

# Курс лекцій з дисципліни «Екологія рослин»

## ВСТУП

### Задачі та основні поняття екології

*Екологія* – наука, яка вивчає умови існування живих організмів та взаємозв'язок між організмами та середовищем їх існування. Термін «екологія» вперше запропонував німецький учений-біолог Е. Геккель у 1866 р. У дослівному перекладі (oikos – з грец. дім) екологія – це наука про природу, що оточує людину.

**Предмет вивчення екології** – дослідження взаємовідношень організмів із середовищем на популяційно-біогеоценотичному рівні й вивчення біологічних макросистем більш високого розряду: екосистем, біосфери, їх продуктивності та енергетики.

**Об'єктами досліджень** в екології можуть бути окремі організми, популяції, угруповання, екосистеми та вся біота планети. З огляду на це в екології виділяють три рівні дослідження: *популяційно-видовий* (передбачає вивчення індивідуальних реакцій окремих організмів, популяцій або виду в цілому на дію чинників навколишнього середовища); *екосистемний* (передбачає вивчення процесів, спричинених взаємним впливом організмів чи популяцій різних видів); *еволюційно-історичний* (передбачає встановлення стратегічних можливостей розвитку (зміни) об'єктів досліджень під впливом глобальних (історичного масштабу) коливань параметрів навколишнього середовища, таких як вікові коливання погодних умов, зміни ґрунтів або рельєфу тощо).

Екологія поділяється на п'ять підрозділів: 1 – аутекологія (екологія організмів); 2 – демекологія (екологія популяцій); 3 – синекологія (екологія угруповань); 4 – біогеоценологія та біосферологія (глобальна екологія).

*Аутекологія* – вивчає взаємозв'язки особин виду з оточуючим їх середовищем. Предметом вивчення аутекології є визначення меж стійкості виду та його реакції на дію різних екологічних факторів. Аутекологія вивчає вплив середовища на морфологію, фізіологію та поведінку організмів.

*Демекологія* – описує коливання чисельності видів і встановлює їх причини.

*Синекологія* – аналізує відношення між особинами, що належать до різних видів даного угруповання організмів, а також між ними та оточуючим середовищем. Синекологія поділяється:

- на описову (статичний напрям) – вивчає становлення видового складу угруповань, чисельність, частоту виявлення виду, видовий склад й просторове розміщення;

- функціональну (динамічний напрям) – вивчає розвиток угруповань і досліджує причини, які призвели до його змін, та обмін речовин і енергії між

різними компонентами екосистеми, а також кормові ланцюги, біомасу й енергію, продуктивність біоценозів.

**Біогеоценологія** (екосистемологія) – досліджує конкретні біогеоценози, в яких взаємодіють біоценози й абіотичне середовище.

**Біосферологія** (глобальна екологія) – вивчає біосферу як єдине планетарне ціле, з'ясовує закономірності еволюції біосфери.

### **Рівні організації живої матерії. Галузі й підрозділи екології**

Виходячи з головних властивостей живого, в екології виділяють такі рівні організації живої матерії:

*клітина ® тканина ® орган ® організм ® популяція ® біоценоз ® екосистема ® біосфера.*

Взаємодія з фізичним середовищем (енергією та речовиною) на кожному рівні організації зумовлює існування певних функціональних систем. Чітких меж між окремими рівнями організації живих систем не існує, оскільки значний вплив чинять і такі фактори, як взаємозалежність та взаємовплив.

**Організм** – будь-яка біологічна або біокосна цілісна система, що складається із взаємозалежних та взаємопідпорядкованих елементів, взаємовідношення яких та особливості будови детерміновані їх функціонуванням як цілого. Вивчаючи організм, екологи звертаються до низки біологічних дисциплін: анатомії, систематики, фізіології, ембріології тощо. Відношення організмів із навколишнім середовищем вивчає екологія організмів.

**Популяція** – угруповання особин одного виду, які заселяють спільну територію. Кожне угруповання особин, що належить до одного виду, має визначену генетичну структуру, яка виражена в певних морфологічних особливостях виду. Процеси, які відбуваються в межах популяції, пов'язані зі змінами чисельності організмів або з морфологічними змінами. Популяція є основною біологічною одиницею, в межах якої реалізуються процеси природного добору.

**Біоценоз** – це стала сукупність організмів, існуючих на певній ділянці суші або водойми зі створеним між ними біоценотичним середовищем. Структурними елементами біоценозу є популяції різних видів, пов'язані між собою різноманітними біологічними стосунками. У межах біоценозу відбувається кругообіг матерії й енергії, а також формування середовища життя організмів – біотопу.

**Біогеоценоз** – за вченням В. М. Сукачова (1964), сукупність рослинності, тваринного світу, мікроорганізмів і ділянки земної поверхні, які пов'язані між собою обміном речовин та енергії. Біогеоценоз включає угруповання організмів, ґрунт, ґрунтову воду й нижні шари тропосфери. Межа біогеоценозу визначається головним чином межею фітоценозу (рослинного угруповання).

**Біосфера** – оболонка Землі, яка включає частини атмосфери, гідросфери й літосфери, населені живими організмами. Верхня межа

біосфери має озоновий екран, що затримує більшу частину згубних для живих істот ультрафіолетових променів, а нижня – тепловий бар'єр.

### **Методи екології**

У сучасній екології застосовують надзвичайно багатий арсенал методів досліджень, що поділяються на категорії:

1. *Емпіричні методи* або *методи збору інформації* – класичні методи дослідження стану екологічних об'єктів, спрямовані на накопичення фактичного матеріалу про компоненти досліджуваної ділянки екосистеми, біосфери.

2. *Методи обробки отриманої інформації* ґрунтуються на теоріях, які вимагають інтерпретації результатів досліджень. До цієї групи належать методи узагальнення отриманої інформації шляхом систематизації параметрів компонентів досліджуваної ділянки екосистеми. У більшості екологічних досліджень статистична обробка даних є необхідною умовою достовірності результатів.

3. *Методи моделювання*. Побудова певної моделі стану екосистеми дає змогу прогнозувати зміни, які можуть відбуватися під впливом різних екологічних факторів або діяльності людини. На основі абстрагування результатів досліджень можна дати словесні описи екосистем (вербальні моделі), побудувати схеми взаємозв'язків компонентів (графічні моделі), зробити спробу опису екосистеми за допомогою математичних формул (математичні моделі).

Серед основних складових частин сучасної екології важливе місце займають екологія рослин та екологія ґрунтів.

## **Розділ I. ЕКОЛОГІЯ РОСЛИН**

### **1. Завдання та основні поняття екології рослин**

Екологія рослин вирішує наступні задачі:

1. Дослідження умов зростання рослини;
2. Встановлення характеру впливу зовнішніх факторів на організм
3. Вивчення пристосування організму до навколишнього середовища.

У природі рослини співіснують у складних *рослинних угрупованнях* (фітоценоз, від фітон – рослина, кайнос – загальний) – поєднання видів рослин зі схожим відношенням до умов середовища та взаємовідносинами.

Сукупність видів рослин на певній території називається *флорою*, а сукупність рослинних угруповань-фітоценозів – *рослинністю*. У практиці повсякденних відносин із природою людина має справу не з флорою, а з рослинністю – лучною, лісовою, болотною, водною тощо.

Фітоценози вивчає спеціальна наука – фітоценологія, яка є складником науки про рослинність або екологічної ботаніки.

*Середовищем існування* називають сукупність факторів органічної та неорганічної природи: ґрунт, світло, тепло, вода, повітря, вітер, димові гази тощо. Середовище перебуває в постійній просторовій та часовій динаміці, усі характеристики середовища змінюються. Одні й ті ж умови середовища мають різне значення в житті рослин залежно від стадії розвитку та функціонального стану рослинного організму.

*Умови існування* – сукупність факторів, які є вирішальними для життя конкретної рослини.

*Умови місцезростання* – це характеристика середовища в кожному конкретному випадку в межах визначеного простору (напр. Самарський ліс і умови, у яких він знаходиться).

*Екологічна різноманітність видів* – найважливіша характеристика флори будь-якого району.

*Екологія виду* – його відношення до різних умов середовища – проявляється у трьох основних характеристиках:

- належності до певної екологічної групи видів, які існують у схожих екологічних умовах;
- життєвій формі – зовнішньому вигляді рослини, що відображає умови середовища існування;
- типі стратегії – поведінці виду за сприятливих або несприятливих умов середовища, беручи до уваги і його порушення (пожежа, оранка, витоптування тощо).

## **2. Історичні відомості розвитку екології рослин як науки**

Інформація про вплив зовнішніх факторів на ріст та розвиток рослин накопичувалася здавна. Відомості про відношення рослин до умов існування зустрічалися ще в роботах Теофраста (372 – 278 р. до н. е.) та Плінія Старшого (79 – 23 р. до н. е.). Теофраст вказував на залежність форми та росту рослин від клімату, ґрунту та способів його обробки і пропонував елементи екологічної класифікації рослин. У XVI – XVIII ст. багато відомостей екологічного характеру містили роботи великих ботаніків тих часів – Чезальпіно, Турнефора, Джона Рея, К. Лінея та ін.

Перші спроби узагальнення наявних фактів з екології рослин відносять до другої половини XVIII ст. та до XIX ст. Особливий внесок у розвиток екології рослин був зроблений російським ученим А. Т. Болотовим, який наголошував на великому значенні формоутворювальних впливів середовища на рослини. У період розквіту в науці водної та гумусової теорій живлення А. Т. Болотов розвивав вчення про мінеральне живлення рослин.

На початку XIX ст. А. Гумбольдт показав залежність формування життєвих форм рослин та їх розподіл на земній поверхні від кліматичних умов, особливо важливим фактором дослідник уважав температурний.

У 1832 р. О. П. Декандоль у праці «Фізіологія рослин» систематизував дані про вплив зовнішніх умов на рослини й продемонстрував вплив рослин на середовище. Виявлені закономірності взаємовпливу рослин та середовища

він радив застосовувати як теоретичну основу для практики ведення господарства. Розділ фізіології рослин, у якому розкривалися взаємовідношення рослин та середовища їх існування А. Декандоль назвав епірреологією, у цьому розділі під середовищем стали розуміти сукупність умов, які впливають на рослину. А. Декандоль поклав початок вивченню впливу експозиції схилів на межі поширення рослин та звернув увагу на більш високу екологічну пластичність рослин порівняно з тваринами з причини «прикріпленого» існування та неможливості «захватися» від несприятливих факторів існування.

Якщо на початку XIX ст. основне значення у розподілі рослин належало кліматичним факторам (температура, опади), то в процесі вивчення схожих за кліматом регіонів усе більша роль відводилася ґрунтовим факторам. Підтвердилася необхідність вивчення таких факторів, як засоленість, аерація, зволоженість ґрунту, потужність снігового покриву, ґрунтові води тощо.

У XX ст. удосконалення методів екологічних досліджень дозволило звернутися до нових екологічних факторів: довжина світлового періоду, спектральний склад світла, реакція ґрунтового розчину, вплив мікроелементів, розчинного алюмінію, азоту тощо.

Засновником екологічної школи колишнього СРСР вважають Б. О. Келлера. У 1907 р. для дослідження рослинності він уперше запропонував метод екологічних рядів. У статті «Динамічна екологія», надрукованій у 1935 р., Б. О. Келлер дав визначення екології рослин: «Екологія вивчає особливості форми, будови, хімізму та всього життя рослин і певні характерні співвідношення оточуючих зовнішніх умов у їх тісній взаємодії, у їх загальному русі та перетворенні». За Б. О. Келлером, рослина та середовище являють собою діалектичну єдність, засновану на боротьбі протилежностей: рослина завжди перебуває в протиріччі з навколишнім середовищем, а пристосування рослин до середовища треба розглядати історично, в динаміці: вони виникають, удосконалюються та зникають або стають шкідливими.

Значний внесок у розвиток екології було зроблено Г. Ф. Морозовим, Г. М. Висоцьким, А. П. Шенніковим, Г. І. Поплавською, М. А. Максимовим, Л. О. Івановим та іншими дослідниками, які крім лабораторних досліджень проводили дослідження фізіологічних процесів у рослинах в природних умовах – в умовах впливу на рослини складних екологічних комплексів, які визначають ріст та розвиток рослин, їх урожайність.

