileyet Sons, 1974. – 547 pp.
- Westhoff V., Maarel E. van der. The Braun-Blanquet approach: Handbook of vegetation science. – Hague, 1973,– Pt. 5. – P. 619-726.

ЗМІСТ

Вступ. Фітоценологія як наука	3
Предмет, мета і завдання навчальної дисципліни «Фітоценологія».....	5
Місце фітоценології серед інших наук.....	5
Методи фітоценологічних досліджень	10
Основні етапи дослідження рослинних угруповань	13
Роль українських вчених у розвитку фітоценології та вивченні рослинності України	15
Фітоценоз та його властивості	19
Визначення фітоценозу	19
Біогеоценоз і фітоценоз	26
Екосистема і фітоценоз	27
Біоценоз і фітоценоз	28
Фітоценоз та його ознаки	29
Площа фітоценозу	29
Межі фітоценозу	30
Виявлення флори фітоценозів	31
Флористичний склад фітоценозу	32
Визначення флористичного складу фітоценозу	33
Причини, що зумовлюють флористичне багатство фітоценозу	34
Роль рослин у фітоценозі	36
Структурна організація фітоценозу	41
Просторова структура фітоценозу	42
Ярусність	42
Мозаїчність	46
Конституційна структура фітоценозу. Синузальність	48
Комплексність	49
Континуальність	50
Кількісні відношення між видами у фітоценозі	50
Проективне покриття та методи його оцінки	52
Життєвість виду	56
Рясність	58
Числові методи прямого обліку	61
Підрахунок кількості екземплярів	61
Визначення об'єму рослин у фітоценозі	61
Визначення біомаси і продукції	62
Розміщення виду у фітоценозі	64
Шкала розміщення виду у фітоценозі	65
Трапляння	66
Динаміка ознак фітоценозів	67
Добові зміни фітоценозу	68
Сезонні зворотні зміни фітоценозів	69
Категорії сезонних змін фітоценозів	69
Періодичність, або фази розвитку рослин	70
Аспективність фітоценозу	73
Порічні зміни рослинності, або флуктуації	76
Динаміка рослинності	77
Поняття «незворотні, або направлені, зміни»	77
Еволюція фітоценозів	79
Сукцесії	82
Клімаксові угруповання	86
Катаклізми	91

Класифікація рослинних угруповань	92
Загальні відомості про класифікацію рослинності	94
Основні підходи до принципів та методології класифікації – домінантний та еколого-флористичний	95
Біоми Землі	96
Одиниці класифікації та класифікація рослинності України за методом Браун-Бланке	97
Особливості застосування кількісних методів класифікації рослинного покриву	101
Інші класифікаційні системи	104
Дедуктивний метод Копечки-Гейни	104
Едафічна сітка Алексеева-Погребняка	104
Екологія рослин та фітоценозу	107
Екологічні фактори і їх вплив на рослинне угруповання	108
Кліматичні фактори	110
Світло як екологічний фактор	110
Тепло як екологічний фактор	112
Вода як екологічний фактор	114
Едафічні фактори та їх вплив на рослинний організм	118
Екологічний вплив хімічного складу ґрунтового середовища на рослинний організм і рослинність	119
Екологічне значення валового вмісту поживних речовин у ґрунті	120
Екологічний вплив біотичних факторів ґрунту	124
Орографічні умови як екологічний фактор	125
Вітер як екологічний фактор	127
Біотичні фактори та їхній вплив на рослинний організм	128
Фітогенні фактори та їхня дія	129
Вплив тварин на рослинний світ	131
Антропогенний фактор та його роль у зміні рослинного світу	133
Історичні фактори	135
Ординація рослинності та її методи	136
Поняття про фітоіндикацію	138
Популяція і фітоценоз	141
Популяція та її властивості	144
Ценопопуляція	146
Екологічна ніша та особливості її заповнення	147
Проблеми антропогенної трансформації рослинного покриву	148
Поняття «антропогенна трансформація рослинного покриву»	149
Фітосозологічні аспекти в Україні. Зелена книга України	152
Фітоценотичні знання в шкільній програмі з біології	159
Формування фітоценотичних знань на уроках біології в школі	159
Краєзнавча основа формування фітоценотичних знань учнів	163
ПИТАННЯ ДЛЯ ПІДСУМКОВОГО КОНТРОЛЮ	165
РЕКОМЕНДОВАНА ЛІТЕРАТУРА	166

І. І. Кузьмішина

ФІТОЦЕНОЛОГІЯ

Курс лекцій

Для бакалаврів спеціальностей 091 "Біологія",
014 "Середня освіта (Біологія)"
спеціальності 014.05 "Середня освіта (Біологія та здоров'я людини)"
біологічного факультету

Друкується в авторській редакції

Формат 60×84¹/₁₆. Обсяг 3,02 ум. друк. арк., 2,89 обл.-вид. арк.
Наклад 100 пр. Зам.26. Видавець і виготовлювач – Вежа-Друк
(м. Луцьк, вул. Шопена, 12, тел. (0332) 29-90-65).
Свідоцтво Держ. комітету телебачення та радіомовлення
України ДК № 4607 від 30.08.2013 р