### **3. Екологічні фактори, їх особливості та вплив на рослини**

*Екологічні фактори* – це умови навколишнього середовища, які істотно впливають на рослини. Вивчаючи екологічні фактори, ураховують такі їх особливості:

1. Усі фактори перебувають у взаємозв'язку. Установлюючи вплив одного фактора на рослини, необхідно перевірити присутність одночасного впливу іншого фактора. Група екологічних факторів, що спряжено

змінюються, називається *комплексним градієнтом*. Комплексні градієнти, які впливають на склад та структуру фітоценозів у більшому ступені, ніж інші, називають ведучими. До їх складу входять лімітуючі фактори. У тундровій зоні лімітуючим фактором ведучого комплексного градієнта є кількість тепла. У зоні тайги основу ведучого комплексного градієнта складає забезпеченість ґрунтів поживними елементами. У зоні широколистяних лісів – два ведучих комплексних градієнта, пов'язаних із забезпеченістю ґрунтів елементами мінерального живлення та зволоженням.

2. Вплив фактора може бути добре помітним і відображатися в зміні морфологічної будови рослинного організму або призводити до змін у ході біохімічних реакцій та фізіологічних процесів. Для виявлення впливу останніх факторів необхідне проведення ретельних досліджень.

3. Взаємодія між рослиною та середовищем у більшості випадків є процесом незворотнім.

4. Кожен екологічний фактор неоднаково впливає на одну й ту ж рослину залежно від поєднання з іншими факторами (напр. за відносно однакової кількості вологи але різних температурних показників рослинність тундри та степу істотно відрізняється).

5. Знати кількісний вираз екологічного фактора в певний момент часу для визначення його впливу на рослину недостатньо, необхідно знати зміни цього показника в період розвитку рослини.

6. Фактори не можуть бути взаємозамінними, але різні комбінації факторів можуть дати однаковий ефект впливу на рослину.

7. Для наведення підсумків про значення фактора необхідно враховувати тривалість та повторюваність його впливу. Короткодіючі фактори приводять до кількісних змін, тривалодіючі – до якісних – спадкових.

**Пристосування рослин** до середовища поділяють на дві групи:

- функціональні, які існують до тих пір, доки діє фактор, що їх викликає, як тільки дія впливового фактора припиняється – пристосування зникає (напр. за умов сухої погоди підвищується концентрація цукрів у клітинному соці рослин, як тільки погода стає вологою, вміст цукрів у клітинах знижується);
- екологічні спадкові пристосування передаються з покоління в покоління.

### **3.1. Класифікація екологічних факторів**

Екологічні фактори поділяють на *абіотичні*, тобто фактори неорганічної, неживої природи, та *біотичні*, викликані життєдіяльністю організмів. Сукупність абіотичних факторів у межах однорідної ділянки називають *екотопом*; уся сукупність факторів разом із біотичним – *біотопом*.

**Абіотичні** фактори – сукупність кліматичних, ґрунтових (едафічних), орографічних, гідрологічних, а також геологічних факторів. Абіотичні фактори прямо або опосередковано (змінюючи дію інших факторів) впливають на організм через ті чи інші сторони обміну речовин. Деякі з них відіграють сигнальну роль: не впливаючи безпосередньо на обмін, вони

закономірно взаємодіють з іншими впливами. До абіотичних факторів належать також потоки, хвилі тощо.

*Кліматичні* – світло, тепло, повітря, вода (включаючи різні форми опадів та вологість повітря). У складі цієї групи – сонячне світло та вуглекислий газ, без яких неможливі фотосинтез; кисень, необхідний для дихання рослин, та атмосферні опади.

*Едафічні*, або ґрунтові – механічний та хімічний склад ґрунту, його водний та температурний режим, реакція ґрунтового розчину, родючість (інтегральна ознака, від якої залежить сприятливість ґрунту для життя рослин).

*Орографічні* – умови рельєфу.

Серед абіотичних екологічних факторів розрізняють *фактори-ресурси*, які рослини використовують у процесі життєдіяльності (вода, світло, елементи мінерального живлення) та *фактори-умови*, які впливають на життєдіяльність рослин, але не використовуються ними (температура, рН ґрунтового розчину, географічна широта, висота над рівнем моря тощо).

**Біотичні** фактори є наслідком взаємовідношень організмів, для рослин – це конкуренція, вплив тварин (фітофаги, паразити, запилювачі, розповсюджувачі насіння та плодів тощо), грибів (паразитичні, мікоризні), мікроорганізмів (азотфіксуючі та хворобочинні бактерії, віруси) та людини.

*Безпосередні екологічні фактори* впливають на рослини (вуглекислий газ та кисень в атмосфері, світло, зволоження, температура, забезпеченість ґрунту елементами мінерального живлення, реакція ґрунтового розчину тощо). Сюди відносять усе, що пов'язане з впливом людини і складає окрему групу антропогенних факторів. Ці фактори дуже різноманітні: розорювання трав'янистої рослинності, вирубування лісів та їх повне знищення, випасання тварин, порушення рослинності промисловим будівництвом, видобутком нафти та газу, забруднення навколишнього середовища кислотними дощами, які містять оксиди сірки та азоту тощо.

*Опосередковані екологічні фактори* діють на рослини не прямо, а через безпосередні екологічні фактори, впливаючи на їх значення. Приклади опосередкованих факторів: географічна широта та віддаленість від океану, рельєф (висота над рівнем моря та експозиція схилу). Від географічної широти залежать кількість тепла, що надходить, тривалість світлого періоду доби. Від віддаленості океану залежать вологість повітря та кількість опадів. Опосередковано може впливати на рослинність людина: зміна клімату (посилення парникового ефекту, що виникає у зв'язку зі знищенням лісів та підвищенням вмісту в атмосфері вуглекислого газу від згоряння вуглецевих енергоносіїв).

Біотичні чинники, які впливають на рослинні організми як первинні продуценти органічної речовини, класифікують на зоогенні та фітогенні.

**Зоогенні чинники.** Важливе значення має механічний вплив тварин на рослини, який проявляється в руйнуванні й пошкодженні рослин при витоптуванні та поїданні їх морфологічних частин і тканин копитними тваринами, гризунами. Найістотнішою формою впливу представників

тваринного світу на рослини є *споживання рослинної маси для харчування (фітофагів)*. Серед фітофагів виділяють такі групи: великі тварини – лосі, олені, косулі, кабани; дрібні звірі – зайці, білки, мишоподібні гризуни; птахи; представники комах тощо.

За характером споживання рослин для харчування фітофаги поділяють на монофагів, олігофагів, поліфагів.

*Монофаги* – тварини, які живляться лише рослинами (тутовий шовкопряд, колорадський жук).

*Олігофаги* вживають групу близьких видів рослин (пильщики, попелиці).

*Поліфаги* поїдають рослини багатьох видів (копитні тварини, мишоподібні гризуни).

**Фітогенні чинники.** Усі рослини зазнають впливу сусідніх рослин і одночасно самі на них впливають. Форми взаємовідношень досить різноманітні й залежать від способу та ступеня контактів рослинних організмів, різних чинників.

Взаємодія організмів (рослинних і тваринних) може бути корисною або шкідливою, залежно від того, стимулюється чи обмежується життєдіяльність кожного з них. Процеси, в основі яких лежить взаємодія організмів, відповідальні за стан динамічної рівноваги живого з навколишнім середовищем.

**Антропогенні фактори.** До антропогенних факторів належать усі види створюваних технікою або безпосередньо людиною впливів, які пригнічують природу: *забруднення; технічні перетворення й руйнування природних систем ландшафтів* (добування природних ресурсів, будівництво); *безлімітне використання природних ресурсів* (вода, паливо, повітря, деревина); *глобальні кліматичні впливи* (зміна клімату у зв'язку з діяльністю людини); *естетичні впливи* (зміна ландшафтів).

Антропогенні фактори – це впливи людини на екосистему, які зумовлюють у її компонентів (біотичних та абіотичних) суттєві відгуки (реакції). Реакції можуть бути фізичними, хімічними, кліматичними, біотичними, а за характером зв'язків – вітальними й сигнальними, за часом дії – постійними й періодичними, ледве помітними й катастрофічними. Вплив людини на природу може бути як свідомим, так і стихійним, випадковим. Нерідко вплив людини на природу має небажаний характер. Особливої шкоди природі завдають урбогенні та техногенні процеси, які часто діють сумісно.

Основні урбогенні негативні фактори: теплові, хімічні, радіаційні, електромагнітні, світлові, звукові, вібраційні тощо.

Позитивні антропогенні фактори: інтродукція, фітомеліорація, біологічні методи боротьби зі шкідниками рослин і под.

### **3.2. Лімітуючі фактори. «Закон мінімуму» Лібіха**



У кожного виду рослин потреби до факторів навколишнього середовища різні. Водночас існує мінімум факторів, необхідних для існування живого організму.

Екологічні фактори, які сильніше за інші впливають на розвиток рослин та їх розподіл, називають *лімітуючими* факторами. Ці фактори знаходяться в максимумі або мінімумі (холодно–спекотно, сухо–волого тощо). За умов перебування системи в більш-менш стабільному стані лімітуючою є та речовина, кількість якої більш близька до необхідного мінімуму.

Ю. Лібіх у 1840 р., досліджуючи залежність росту рослин від різних хімічних елементів або речовин, вивів «закон мінімуму». Лібіхом було відзначено, що ріст рослин залежить не стільки від наявності усіх речовин, скільки від мінімальної кількості певної речовини, відсутність якої, у свою чергу, спричиняє затримку росту. У подальшому до цього закону були внесені доповнення, але вони не змінювали його суті, а значно ускладнювали використання встановленої закономірності.

Ю. Одум (1975) для застосування закону мінімуму запропонував користуватись двома допоміжними принципами:

*Перший допоміжний принцип* – обмежуючий – закон Лібіха можна застосовувати без уточнень тільки за умов стаціонарного стану, тобто тоді, коли притік енергії та речовини регулюється її витоком – система знаходиться в стані рівноваги. Система характеризується динамікою і тому, введення даного принципу обмежує похибки, які виникають при довготривалих дослідженнях екосистем.

*Другий допоміжний принцип* – взаємодії – у певних умовах висока концентрація чи доступність певної речовини, або дія другого, не лімітуючого фактора, може змінювати потребу в мінімальній кількості речовини. Наприклад, для рослини, які ростуть на сонці, необхідність у споживанні цинку стає меншою, і цинк перестає бути лімітуючим елементом.

### **3.3. Взаємодія екологічних факторів. «Закон толерантності» Шелфорда**

Існування живого організму зумовлене не тільки недостатністю того чи іншого фактора, а й їх надлишком. Кожен організм має свої межі, які знаходяться між мінімумом та максимумом, тобто оптимум, який забезпечує існування організму. Для кожного виду існують свої межі. Уявлення про лімітуючу роль максимуму й мінімуму та необхідність оптимальних умов для існування організму було запропоноване В. Шелфордом у 1913 р. у вигляді „закону толерантності“.

Природним обмежуючим чинником існування організму може бути як мінімальний, так і максимальний екологічний вплив, діапазон між якими визначає величину витривалості (толерантності) організму до цього чинника.

У 1975 р. Ю. Одум ввів до закону Шелфорда ряд доповнень, які стосуються неоднорідності впливу екологічних факторів та реакції на них живих організмів:

– організми можуть мати широкий діапазон толерантності до одного фактора і вузький – до іншого;

– організми із широким діапазоном толерантності, як правило, більш поширені;

– якщо умови існування, визначені одним екологічним фактором, змінюються за межі оптимуму, то змінюється діапазон толерантності організму до інших екологічних факторів;

– у природі організми часто потрапляють в умови, далекі від оптимально встановлених у лабораторних експериментах;

– період розмноження й росту, як правило, є критичним, межі толерантності організму в цей час набагато вужчі, ніж на інших стадіях розвитку особини.

Приклад впливу оптимальних умов на ріст, розмноження та існування організму зображений на рис. 1.

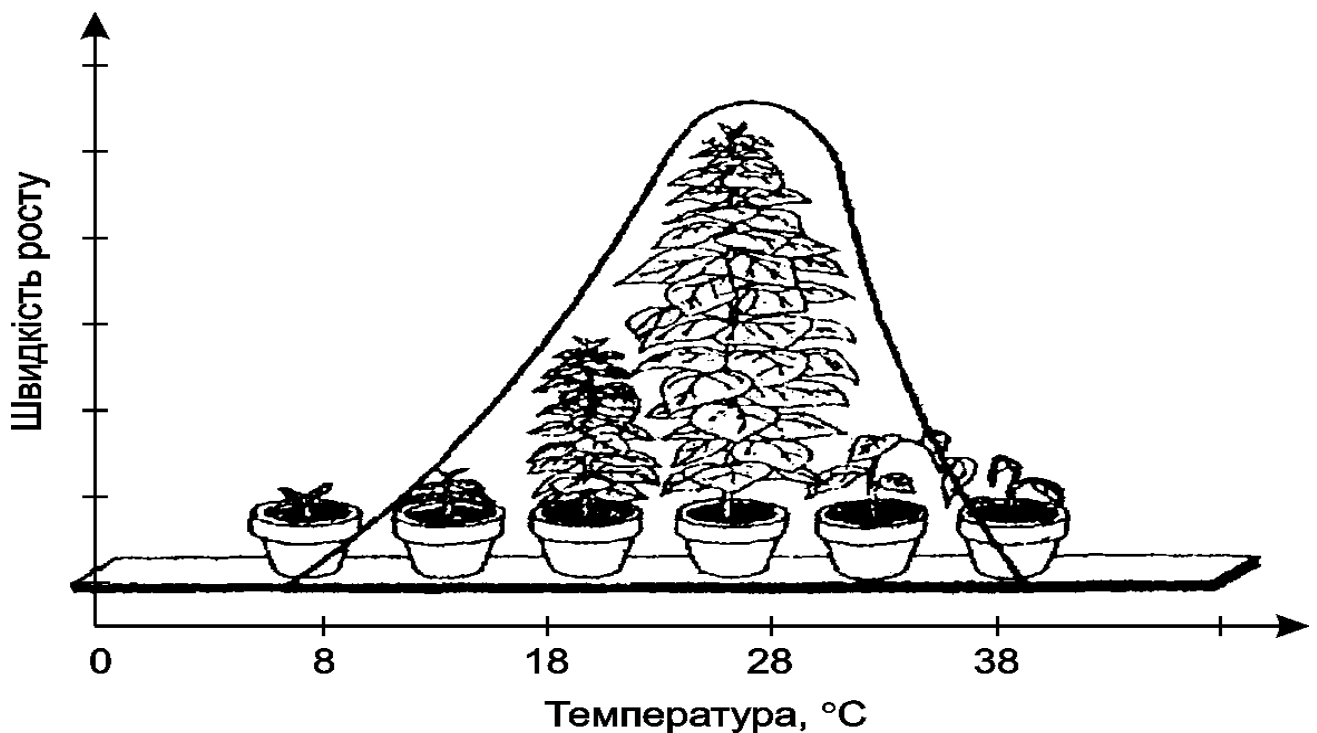


Рис. 1. Вплив температури на рослинний організм

Для характеристики амплітуди толерантності видів у екології вживається ряд термінів. До екологічного фактора, відношення якого характеризує вплив на живий організм, додаються слова:

**Стено** (гр. *stenos*) – вузький або **еври** (гр. *euros*) – широкий.

Організми за відношенням до екологічного фактора ділять на групи:

- стенотермний – евритермний (температура);
- стеногідричний – евригідричний (вода);
- стенофагний – еврифагний (живлення);
- стеногалінний – евригалінний (солоність);
- стеноойкний – еврійкний (місце існування).

В основу екологічної характеристики організмів покладено їх реакцію на вплив факторів середовища (рис. 2). Організм здатний вижити лише в

діапазоні мінливості даного фактора – *амплітуді*. Екологічною амплітудою називається проміжок між екологічним мінімумом та максимумом.

Як дуже високі (максимальні), так і дуже низькі (мінімальні) значення факторів середовища можуть бути згубними для організму. Порогове значення даного фактора, у числовому відображенні, вище або нижче якого організм не може існувати, називають *критичною точкою*. Між цими критичними значеннями розташована *зона екологічної толерантності*.

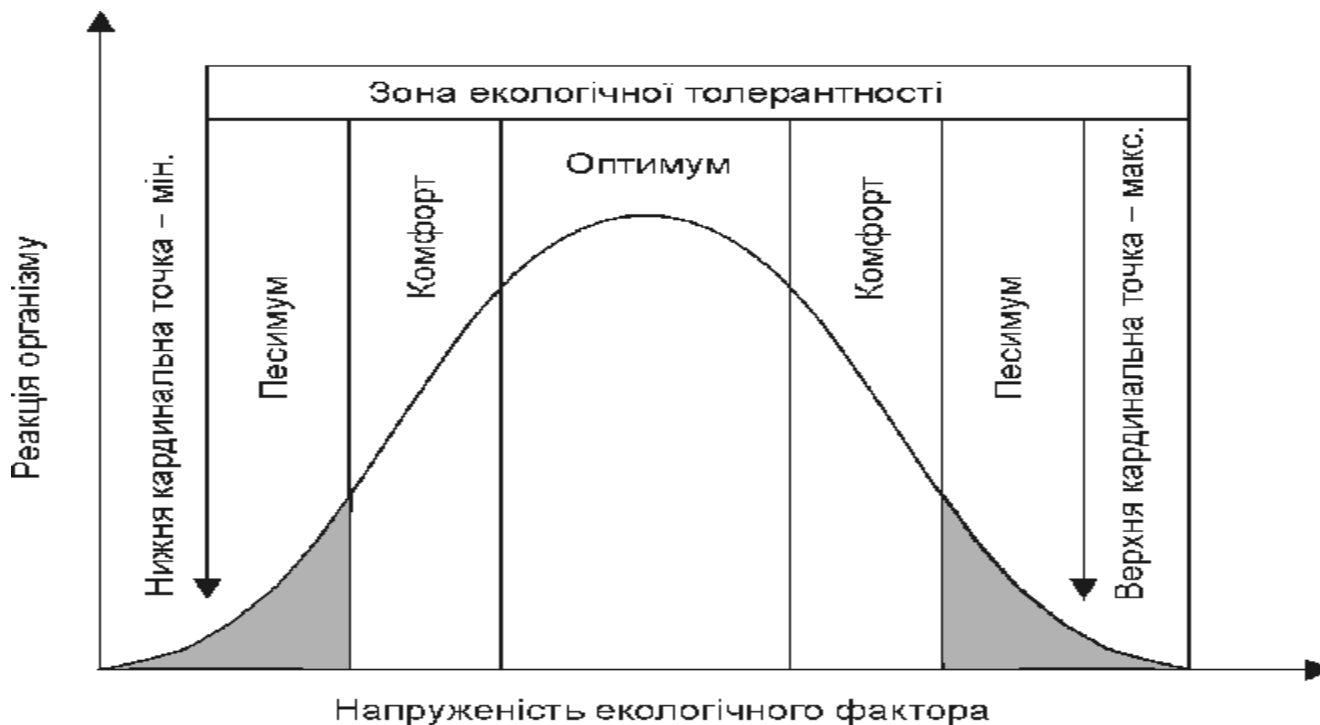


Рис. 2. Відношення в діапазоні екологічної толерантності

У межах зони екологічної толерантності напруженість факторів середовища різна. Поряд з критичними точками розташовані *песимальні зони*, в яких активність організму значно обмежена дією зовнішніх умов. Далі розташовані *зони комфорту*, в яких спостерігається чітке зростання екологічних реакцій організму. У центрі знаходиться *зона оптимуму*, яка є найсприятливішою для функціонування організму.

Схема відношень у діапазоні екологічної толерантності була запропонована в 1924 р. німецьким екологом Р. Гессеном, який назвав її *валентністю* екологічних факторів. Крива, яка зображає екологічну валентність у межах зони толерантності, не завжди має симетричний вигляд із оптимальною зоною, розташованою в центрі.

*Для вивчення впливу факторів на рослинні організми застосовують такі методи:*

1. Експериментальний, лабораторний або польовий (у лабораторії – вимірювання рН, вологості, у полі – світла, температури, експериментальний – створення певних умов існування рослинного організму й спостереження за його реакцією).

2. Описовий – опис характеристик рослин, що існують в різних умовах, та їх порівняння.

3. Порівняльно-географічний – дослідження рослин у різних еколого-географічних умовах (напр. дослідження та порівняння особливостей сосни звичайної у степовій та лісовій зонах).

### 3.4. Форми біотичних відношень

**Конкуренція** – тип міжвидових і внутрішньовидових взаємовідношень, при якому популяція або особини в боротьбі за живлення, місце проживання й інші умови життя діють один на одного негативно. Виділяють конкуренції: внутрішньовидову, міжвидову, пряму й непряму.

**Хижацтво** – відношення між хижаком і жертвою. Хижаки – види рослин, які використовують інші рослини як об'єкт живлення.

**Паразитизм** – форма біотичних відношень організмів різних видів, коли один із них живе за рахунок іншого, знаходячись усередині або на поверхні його тіла. При паразитичних відношеннях організм-споживач використовує живого господаря не лише як джерело живлення, а і як місце свого постійного або тимчасового проживання.

**Аменсалізм** – форма взаємодії двох видів, за якої один вид шкодить іншому, не отримуючи при цьому користі для себе (деревні рослини й трав'яниста рослинність під їх кронами).

**Симбіоз (мутуалізм)** – тривале, нероздільне й взаємовигідне співіснування двох або більшої кількості видів організмів (мікориза грибів та коренів рослин);

**Коменсалізм** – взаємовідношення між двома видами – коменсалами, коли одного із них забезпечує іншого продуктами живлення або стає для нього притулком.

**Алелопатія (антибіоз)** – хімічний взаємовплив одних видів рослин на інші за допомогою продуктів метаболізму (ефірних масел, фітонцидів).

## 4. Головні екологічні фактори

### 4.1. Світло та його екологічне значення

Світло як екологічний фактор має дуже важливе значення, оскільки є джерелом енергії для здійснення процесів фотосинтезу, тобто бере участь в утворенні органічних речовин із неорганічних складових. Основним джерелом світла для рослин є Сонце. Температура Сонця дорівнює  $5\,800 - 6\,000^{\circ}\text{C}$ . Загальна потужність випромінювання Сонця  $3,86 \cdot 10^{26}$  Вт, кожен квадратний сантиметр поверхні Сонця випромінює 6 500 Вт. Деяка частина променистої енергії потрапляє на поверхню Землі від далеких зірок, але ця частина енергії дуже мала порівняно із сонячною радіацією. До поверхні Землі надходить тільки  $1/2\,000\,000\,000$  частина усієї енергії Сонця. У процесах фотосинтезу використовується тільки 1–5 % усієї сонячної енергії Сонця, яка дійшла до поверхні Землі. Кількість променистої енергії, яка проходить крізь атмосферу, стала й дорівнює  $5 \cdot 10^{20}$  ккал у рік на всю поверхню земної кулі. Цю величину називають *сонячною сталою*.

Сонячна радіація, яка досягає Землі, складається з 50 % інфрачервоних, 45 % видимих та 5 % ультрафіолетових променів з довжиною хвилі менше 295 мкм.

В екології під терміном «світло» мають на увазі весь діапазон сонячного випромінювання, що являє собою потік енергії в межах довжин хвиль від 0,05 до 3 000 нм та більше. Потік радіації ділять на декілька областей, які розрізняються фізичними властивостями та екологічним значенням для живих організмів. Видимі, ультрафіолетові та інфрачервоні промені – це електромагнітні хвилі. Вони складають лише частину шкали відомих електромагнітних хвиль від  $1 \cdot 10^{-11}$  см до  $10^3 - 10^4$  км. Уся сукупність хвиль утворює спектр електромагнітних хвиль який складається з областей: радіохвиль, мікрохвиль, інфрачервона, видима, ультрафіолетова, рентгенівських променів та альфа-, бета-, гамма - променів.

Спектр електро-магнітного випромінювання (рис. 3) зображають так:



Рис. 3. Спектр електро-магнітного випромінювання

У спектрі сонячного випромінювання область фотохімічно активної радіації (ФАР) збігається з діапазоном видимої частини спектра з довжиною хвилі близько 380–720 нм.

Пігментами листа рослини поглинаються головним чином видимі промені, які складаються із семи основних кольорів, межі між якими умовні (ммк =  $10^{-7}$  см): фіолетові – довжина хвилі – 390 – 455 ммк; сині – 455 – 485 ммк; блакитні – 485 – 505 ммк; зелені – 505 – 550 ммк; жовто-зелені – 550 – 575 ммк; жовті – 575 – 585 ммк; оранжеві – 585 – 620 ммк; червоні – 620 – 760 ммк.

Фотохімічно активною частиною радіації (ФАР) вважається діапазон довжин хвиль 380 – 720 ммк. Не всі промені ФАР у рівному ступені поглинаються рослинами. Найбільш інтенсивно поглинаються червоні та оранжево-червоні промені в діапазоні 300 – 500 ммк. Максимум поглинання припадає на жовто-зелені промені (550 – 575 ммк).

У природі у звичайних умовах на рослину потрапляє пряме світло (безпосередньо від Сонця) та розсіяне. Пряме та розсіяне світло відрізняються за своїми якостями. Пряме світло складається в основному з короткохвильової радіації, розсіяне – з довгохвильової. Співвідношення між прямою та розсіяною сонячною радіацією залежить від кута сонцестояння, хмарності, вмісту газів та водяних парів у атмосфері.

Висота сонцестояння визначається широтою місцевості, як наслідок, співвідношення між прямою та розсіяною сонячною радіацією також

залежить від широти місцевості. Інтенсивність світла, як прямого, так і розсіяного, не постійна.

У північних широтах розсіяного світла 70 %, прямого – 30 %, у південних широтах спостерігається зворотнє явище – 70 % прямого та 30 % розсіяного світла. У полудень переважає пряме світло з короткохвильовою радіацією. Молекули газу інтенсивно поглинають ультрафіолетові та синьо-фіолетові промені. Водяна пара поглинає ультрачервоні промені.

З усієї сонячної радіації, що досягає оболонки Землі, 43 % радіації відбивається від атмосфери й потрапляє до світового простору, 14 % – поглинається атмосферою, і лише 43 % досягає поверхні Землі, зеленої рослин, причому ця радіація збіднена ультрафіолетовим та синьо-фіолетовим випромінюванням (якщо всю радіацію, яка надходить до поверхні Землі прийняти за 100 %, то ультрафіолетові промені складатимуть усього лише 5 %).

Значний вплив на інтенсивність сонячної радіації чинить вода. Потужність світла зменшується на глибині водойми. Якщо на поверхні водойми вона дорівнює одиниці, то на глибині 10 см становить 0,54; 1 м – 0,35; 100 м – 0,014. З глибиною у водоймах зменшується кількість та інтенсивність інфрачервоних променів, тому різні водні рослини існують на різній глибині.

### **Поглинання променистої енергії зеленими рослинами**

У рослинах розкладання вуглекислоти, утворення вуглеводів та інші фізіологічні й біохімічні процеси відбуваються за рахунок променистої енергії Сонця, яка поглинається листям. У процесі фотосинтезу відбувається розщеплення молекули води з виділенням газоподібного кисню, а енергія, отримана фотохімічною системою, утилізується для перетворення диоксиду вуглецю на вуглеводи:



У середньому листком поглинається 75 % сонячної енергії, що на нього потрапила, але коефіцієнт використання її на фотосинтез невисокий – близько 10 % за умов низької освітленості і лише 1–2 % – високої. Енергія, яка залишилася, переходить у теплову й витрачається на транспірацію та інші процеси. Різні екологічні групи рослин поглинають неоднакову кількість енергії у видимій області спектра (400 – 720 нм):

мезофіти – 75 – 78 %; склерофіти – 82 – 86 %; суккуленти – 86 – 88 %.

Процес поглинання та засвоєння світла листом вивчав К. А. Тимірязєв. На його думку, основним поглиначем сонячної енергії виступають пігменти листа, головним чином хлорофіл. У 1938 р. М. А. Максимов запропонував теорію про те, що хлорофіл складається з двох груп:

- *хлорофіл «а»* – синюватого відтінку та поглинає головним чином червоні промені;
- *хлорофіл «б»* – жовтуватого відтінку, поглинає синьо-фіолетові промені.

У 1962 р. дослідники К. С. Френч та Д. К. Фок встановили, що хлорофіл «а» знаходиться в рослинах у різних формах. Кожна форма має свій максимум поглинання в червоній області. Вважається, що фотосинтез здійснюється впродовж двох реакцій – реакції довгохвильового хлорофілу ( $\lambda = 680$  та  $695$  нм) та реакції супутникових пігментів.

### **Пристосування рослин до максимального використання світла та фактори, які впливають на поглинання світла рослинами**

Серед численних пристосувань рослин до максимального використання сонячного світла виділяють:

- збільшення розміру листової пластинки. На 1 га посівів площа листя може досягати 10 гектарів. Однак збільшення листової поверхні має певну межу. За даними дослідників площа листків рослин не повинна перевищувати 40 – 50 тис. м<sup>2</sup> на гектар. Це пов'язано з тим, що збільшення листової поверхні приводить до збільшення транспірації і рослина може загинути від нестачі вологи;

- збільшення поглинаючої площі листової пластинки шляхом регулювання її орієнтації в просторі. Листя деревних порід таким чином орієнтовані стосовно джерела світла, що на площі 1 га листова поверхня букового лісу займає 7 га, ялинового – 12 га. У посівах верхні листки розташовуються вертикально, нижні – горизонтально, а середні – мають проміжну орієнтацію;

- розташування хлоропластів у листі залежно від інтенсивності освітлення. Загальна поверхня хлоропластів у листку бука у 200 разів перевищує загальну поверхню самого листка. При слабкому освітленні хлоропласти розташовуються фронтально, при сильному – займають профільне положення;

- поглинання світла рослинами залежно від віку рослини. Молоді листки поглинають більше фотохімічно активної радіації (ФАР) світла, ніж старі. Наприклад: молоді листки клену поглинають 82 %, відбивають 10 %, пропускають 8 % світла; старі поглинають 32 %, відбивають 28 %, пропускають 40 % світла;

- поглинання фізіологічно активних променів залежно від умов зростання рослин. Рослини в багатому мінеральними речовинами середовищі поглинають менше світла, ніж у збідненому. У багатому середовищі рослини компенсують нестачу світла підвищеним мінеральним живленням. У однакових екологічних умовах листя різних деревних порід поглинають однакову кількість світла.

### **Типи рослин за реакцією на світло**

За реакцією на світло рослини поділяють на три групи:

I. Світлолюбні – *геліофіти* (He) – рослини відкритих місць, які не витримують затінення (пустельні, степові, лучні види та рослини галявин). Оптимально геліофіти розвиваються за умов повного інтенсивного

освітлення. У лісовій зоні світлолюбні рослини зустрічаються тільки в місцях, вільних від лісу (підбіл, молодило, перстач піщаний, вероніка).

II. Тіньові – *сциофіти* (Sc) – рослини, які оптимально розвиваються за наявності від 1/10 до 1/3 частин світла від повного освітлення.

III. Тіньовитривалі рослини – *геліосциофіти* (HeSc). До цієї групи відносять рослини, які добре розвиваються при яскравому освітленні, але водночас здатні витримувати затінення без шкоди для свого розвитку та росту.

Світлолюбні рослини відрізняються від тіньових за анатомічною та морфологічною будовою. У світлолюбних рослин розвинена палісадна багатошарова тканина, мало продихів, добре розвинена коренева система. У листі світлолюбних рослин менше хлорофілу, ніж у листі тіньових рослин. Якщо в листі бука прийняти кількість хлорофілу за 100 %, то в листі менш тіньовитривалої липи його 82 %, а у листі акації – 52 %. Слід відзначити, що кількість хлорофілу в листі, як світлолюбних, так і тіньовитривалих рослин, не залишається постійною при зміні їх освітлення. Кількість хлорофілу максимальна при оптимальній інтенсивності світла, при зменшенні та збільшенні освітленості його кількість у листі знижується. Зі збільшенням сили світлової напруженості руйнація хлорофілу відбувається швидше, ніж утворення і швидкість росту рослини знижується. Важливо, що в природі за умов сильного освітлення світлолюбні рослини розташовують листові пластинки вузьким боком до світла, щоб запобігти перегріву. Тіньолілюбні рослини, які перебувають у затінку, розташовують їх плоским боком до джерела світла.

У більшості вищих рослин листки поділяють на світлові та тіньові.

*Світлові листки* мають більше механічних тканин, мережа жилок у них густіша, ніж у тіньових. Кутикула товста, епідерміс багатошаровий, тому світлові листки більш товсті, пружні. Світлові листки блискучі, мають восковий покрив, блиск та покрив сприяють відбиттю надлишку інтенсивного світла.

*Тіньові листки* тонкі, кутикула розвинена слабо, мережа жилок розріджена, продихів мало. Якщо у світлових листків на 1 см<sup>2</sup> довжина жилок складає

1000 мм, то в тіньових – 200 – 300 мм.

Визначення ступеня тіньовитривалості рослин має велике практичне значення. При створенні стійких сполучень видів у складних цензах (деревних насадженнях, штучних луках) у нижніх ярусах повинні бути розміщені рослини, стійкі до затінення верхніми ярусами. Важливим є і вибір рослин для проведення робіт з озеленення місць із нестачею світла (північні боки будівель, затінені вулиці тощо). Одним із критеріїв тіньовитривалості може слугувати співвідношення висоти дерева й товщини його стовбура: більш тіньовитривалі деревні породи здатні рости в густому насадженні, сильніше тягнуться вгору; світлолюбні дерева, навпаки, завжди значно нижчі за висотою, однак діаметр стовбура дорівнює цьому показнику в тіньовитривалих рослин. Про ступінь світлолюбності або тіньовитривалості



можна судити за структурою крони дерева. У світлолюбних порід крони ажурні з невеликою кількістю листя; у тіньовитривалих – густі крони, щільні, оскільки листя (або хвоя) здатні розвиватися не тільки на периферії, а й у глибині крони, при слабкому світлі.

Ступінь тіньовитривалості або світлолюбності не є незмінною видовою ознакою. Анатомо-морфологічні та фізіологічні внутрішньовидові відмінності добре помітні в особин, які існують у різних за освітленням умовах. Різна реакція листя на світло іноді має віковий характер. Як правило, проростки та молоді рослини більш тіньовитривалі порівняно з дорослими особинами, що варто розглядати як видову адаптацію, пов'язану з відновленням в умовах зімкненого рослинного покриву.

Здатність рослин витримувати нестачу світла значною мірою залежить від комплексу інших екологічних факторів. У оптимальних для виду (або наближених до оптимуму) кліматичних та ґрунтових умовах тіньовитривалість зазвичай вища.

### **Світловий режим рослин**

Світло – необхідна умова здійснення процесу фотосинтезу та фактор, що підсилює або уповільнює транспірацію. Світло, яке потрапляє на рослину, характеризується інтенсивністю (**I**) і різним складом. Радіація, що досягла рослини, може відрізнятися кількістю інфрачервоних, видимих та ультрафіолетових променів.

Світловий режим рослин визначається:

1. інтенсивністю світла;
2. складом світла;
3. величиною альбедо;
4. відносним світловим забезпеченням.

*Альбедо* (%) – це частина радіації, відбитої від певної поверхні. Різні тіла й поверхні відображають різну кількість світла та характеризуються різною величиною альбедо. Зазвичай альбедо визначається у відсотках, наприклад: альбедо трав'янистого покриву – 25 %; піску – 33 %; снігового покриву – 84 %.

*Відносне світлове забезпечення* (**L**) – це та мінімальна частина світла, при якій рослина може існувати. Практично світлове забезпечення визначається як відношення світлової енергії в мінімально освітленому місці до енергії освітлення відкритого місця. Наприклад: для того, щоб визначити **L** люксометром визначається освітленість у найгустішій частині крони – 4 000 люксів, потім на відкритому місці – 40 000 люксів, тоді  $L = 4000 / 40\,000 = 1/10$ . Чим менше **L**, тим тіньовитриваліша рослина.

На думку багатьох дослідників, величина **L** є постійною для видів, що перебувають в однакових умовах. За величиною **L** складено ряд світлолюбності деревних порід: сосна звичайна – 1/9, осика біла – 1/15; дуб звичайний – 1/20; клен татарський – 1/49. Показником тіньовитривалості рослини є *компенсаційна точка росту* – це мінімальне світлове забезпечення, за умов якого рослина гине.

## **Фотоперіодизм. Світло – ботаніко-географічний фактор**

Для нормального розвитку рослини важлива не лише загальна кількість світла, а й склад радіації. Склад та інтенсивність радіації залежать від розташування місцевості. На півночі освітлення більш слабке та триваліше, тут переважає розсіяне світло, багате на довгохвильову радіацію. Отже, на різних широтах рослини знаходяться в різних світлових умовах. На високих північних широтах довгий день, на низьких південних – короткий. Істотну роль у цвітінні та утворенні плодів у рослин виконує довжина дня та ночі. Рослини південних широт не можуть існувати в північних широтах (наприклад, біла акація не може існувати у м. Санкт-Петербург).

Реакцію рослин на співвідношення тривалості дня та ночі називають – **фотоперіодизмом**.

Усі рослини за фотоперіодизмом ділять на три групи:

1. Рослини довгого дня – якщо довжина дня менша 12 годин, рослина не цвіте;
2. Рослини короткого дня – якщо довжина дня більша 12 годин, цвітіння рослин затримується або зовсім відсутнє;
3. Рослини нейтральні по відношенню до довжини дня – і за умов довгого і за умов короткого дня рослини цвітуть, але загальна продуктивність квітів та плодів залежно від тривалості періоду освітлення зменшується або збільшується.

Фотоперіодизм – явище географічне, оскільки довжина дня та ночі залежить від широти місцевості. Більшість дослідників рослини довгого дня називають рослинами північними, а рослини короткого дня – південними. Рослини короткого дня проходять цикл розвитку швидше на півдні, ніж на півночі (наприклад, бавовник – у Воронежській області цикл розвитку цієї рослини від проростків та цвітіння проходить 122 дні, на Північному Кавказі – 76 днів, у районі Ташкенту – 42 дні).

## **4.2. Теплова енергія – важливий екологічний фактор**

Розвиток та ріст рослин будь-яких видів починається тільки при певному температурному мінімумі та тривалості позитивних температур. Фактор тепла має велике значення й у географічному розподілі рослин. Являючи собою істотну частину кліматичних умов, він визначає північні та південні межі ареалів, зональну структуру рослинного покриву.

Для рослин усіх видів встановлені три температурні точки існування:

- мінімальна температура;
- оптимальна температура;
- максимальна температура.

Географічний розподіл рослин пов'язаний з географічним розподілом тепла. Нестача тепла спричиняє безлісся тундри арктичної зони та альпійських поясів гір, а також обмежує просування сільськогосподарських культур на північ.

Розрізняють п'ять теплових зон:

1. Тропічна – мінімальна середньорічна температура  $+16^{\circ}\text{C}$ , місячні та річні коливання дуже малі.
2. Субтропічна – період дещо знижених температур триває 1–4 місяців, коливання температури більш значні.
3. Помірно тепла – мінімальна середньорічна температура менша  $+16^{\circ}\text{C}$ , спостерігається яскраво виражений період знижених зимових та підвищених літніх температур.
4. Помірно холодна – середньорічна температура часто менша  $0^{\circ}\text{C}$ , але впродовж 1–4 місяців або в один найтепліший місяць, липень, середня температура більша  $+10^{\circ}\text{C}$ . У холодні періоди вегетація переривається нестачею тепла, однак ще можливе існування деревної рослинності.
5. Холодна полярна – середня липнева температура менша  $+10^{\circ}\text{C}$ , короткий вегетаційний період (безлісся тундри та Арктики).

У кожній тепловій зоні мають місце певні групи рослин. Залежно від теплолюбності Декандоль виділив п'ять груп рослин:

*Мегатерми* – рослини теплого та вологого клімату (тропіки), для проходження повного циклу розвитку яких треба багато тепла та вологи.

*Ксерофіли* – рослини теплого та сухого клімату.

*Мезотерми* – рослини помірно-теплої зони з теплим літом та порівняно теплою зимою, з оптимальною кількістю тепла.

*Мікротерми* – рослини помірно-холодної зони, які розвиваються при порівняно малій, але більшій, ніж геокістотерми, кількості тепла і за умов наявності рівномірної та помірної кількості опадів.

*Гекстотерми* (холодолюбні) – рослини Арктики та альпійських поясів гір, що потребують для проходження повного циклу розвитку незначної кількості світла.

Теплові зони та пояси пов'язані з широтою місцевості. У разі зміни широти на  $1^{\circ}$  температура змінюється на  $0,5^{\circ}\text{C}$ . Не залишається постійною температура в горах – при підйомі на 100 м температура падає приблизно на  $0,5^{\circ}\text{C}$ , тому в горах теж спостерігається поясний розподіл тепла та рослинності. Температури не залишаються постійними на схилах різної експозиції в одній і тій же місцевості – південні схили завжди тепліші північних.

### Тепловий режим рослин

Тепло – найважливіший екологічний фактор і одна з необхідних умов існування рослин. Кількість тепла, що акумулюється Землею, насамперед залежить від променистої енергії Сонця і її трансформації на шляху до Землі.

Тепловий режим рослин характеризується:

- 1) абсолютною кількістю тепла;
- 2) розподілом тепла в просторі;
- 3) розподілом тепла в часі.

Температура не залишається постійною й може значно коливатися. Тільки в небагатьох місцях тропічної зони температура залишається

постійною впродовж року, річні та добові коливання температури тут не більші  $1-5^{\circ}\text{C}$ .

До півночі та півдня від тропіків виділяють теплі та холодні сезони року (зима, весна, осінь, літо). Добові та річні коливання температур зменшуються в напрямку від внутрішніх областей континенту до моря. На південному березі Шотландії впродовж року температура варіює в інтервалі  $+5 - +15^{\circ}\text{C}$ , а в районі Москви на тій же широті від  $15$  до  $+25^{\circ}\text{C}$ .

Річні, сезонні та добові коливання температур зростають по мірі віддалення від тропіків.

Тепловий режим рослин помірних та північних широт періодичний. Пристосованість організмів до періодичних змін тепла називається **термоперіодизм**. Якщо періодичність порушується – відбуваються відхилення від норми розвитку рослин. Наприклад: дослід із томатом продемонстрував, що рослина краще росте при температурі  $+26^{\circ}\text{C}$  вдень та  $+17 - +19^{\circ}\text{C}$  вночі, ніж при цілодобовій температурі рівній  $+26^{\circ}\text{C}$ .

*Оптимальним тепловим режимом* називається режим, при якому протягом усього циклу розвитку рослини температура змінюється так, що всі фізіологічні процеси забезпечуються необхідною кількістю тепла. Нижня та верхня межі тепла при яких нормальний хід фізіологічних процесів у рослини не можливий, мають назви відповідно *мінімуму та максимуму теплового режиму*.

Життя рослин залежить від теплового режиму, але рослина, у свою чергу, також впливає на тепловий режим. Якщо рослини ростуть поодинокі, то цей вплив незначний, у разі утворення рослинами зімкненого покриву – вплив виявляється доволі істотним (наприклад, коли іній укриває листя деревних та трав'янистих рослин, температура під їх покривом виявляється нижчою за ноль). На зміну теплового режиму впливає густота рослинного покриву, розміри та форма рослини.

### **Верхні та нижні межі рослинного життя**

У процесі еволюції рослини добре адаптувалися до впливу низьких та високих температур, однак такі пристосування не досить досконалі, тому крайні екстремальні температури можуть викликати ті або інші пошкодження, а також загибель рослини. Залежність від температури окремих фізіологічних процесів, які відбуваються у вищих рослинах (ріст, фотосинтез, дихання тощо) різна, а кардинальні точки цих процесів зазвичай не збігаються, тому в природі, у природних місцях існування не можна судити про загальний розвиток рослин за окремими фізіологічними процесами.

Низькі межі життя характерні для рослин, здатних переходити в анабіоз (*анабіоз* – це стан глибокого спокою, при якому всі життєві процеси дуже уповільнюються або припиняються, але здатність повернення організму в діяльний стан при підвищенні температури не втрачається). Спори деяких рослин проростають після тривалого перебування в температурі рідкого повітря ( $t = -190^{\circ}\text{C}$ ). Древа Сибірської півночі добре витримують суворі

зими ( $t = -60^{\circ}\text{C}$ ), промерзаючи навскрізь. У арктичній зоні деякі водорості розмножуються за умов  $t = -1,8^{\circ}\text{C}$ . Верхні температурні межі в більшості вищих рослин не перевищують  $50^{\circ}\text{C}$ . При незначних підвищеннях температури вище  $50^{\circ}\text{C}$  спостерігаються опіки рослин – місцеві відмирання тканин.

Стосовно здатності рослин витримувати температурні коливання в екології існують такі поняття:

1. *Холодостійкість* – здатність рослини тривалий час витримувати низькі, але плюсові температури (від  $+1$  до  $+10^{\circ}\text{C}$ ).

2. *Морозостійкість* – стійкість рослин до температур, нижчих за  $0^{\circ}\text{C}$ .

Холодостійкість та морозостійкість властива рослинам помірної смуги. Тропічні та субтропічні рослини, які не відчувають впливу низьких температур ушкоджуються або відмирають при температурі, яка не суттєво відрізняється від  $0^{\circ}\text{C}$ . Холодостійкість рослин залежить від зовнішніх умов. Вона підсилюється при внесенні калійних добрив, підвищенні вологості повітря, покращенні освітлення тощо. Стійкість рослин до холоду залежить від стадій онтогенезу, крім того, різні органи рослин в один і той же час відрізняються за стійкістю (найбільш чутливі до холоду гінецеї, квіти чутливіші плодів та листя, листя та корені – стебел).

3. *Жаростійкість* – здатність рослин витримувати високі температури і не ушкоджуватись. Жаростійкість рослин у значному ступені залежить від тривалості дії високих температур – їх короточасний вплив може бути таким же згубним, як і тривалий вплив менш високих температур. За ступенем жаростійкості розрізняють три групи рослин:

1) *нежаростійкі* – здатні ефективно знижувати свою температуру за рахунок транспірації (сюди належать здебільшого м'яколисті наземні рослини);

2) *жаровитривалі* – рослини сухих, сонячних місцезростань, які іноді можуть витримувати короточасне нагрівання до  $60^{\circ}\text{C}$ ;

3) *жаростійкі* – головним чином нижчі рослини (термофільні бактерії та синьозелені водорості).

Найбільш жаростійким є насіння, спори та сплячі бруньки. Спори деяких рослин можуть витримувати тривале кип'ятіння ( $t = 100^{\circ}\text{C}$ ), але незначне підвищення температури, порівняно оптимального показника для даного виду, після їх проростання веде до загибелі. Рослини пустель (верблюжа колючка), можуть витримувати температури  $t = +60 - +70^{\circ}\text{C}$ , водорості гарячих джерел живуть при  $t = +70 - +90^{\circ}\text{C}$  та більше. Дуже небезпечними для рослин є тривалий перегрів, різка зміна температури. Поступова зміна температури переноситься рослинами з меншими пошкодженнями. Для багатьох рослин установлені верхні та нижні теплові межі.

### **Фактори, які збільшують витривалість рослин щодо високих та низьких температур**

*Шкідливий вплив високих температур* на рослини усувається або зменшується завдяки:

- наявності транспірації, яка зменшує нагрівання рослин;
- здатності хлорофілу зелених частин рослин не поглинати найбільш гарячі теплові інфрачервоні промені;
- накопиченню в клітинах рослин солей, які підвищують температуру звертання плазми;

*Шкідливий вплив низьких температур* усувається завдяки тому, що в клітинному соці рослини накопичуються цукор та жирові речовини, які знижують температуру замерзання клітинного соку.

### **Методи визначення теплових меж поширення рослин**

Перші спроби визначення теплових меж для рослин були здійснені в XIX ст. Грізебах запропонував пов'язувати межі поширення рослин із річними ізотермами. Вважалося, що північна межа поширення дуба звичайного пов'язана з річною ізотермою  $+3^{\circ}\text{C}$ . Пізніше стали використовувати середню температуру вегетаційного періоду. Вважалося, що вирощування винограду можливе в місцевостях із середньою температурою вегетаційного періоду  $+15^{\circ}\text{C}$ .

Поширення рослин пов'язували із середньорічною температурою, але вже в 1866 р. Грізебах вказував, що важливі не середні річні температури, а зміна температур впродовж року. У різних місцевостях середні температури (Астрахань, Архангельськ) можуть бути однакові, а амплітуди коливань температур різні, що вносить корективи в склад та стан рослинності.

Пізніше було запропоновано метод виміру тепла для рослин у вигляді кількості днів із середньою температурою не нижче ефективної, достатньої для росту рослин. Так, бук росте в областях, де 210 днів характеризуються середньою температурою не менше  $+5^{\circ}\text{C}$ , для яблуні таких днів потрібно 150; для ялини – 100. При одній і тій же ефективній температурі, зими в різних районах можуть бути різні, а це виключає існування багатьох видів рослин.

У середині XIX ст. Буссенго запропонував метод додавання температур за час проходження будь-якої фази розвитку або всього періоду річного росту. Цей метод у різних варіаціях застосовують і зараз. Так, якщо від появи проростків до цвітіння пройшло 20 днів, а середня температура за ці 20 днів була  $+10^{\circ}\text{C}$ , то сума температур, необхідних для настання цвітіння дорівнює  $200^{\circ}\text{C}$ . Недоліки цього методу: а) важко визначити початок фази; б) сума середніх температур не є показником кількості тепла; в) не враховується температура ґрунту та інші екологічні фактори. Крім того, зараз додаються не середні температури, а перевищення середніх температур над середньою мінімальною.

### **Тепловий режим ґрунту**

Екологічне значення теплових властивостей ґрунту дуже важливе. Від температури ґрунту залежать надходження води в корені рослин, мінеральне живлення, ріст та дихання коренів, процеси розкладання та гуміфікації рослинних залишків, структуроутворення, переміщення води в ґрунті тощо. Тепловий режим ґрунту залежить від теплового режиму атмосфери, рослинності й властивостей самого ґрунту: механічного складу, вологості,

положення відносно рельєфу. Глинисті ґрунти холодніші піщаних, вологі – холодніші сухих, ґрунти, вкриті рослинністю, – холодніші оголених. Як правило, ґрунти прохолодніші, ніж приґрунтове повітря, чим глибше – тим температура ґрунту рівніша. На глибині 1 м добові коливання температури спрямовані до нуля. Різницю між температурою повітря, оточуючого рослину, й температурою корененасиченого шару ґрунту називають *температурним градієнтом теплового режиму* середовища існування рослини.

### **4.3. Повітря як екологічний фактор**

Атмосфера як певна оболонка Землі вкрай важлива для життя. Вона упереджає різкі коливання температури та надходження ультрафіолетового випромінювання, є джерелом забезпечення рослин вуглекислим газом для фотосинтезу та киснем для дихання, впливає опосередковано на рослини, змінюючи розподіл температур та світла, слугує середовищем для розподілу пилку, спор, насіння та плодів. Для рослин екологічне значення має не тільки атмосферне повітря, а й ґрунтове.

Абсолютно сухе повітря містить 78 % N, 21 % O<sub>2</sub>, менше 1 % Ar, 0,03 % CO<sub>2</sub>, сліди H<sub>2</sub>, крім того, присутні непостійні домішки повітря: аміак, двоокис сірки – SO<sub>2</sub>, газоподібні ароматичні виділення рослин тощо.

Основні властивості повітря: вологість, прозорість, вміст пилу та переміщення – вітер. Вологість повітря і вітер зумовлені географічним розподілом тепла в атмосфері. Повітря приморських областей вологіше континентального, північні широти, тропіки, високогір'я мають більш вологе повітря, ніж середні широти та висоти.

#### **Екологічне значення газового складу повітря**

Звичайна кількість вільного азоту в атмосфері – 78,06 % за об'ємом або 75,5 % за масою від загального складу повітря. Хоча азот переважає над усіма іншими газами, його кількість в атмосфері складає лише 2 % від усього азоту Землі. Вільний азот постійно надходить у нижні та більш високі шари літосфери з кори вивітрювання і надр Землі під час вулканічних вивержень, із розплавлених силікатних магм, гарячих джерел, багато азоту в газах, які утворюються під час гниття органічних залишків. Азот повітря безпосереднього впливу на вищі рослини не чинить, оскільки вищі рослини не засвоюють газоподібний азот. Ця сполука засвоюється тільки деякими нижчими рослинами, бульбочковими бактеріями, деякими синьо-зеленими водоростями та ін. Нижчі рослини засвоюють азот, зв'язують його в органічні сполуки свого тіла. Після загибелі нижчих рослин ця органічна речовина мінералізується до солей азоту (нітриту, нітрату, аміачні сполуки), які доступні вищим рослинам.

Найбільш екологічними газами є O<sub>2</sub> та CO<sub>2</sub>. *Кисень* необхідний для дихання рослини, *вуглекислий газ* – для синтезу органічної речовини тіла рослини.

Кисню в повітрі багато, тому найбільші коливання вмісту кисню в повітрі для рослин значення не мають. Вільний кисень підтримує життя, але й сам є продуктом життєдіяльності. Майже весь кисень атмосфери має біологічне походження – в атмосфері планети він з'явився завдяки фотосинтезу в зелених, автотрофних рослинах. Вуглекислий газ міститься в повітрі в невеликій кількості, тому навіть незначні його коливання вуглекислого газу у повітрі можуть істотно впливати на перебіг процесів фотосинтезу.

Джерела  $\text{CO}_2$  у повітрі:

- 1) виверження вулканів;
- 2) виділення із гарячих джерел;
- 3) виділення при диханні рослин;
- 4) виділення з ґрунту в процесі діяльності ґрунтових мікроорганізмів, які мінералізують тваринні та рослинні залишки.

Процес виділення  $\text{CO}_2$  ґрунтом називають «*диханням ґрунту*». Цей процес відбувається енергійніше в теплі та вологі періоди року. Більше виділяється вуглекислого газу з ґрунту, збагаченого гумусом. Співвідношення між кількістю  $\text{CO}_2$ , який використовується в процесі фотосинтезу та «дихання ґрунту», визначає добові та сезонні коливання концентрації  $\text{CO}_2$  навколо рослин. На початку літа, у розпалі фотосинтетичної діяльності рослин, кількість  $\text{CO}_2$  навколо рослин нижча норми. До осені, коли фотосинтез гальмується, а «дихання ґрунту» інтенсивне, кількість  $\text{CO}_2$  у повітрі навколо рослин збільшується. Якщо ґрунт виділяє більше  $\text{CO}_2$ , ніж потрібно рослинам, то нестача вуглекислого газу для рослин поповнюється  $\text{CO}_2$  з атмосфери та води океанів, яка містить  $\text{CO}_2$  у декілька разів більше, ніж атмосфера. Коливання  $\text{CO}_2$  навколо рослин у повітрі помітно впливають на інтенсивність фотосинтезу. Установлено, що у світлолюбних рослин інтенсивність фотосинтезу більше залежить від  $\text{CO}_2$ , ніж від інтенсивності світла, у тіньових рослин – виключно від концентрації  $\text{CO}_2$ .

При збільшенні кількості  $\text{CO}_2$  інтенсивність фотосинтезу зростає до деякої межі. Якщо концентрація  $\text{CO}_2$  більше 0,12 %, інтенсивність фотосинтезу гальмується, оскільки надмірна концентрація  $\text{CO}_2$  призводить до отруєння рослин. Біля поверхні ґрунту концентрація  $\text{CO}_2$  завжди підвищена, тому приземисті рослини отримують посилене повітряне живлення, яке в лісі часто компенсує нестачу світла.

У лісових рослинних угрупованнях відбувається помітне накопичення  $\text{CO}_2$ . У лісах ґрунти «дихають» енергійніше –  $\text{CO}_2$  виділяється коренями, стовбурами, кронами дерев. У полі, на луках вміст  $\text{CO}_2$  швидко вирівнюється під впливом дії вітру. Посилення фотосинтезу та росту при збільшенні  $\text{CO}_2$  зумовлене удобренням рослин вуглекислою. У штучних насадженнях (парниках, теплицях) з метою інтенсифікації фотосинтезу розпиляють вуглекислоту у вигляді розчину в повітрі над ґрунтом.

У складі атмосфери крім постійних компонентів містяться й непостійні, змінні її частини: димові гази, пил тощо. Основним джерелом димових газів є



кам'яне вугілля, яке спалюють у пічах, та інші палива. Особливо шкідливими вважаються саме газоподібні інгредієнти промислових димів: SO<sub>2</sub>, F, HF, NO<sub>2</sub>. Більшість із них викликають у рослин опіки, а при високих концентраціях – загибель. Під впливом шкідливих газів порушуються найважливіші фізіологічні функції та біохімічні процеси, унаслідок чого послаблюються ріст та розвиток, знижується життєздатність, продуктивність. Дими та газів змінюють кліматичні характеристики місцезростань. Не менш важливу роль відіграють тверді компоненти відходів – пил та сажа.

Вивчаючи дію шкідливих газів на рослини, необхідно розрізняти поняття „чутливість“ та „стійкість“. Вважається, що рослини, чутливі до впливу газів, є найменш стійкими до них, а газостійкі рослини – нечутливі.

*Газочутливість* – швидкість та ступінь прояву в рослин патологічної реакції під дією газу. *Газостійкість* – здатність рослин в умовах забрудненої атмосфери зберігати свою життєздатність без зниження росту та розмноження завдяки реакції фізіологічних та біологічних особливостей.

Виділяють різні форми газостійкості рослин:

- анатомічна (пов'язана з особливостями анатомічної будови рослини, які запобігають проникненню газів);
- фізіологічна (базується на особливостях інтенсивності взаємодії внутрішніх тканин із навколишнім повітрям);
- біохімічна (виключає руйнування ферментативних систем та обміну речовин);
- габітуальна (зменшує можливості контакту листя та квіток із токсичними газами – висота надземних частин, галуження крони, утворення сланцевих, подушкоподібних форм);
- феноритмічна (виділяється за ознакою незбігу в часі впливу газу та критичних періодів вегетації (наприклад, ранньовесняних));
- анабіотична (пов'язана зі станом спокою рослин узимку або в літній період посухи);
- регенераційна (зумовлена здатністю пагонів до повторного утворення листя, розвитку нових пагонів);
- популяційна (залежить від поліморфізму вікових станів популяції);
- фітоценотична (набуває значення у зв'язку з вертикальною та горизонтальною неоднорідністю фітоценозу, що запобігає проникненню газів).

Ураховуючи ступінь газостійкості, вченими запропонований список деревних порід для озеленення в межах різних зон та ступенів ураження:

- для зони *сильного ураження* (у радіусі до 500 м від джерела викидів шкідливих газів) – тополі – канадська та бальзамічна, липа дрібнолиста, клен ясенелистий, бузина, бруслина;
- для зони *помірного ураження* (від 500 до 2000 м від джерела газів) – береза пухнаста, в'яз, клени татарський та гостролистий, верба козяча, туя, горобина, черемха, жовта акація, ліщина та всі рослини з попередньої групи;
- для зони *слабкого ураження* (від 2000 до 4000 м від джерела шкідливих газів) – дуб, ялина, сосна, модрина та рослини попередніх груп.

Важливе екологічне значення мають *сірчаний газ*, або *двоокис сірки* ( $SO_2$ ), що у великій кількості міститься в повітрі міст, промислових центрів. Сірчаний газ потрапляє в клітини рослин, підкислює їх вміст і, таким чином, порушує діяльність ферментів, обмін речовин, викликає звертання колоїдів плазми. Різні види рослин неоднаково реагують на двоокис сірки – настовбурні лишайники не витримують слідів  $SO_2$  зовсім і тому часто виступають індикаторами забруднення повітря цією речовиною. Трав'янисті рослини більш витривалі до забруднення повітря  $SO_2$ , ніж деревні.

*Аміак* ( $NH_3$ ) відіграє позитивну роль, поєднуючись із водяними парами, потрапляє з опадами в ґрунт і служить джерелом азоту.

### **Виділення рослин**

Рослини в процесі життєдіяльності виділяють своїми органами (листями, квітами та плодами) різні газоподібні сполуки та ефірні олії.

*Ефірні олії* являють собою різні суміші близьких сполук, склад яких залежить від виду та віку рослини, а також від сукупності факторів навколишнього середовища, зазвичай це аліциклічні та аліфатичні терпени, продукти їх окиснення або відновлення (спирти, кетони, альдегіди). Крім ефірних олій рослини продукують фітонциди, етилен та ряд інших газоподібних сполук.

*Фітонциди* – леткі органічні сполуки у вигляді ефірних олій. Екологічне значення фітонцидів було відкрите в минулому сторіччі Фокінім. Фітонциди можуть вбивати деякі мікроорганізми. Фітонциди, які виділяє одна рослина, можуть виступати стимуляторами росту сусідніх рослин. Прикладами фітонцидів є виділення цибулі, часнику, квіткових рослин тощо.

Існує багато відомостей про леткі та рідкі речовини, які виділяються плодами та насінням і гальмують проростання насіння, затримують ріст стебел та коріння. Гальмують проростання насіння амінокислоти, насичені ароматичні кислоти (корична, кадова та федулова), альдегіди (бензальдегід, саліциловий і коричний альдегід тощо), насичені лактони (скополетин, кумарин тощо). Крім речовин, які гальмують ріст, рослини продукують стимулятори, що прискорюють ріст та розвиток рослинних організмів (ауксини, гібереліни, каніни). Численними дослідженнями доведено, що більша кількість інгібіторів росту при зменшенні їх концентрації та тривалості дії перетворюються на стимулятори росту і, навпаки, стимулятори при підвищенні їх концентрації стають інгібіторами росту рослин.

### **Фізичні властивості повітря та їх екологічне значення**

Серед фізичних властивостей повітря слід відмітити прозорість і рух.

*Прозорість повітря* пов'язана з наявністю парів води та пилу в повітрі. Водяні пари змінюють інтенсивність освітлення рослини, якісний склад світла. Водяні пари поглинають інфрачервоне випромінювання. Пил повітря осідає на листі та зменшує інтенсивність фотосинтезу, утруднює дихання рослин. У степовій зоні можуть відбуватися пилові бурі, які зменшують сонячне освітлення, пил під час опадів осідає на поля та губить паростки.

*Вітер – рух повітря.* Рух повітря присутній навіть у безвітряну погоду. Як результат різних температур верхнього та нижнього шару повітря відбувається конвекційне переміщення повітряних мас. Наприклад, уночі повітря над лісом охолоджується швидше, ніж над галявиною, і за таких умов поширення отримує низхідний потік повітря. Холодне повітря над лісом спрямовується вниз на галявину, як більш важке. Вітер – важливий екологічний фактор. За сприяння вітру відбувається запилення великої кількості рослин, переносяться спори, плоди, насіння. Вітер спричиняє ламання дерев (бурелом) – звільняє дерева від мертвих гілок, вириває дерева з коренем (вітровал), усуваючи таким чином слабкі, хворі та нежиттєздатні рослини з лісових біогеоценозів.

Вітер є елементом клімату і його творцем, який змінює температуру та вологість повітря. Зміни температури та вологості повітря приводять до зміни транспірації рослин. Вітер усуває скупчення водяних парів поблизу продихів листка, посилюючи транспірацію, і прискорює підйом води та мінеральних солей у рослину до листя (вітер невеликої сили  $\approx 0,3$  м/с збільшує транспірацію у три рази). Суховії можуть настільки збільшити транспірацію, що корені не встигатимуть постачати воду в листя й рослина загине. Якщо суховії діють на рослину в період формування генеративних органів або цвітіння, спостерігається слабкий розвиток квітів, їх малочисельність та малий розмір, таке явище має назву «захват».

Вітер завдає механічні ушкодження рослинам. Коливаючись від вітру рослини оббивають листя сусіднім особинам. Вітер висушує ґрунт, викликає вітрову ерозію ґрунтів, виносить родючий ґрунт із полів на одних ділянках й утворює наноси ґрунтів на інших, де рослини під шаром ґрунту гинуть. На піщаних ґрунтах вітер утворює рухомі бархани й дюни, які насуваються на культурні землі, ліси, поселення. Негативний вплив вітру послаблюється завдяки насадженню рослин, з метою утримання вологи на полях і закріплення рухомих ґрунтів, у лісових смугах та масивах (швидкість вітру в сосновому лісі складає 40 % від його швидкості над кронами).

#### **4.4. Вода як екологічний фактор. Роль води в житті рослин**

Вода – найважливіший екологічний фактор для всього живого на Землі. Для процесів обміну речовин із середовищем необхідна участь води як розчинника, рослини засвоюють мінеральні речовини у вигляді водних розчинів. Тіло живої рослини на 50–98 % складається з води. Вода є необхідною умовою здійснення фотосинтезу. Вона виступає в ролі терморегулятора: у процесі перегріву рослини посилюється транспірація, яка рятує рослину.

Головним джерелом води для наземних рослин виступають атмосферні опади. Забезпеченість рослинного покриву вологою залежить у першу чергу від загальнокліматичної характеристики місцевості. Для оцінки вологозабезпеченості рослин важливим є співвідношення опадів та випарюваності (сумарного річного випаровування з вільної водної поверхні), що неоднакове в різних районах земної кулі. Області, у яких ця величина перевищує річну

суму опадів, відносять до *аридних* (сухі, посушливі) – тут рослини відчують нестачу вологи впродовж більшої частини вегетаційного періоду. Області, де рослини достатньо забезпечені вологою, називають *гумідними* (вологими). Межа між аридними та гумідними місцями існування досить умовна, тому іноді виділяють перехідні – *семіаридні* місця існування (напіваридні), у випадку вкрай посушливих районів говорять про *екстрааридні* умови.

### Форми води та її стан у природі

Вода в природі знаходиться в трьох агрегатних станах: твердому, рідкому та газоподібному. При температурі 0–100<sup>0</sup> С вода – рідина, вище 100<sup>0</sup> С – пара, нижче 0<sup>0</sup> С – лід. Форми води в природі – туман, роса, іній, паморозь, сніг, град та ін.

*Сніг* – захищає рослини від холоду, є джерелом вологи, поповнює запаси води в ґрунтах навесні. Негативне значення – під снігом іноді відбувається випрівання рослин, значна кількість снігу в лісах викликає сніголами.

*Лід* – часто виступає як шкідливий фактор. Під льодяною кіркою в ожеледь від задухи та низьких температур гинуть посіви озимих культур та дикорослі трави. Льодяні покриви (ожеледь), які утворюються під час різкого похолодання в дощову погоду на гілках завдають механічні ушкодження рослинам.

*Град* – ушкоджує рослини механічним шляхом.

*Дощ* – найважливіша форма атмосферних опадів, джерело вологи для рослин. Найбільш сприятливими для рослин є дощі у вигляді моросі. Сильні зливи дають багато вологи, але вона не встигає просочитися в товщу ґрунту, що спричиняє водну ерозію ґрунтів. Дощі та сніг приносять з атмосфери солі азотної кислоти, мінеральний пил. З дощами та снігом на 1 га ґрунту надходить 10–11 кг азотистих сполук на рік. Негативний вплив дощу полягає в тому, що в промислових районах він приносить сірчаний газ та отруює ґрунт.

*Роса* – джерело води та терморегулятор. Роса зменшує охолодження листя, оскільки при конденсації парів виділяється тепло. За вегетаційний період на 1 га у вигляді роси надходить до 30 мм вологи.

*Туман і Хмари* – впливають на сонячний і тепловий режим оточуючого рослини середовища та вологість повітря.

Повітря характеризується абсолютною та відносною вологістю.

*Абсолютна вологість* ( $e$ ) – це кількість парів, яка міститься в даний момент в атмосфері.

*Відносна вологість* ( $e_1$ ) – це відношення абсолютної вологості до кількості парів ( $E$ ) води в повітрі, необхідних для насичення того ж простору:

$$e_1 = e / E$$

*Дефіцит вологості* ( $D$ ) – важлива величина в екології, чим більший  $D$ , тим інтенсивніше відбувається транспірація:

$$D = E - e.$$

Середньорічна відносна вологість на крайній півночі СНД 80–90 %, у пустелях Середньої Азії – 50 %.

Атмосферна волога по території континенту розподіляється нерівномірно. Найменша кількість опадів у СНД випадає на крайньому північному сході Сибіру (100 – 200 мм), у степових південно-східних районах (250 мм), найбільша кількість – на території південно-західного Закавказзя (до 2 400 мм). У більшій частині лісової смуги на території Європейської частини СНД кількість опадів становить близько 500 – 600 мм.

### Вода у ґрунті

Джерелами води в ґрунті є ґрунтові води та атмосферні опади. Ґрунтова вода міститься в порах ґрунту, частка яких складає 30–60 % від загального об'єму ґрунту. Пори можуть бути повністю заповнені водою, однак здебільшого вода займає лише частину порового простору, інша частина заповнена повітрям, яке містить воду в пароподібному стані.

Розрізняють такі форми води в ґрунті:

I. *Пароподібна вода* завжди міститься в ґрунтовому повітрі, яке зазвичай насичене парами води до 100 %, але при цьому її кількість у ґрунті незначна і ця вода практично не відіграє ролі в водозабезпеченні рослин.

II. *Хімічно зв'язана* (входить у склад мінералів ґрунту) та *кристалізаційна вода* недоступні рослинам.

III. *Фізично зв'язана вода*. Завдяки своїм фізико-хімічним властивостям молекули води легко та міцно сорбуються поверхнею дисперсних часток ґрунту, утворюючи плівку. Фізично зв'язану воду ділять на *цільнозв'язану* (*гігроскопічну*) та *нецільнозв'язану* (*плівчасту*) воду:

Гігроскопічна вода – фізіологічно недоступна рослині, вона утримується на поверхні часток дуже міцно. Коли в ґрунті залишається лише гігроскопічна вода, рослина в'яне. У піщаних ґрунтах міститься 1–2 % гігроскопічної вологи, у глинистих і торф'яних – до 50 %.

Плівчаста вода здатна переміщатися в ґрунті з незначною швидкістю і обмежено доступна рослинам. Усмоктувальна сила коренів рослин дозволяє їм всисати воду, але запас плівчастої вологи використовується швидше, ніж вона відновлюється за рахунок переміщення до поглинаючих коренів.

*Капілярна вода* заповнює найтонші капіляри в ґрунті. У процесі випаровування води з поверхні ґрунту утворює висхідну течію води в ґрунті. Під дією сил тяжіння ця вода не переміщується вниз, а утримується силами капілярного натягнення. Ця вода доступна для рослин.

*Вільна вода* здатна до вертикального переміщення під дією сил тяжіння, вона має високі розчинні властивості, у ній переміщуються в розчинному стані солі та колоїдні розчини. Велика кількість вільної води викликає надлишкове зволоження, заболочування, розвиток глейових процесів. Вільну воду поділяють на гравітаційну, ґрунтову, поверхневу вільну та у вигляді льоду.

*Гравітаційна волога* під дією сил тяжіння виходить з корененасиченого шару ґрунту, переміщуючись униз. Ця вода легко засвоюється рослинами

тоді, коли вона міститься в корененасиченому шарі ґрунту. Гравітаційна вода займає широкі проміжки між ґрунтовими частками.

*Ґрунтова вода* утворюється при заповненні всієї скважності ґрунту вільною водою або під тиском підземних вод. За умов високого рівня або високого капілярного підняття ґрунтових вод можуть розвиватися анаеробні процеси, а в аридному кліматі при тривалому випаровуванні з поверхні в ґрунтах відбувається засолення.

*Поверхнева вільна вода* стікає по схилу в тому випадку, коли приплив води перевищує швидкість її всисання. Недоступною для рослин є вода у формі льоду.

Гравітаційна та капілярна волога також не завжди доступні рослині, що обмежується факторами, які змінюють всисну діяльність коренів: низька температура коренів, кислотність ґрунтового розчину, велика концентрація солей, кількість кисню тощо.

### **Надходження води в наземні рослини**

Більшість рослин поглинають воду кореневою системою. Деякі рослини поглинають воду всією поверхнею тіла (наприклад лишайники та мохи). Слань лишайника миттєво всисає воду й росте, але як тільки настає посушливий період лишайники швидко висихають та впадають в анабіоз. Багато води поглинають сфагнові мохи. Сфагнові мохи можуть поглинати у 16 – 26 разів більше води, ніж їх суха вага. Легко всисають воду й швидко висихають водорості, які живуть на поверхні ґрунту, стовбурах дерев. Такі рослини, як епіфіти, що живуть на стовбурах та гілках дерев, засвоюють воду не тільки коренями, а й листками.

Кореневі системи наземних рослин за типом галуження діляться на два види: 1) екстенсивні та 2) інтенсивні.

*Екстенсивною (стрижневою)* системою називається система з добре сформованим головним коренем та бічними розгалуженими коренями, які охоплюють великий обсяг ґрунту, на одиницю обсягу ґрунту загальна довжина коренів невелика. Рослини з такою кореневою системою ростуть на сухих ґрунтах.

*Інтенсивна (мичкувата)* коренева система утворена великою кількістю додаткових коренів, оскільки головний корінь із бічними розвинений слабо або зовсім відмирає. Така коренева система охоплює невеликий обсяг ґрунту, але густо пронизує ґрунт дуже розгалуженим корінням.

Різкої межі між цими системами немає, але зміна типів галуження систем свідчить про зміну умов існування рослин. При зменшенні вологи інтенсивна коренева система стає екстенсивною.

### **Водний режим наземних рослин**

Водний режим наземних рослин визначається двома процесами: отримання води рослинами за допомогою коренів і втрата води в процесі транспірації. Вода, що проходить крізь рослину йде на синтез рослинної маси (близько 0,5 % споживаної води), на заміщення води, яка випаровується, та підтримання тургору. Кількість води, яка використовується на утворення 1 г

рослинної маси, має назву *транспіраційний коефіцієнт*. Транспіраційний коефіцієнт не є постійним для рослин одного й того ж виду. Транспіраційний коефіцієнт змінюється зі зміною клімату, ґрунту та фази розвитку рослини. Один сорт пшениці під м. Санкт-Петербургу потребує 237 г води на утворення 1 г рослинної маси, у Саратові – 349 г, у степовому Заволжжі – 464 г.

Водний режим рослин характеризується *коефіцієнтом зав'ядання*. Рослини можуть потерпати від нестачі вологи – засухи. Засуха може бути атмосферна та ґрунтова. *Атмосферна засуха* пов'язана із сухістю повітря. Вона викликає «захват», руйнує хлорофіл, посилює транспірацію до такого ступеня, що корені не встигають поповнювати запаси води в рослині. *Ґрунтова засуха* виражається в значному зменшенні кількості води, доступної рослинам. Розрізняють фізичну та фізіологічну ґрунтову засуху.

Фізична ґрунтова засуха з'являється в результаті атмосферної (відсутність опадів) засухи. Гравітаційна та капілярна вода використовується рослинами повністю й залишається лише недоступна – гігроскопічна.

Фізіологічна засуха може виникати у вологих умовах і на вологих ґрунтах. Наприклад, унаслідок різкого зниження температури ґрунту порушується діяльність коренів, фізично недоступну воду корені поглинати не здатні, тому настає фізіологічна засуха.

Кількість води, доступної рослині знаходять методом визначення зав'ядання. Рослину-тест вирощують у невеликій ємкості. Коли рослина добре розвинеться, припиняють полив і залишають її в тіні до зав'ядання. Кількість води, яка залишилася в ґрунті до моменту зав'ядання рослини, називають коефіцієнтом зав'ядання або мертвим запасом. Коефіцієнт зав'ядання для однієї й тієї ж рослини варіює залежно від виду ґрунту, на пісках він дорівнює 1 %, на важких глинистих ґрунтах – 17 %.

### **Класифікація рослин стосовно водного режиму**

Рослини суші, вкорінені в ґрунті, воду, що надходить у корені, проводять у транспіраційні органи та втрачають її в процесі транспірації. Водний режим рослин полягає в тому, щоб зводити баланс між отриманням води та її витрачанням (водообмін).

Залежно від водного режиму рослини ділять на три групи:

*I. Гігрофіти* – рослини вологих місцезростань (рослини боліт, берегів рік та озер, старих та вологих луків і лісів). Гігрофіти не витримують водного дефіциту й не пристосовані до обмеження використання води. Ця група ділиться на дві підгрупи: *гідрофіти* – наземні рослини, які вкорінюються на дні водойми. Види квіткових рослин, у яких вторинний зв'язок з водою проявляється найбільш повно – *гідатофіти*, – це рослини, тіло яких повністю занурене в воду, коренева система редукована, поглинання води й солей здійснюється всією поверхнею рослини. Розрізняють гігрофіти:

- *тіньові* – ростуть у приземному вологому ярусі тінистих лісів різних кліматичних зон. Існування в умовах постійної високої вологості повітря визначає незначну стійкість таких рослин до посух. Для цих форм

характерний розвиток водяних продихів, які виділяють крапельно-рідинну вологу.

- світлові – ростуть на відкритих місцях, але в умовах високої вологості повітря й ґрунту (папірус, рис, росянка тощо), і від тіньових відрізняються більш ефективною транспірацією.

Серед біотопів зі стійкою високою вологістю значна кількість рослинних видів належить до категорії пойкилогідричних. Вміст кількості води в тканинах таких рослин дуже мінливий і залежить від вологості середовища. Вологообмін відбувається крізь поверхню тіла. При висиханні рослина переходить у стан заціпеніння. Така особливість дає можливість заселення біотопів, у яких висока вологість має місце лише сезонно, змінюючись тривалими періодами посухи. До пойкилогідричних рослин належать: нижчі (зелені водорості) та вищі (деякі мохи, папороті, вторинно – окремі види квіткових рослин) рослини.

Вищі рослини, у переважній більшості відносять до *гомойогідричних* форм, здатних підтримувати певне співвідношення тиску цитоплазми та навколишнього середовища або відносну стабільність обводнення тканин. Регуляція осмотичного клітинного тиску може досягатися або пристосуваннями кореневої системи, які забезпечують постійне надходження води, або шляхом обмеження транспірації. Особливе значення має запасання води в клітинах і на рівні всього організму. Рослин цієї групи існують у водному середовищі (тростина, латаття, глечики).

Через нестачу кисню рослини гігро- та гідатофіти мають такі особливості будови:

- довгі тонкі стебла, великі листові пластинки;
- добре виражена система аеренхіми;
- великі повітряні порожнини в листях;
- на поверхні листя багато продихів, потрібних для інтенсивного газообміну;
- корені в плаваючих рослин розвинені слабо, потужні корені присутні тільки в рослин, які прикріплюються до дна водойми;
- інтенсивне вегетативне розмноження, якому сприяє низька температура водного середовища;
- водні рослин часто вкриті слизом, який захищає їх від вилугування, вимивання солей;
- для водних рослин характерна *гетерофілія* або різнолистість. Різна кількість продихів на плаваючому та зануреному листі;
- осмотичний тиск рослин гідрофітів та гідатофітів дорівнює 10 – 15 атм;
- слабо розвинена механічна та провідна тканина;
- рослинам цієї групи притаманна *інкрустація* – на окремих частинах тіла відкладається  $\text{CaCO}_3$ .

У зв'язку з пристосуванням рослин до місць існування з надлишковою кількістю води рослини мають такі ознаки:

- великі й широкі листки;
- неглибока коренева система;
- листя та стебла пронизані повітряними порожнинами;



- слабо розвинена механічна тканина;
- осмотичний тиск 9 – 12 атм.

*II. Ксерофіти* – рослини сухих місцезростань, здатні витримувати тривалу атмосферну та ґрунтову посуху, залишаючись фізіологічно активними. Рослини цієї групи здатні переносити сухість повітря та ґрунту. Місце існування – степи, напівпустелі, пустелі, жорстколисті вічнозелені ліси, сухі біотопи типу піщаних дюн, добре прогрітих схилів тощо. Здатність таких рослин в активному стані виживати в несприятливих для інших рослин умовах недостатнього зволоження визначається набором специфічних адаптацій. За характером пристосування до сухих умов середовища рослини-ксерофіти розділяють на два основних типи: сукуленти та склерофіти.

*Сукуленти* у своїх пристосуваннях до дефіциту вологи виходять з принципу запасання. Завдяки складному комплексу адаптацій сукулентам притаманне найефективніше використання води серед усіх рослин. Сукуленти – соковиті, м'ясисті, здебільшого багаторічні рослини. Представники: кактуси, опунції, агави, алоє, деякі молочаї.

Сукуленти мають соковите товсте стебло, гілки, якщо вони присутні, мають таку ж форму як і стебло, листки перетворені на колючки. У листовидних сукулентів товсті соковиті листки (алоє). Воду сукуленти віддають повільно, витрачають економно. Використання глибокої ґрунтової вологи для сукулентів не доступне з причини низького осмотичного тиску клітинного соку (близько 3 – 8 атм). Корені сукулентів поверхневі, розкидисті, гіллясті, всисання води відбувається з верхніх шарів ґрунту. У деяких видів сукулентів запасання води відбувається в коренях. Крім морфологічних пристосувань, запасання великої кількості води визначається деякими фізіологічними властивостями. Так, у кактусів у клітинному соці міститься багато цукрів-пентоз, які підвищують його водоутримувальну силу.

Використання водних запасів сукулентами відбувається дуже повільно. Цьому сприяє досить економне виведення води випаровуванням. Для багатьох видів характерна редукція листків, перетворення їх на колючки. Поверхня листків або стебел (у видів із редукованим листям) вкрита потужною кутикулою, часто наявний восковий шар або густе опушення, що скорочує кутикулярне випаровування. Продихи занурені, відкриваються в щілини, де утримується волога. Вдень продихи зімкнені, що істотно знижує рівень втрат води шляхом транспірації. Унаслідок цього вода, отримана при випаданні опадів, забезпечує тривале існування рослин. Закриті вдень продихи перешкоджають газообміну та надходженню в рослину CO<sub>2</sub>, що утруднює фотосинтез. Як адаптація до цього ряд сукулентів поглинають CO<sub>2</sub> вночі, коли продихи відкриті, а використовують наступного дня – це явище пов'язане з певними біохімічними пристосуваннями.

*Склерофіти* – не здатні запасати воду в органах та тканинах і відрізняються слабким обводненням та зовнішньо виглядають як цупкі, сухуваті рослини з протилежно відмінною від сукулентів будовою. Представники: тонконіг, бородач, ковила тощо. Принцип адаптації до

посушливих умов – здатність до активної перебудови водного режиму організму відповідно до забезпеченості його вологою ззовні. Склерофіти відрізняються високою тканинною стійкістю до дегідратації – можуть втрачати до 25 % вологи без помітних патологічних наслідків. Їх цитоплазма зберігає свої властивості за такого ступеня зневоднення, який є смертельним для інших рослин. Склерофіти мають велику сисну силу коренів, що визначається високим, до 60 атм, осмотичним тиском клітинного соку, це дає змогу вилучати вологу навіть при дуже малій її кількості в ґрунті. Склерофіти відрізняються високою інтенсивністю транспірації, яка властива їм лише в сприятливих умовах водозабезпечення. Зі зростанням дефіциту вологи транспірація активно гальмується.

Листя склерофітів товсті, тверді, мають велику кількість продохів та жилок. Мають ознаки світлових листків – опушення, блискучу поверхню, яка відбиває світло, опушення його розсіює. У період високих температур та яскравого освітлення листя згортаються в трубку продихами всередину. У цьому випадку водяна пара, виділена продихами в порожнину, зволожує в ній повітря й транспірація уповільнюється або припиняється зовсім (тонконіг, ковила).

*III. Мезофіти* – рослини, які існують на середньозволожених ґрунтах, більш вимогливі, до вологи ніж ксерофіти, і менш, – ніж гігрофіти. Мезофіти – лучні та лісові трави, чагарники й дерева, польові бур'яни, більшість рослин, які культивуються (зернових, кормових, технічних, плодово-ягідних тощо). Мезофіти мають високий осмотичний тиск клітинного соку (20 – 25 атм), що забезпечує сисну силу коренів, завдяки чому рослина отримує достатню кількість вологи для підтримки тургору (сприяє росту) і протікання процесів фотосинтезу. Характерним пристосуванням до надійного вологозабезпечення в рослин є структура кореневої системи, яку ділять на екстенсивний та інтенсивний типи. Екстенсивна коренева система захоплює великий об'єм ґрунту, але галузиться в ньому слабо. Інтенсивна коренева система відрізняється тим, що невеликий об'єм ґрунту густо пронизаний чисельними галузистими коренями та кореневими волосками. Ці два типи корневих систем відображають дві крайні «стратегії» ефективного використання запасів вологи в ґрунті.

Перебування мезофітів у неактивному стані («спокою») у несприятливих сезони року – адаптація до комплексів факторів, у числі яких умови підтримки водного балансу. За О. П. Шенніковим (1950), мезофіти ділять на п'ять груп:

1. Вічнозелені – дерева та чагарники вологих тропіків;
2. Зимозелені дерев'яністі – тропічні та субтропічні види, які скидають листя та перебувають у неактивному стані в сухі періоди;
3. Літозелені дерев'яністі – дерева та чагарники помірної зони, які скидають листя та перебувають у неактивному стані в зимовий холодний період;
4. Літозелені трав'яністі мезофіти – надземні частини цих рослин, крім бруньок відновлення, відмирають до зими;

5. Ефемери та ефемероїди – живуть в аридних районах, вегетують упродовж короткого вологого періоду.

Ефемери – трави з коротким однорічним життєвим циклом, які вегетують рано навесні з настанням теплих днів і достатнього зволоження ґрунту. Крім весняних ефемерів існують осінні. Насіння таких рослин проростає восени або взимку, але їх швидкий ріст, цвітіння та плодоношення починається навесні.

Ефемероїди – багаторічні трави з коротким періодом вегетації (тюльпани, іриси тощо). З настанням посухи їх надземні частини повністю відмирають, залишається насіння й підземні органи: клубні, цибулини, кореневища тощо.

Система екологічних груп за фактором зволоження може бути й більш детальною – до перерахованих груп включають додаткові, які являють собою переходи між ними: гігрогідрофіти та гідрогідрофіти, мезогідрофіти та гігромезофіти, мезоксерофіти та ксеромезофіти.

Крім групи ксерофітів у екології виділяють рослини з *ксеноморфною організацією* – це рослини, які мають ознаки (морфологічні та анатомічні) посухостійких рослин, але не є посухостійкими. До рослин із ксеноморфною організацією належать психрофіти та кріофіти.

*Психрофіти* – це рослини вологих та холодних місць існування північних широт та високогір'я (сосна, ялина, сибірський кедр тощо). Тундрові психрофіти мають слабо розвинені механічні тканини, міжклітинні порожнини присутні тільки в листі. Листя психрофітів має помірне жилкування та невелику кількість прорихів.

*Кріофіти* – рослини холодних та сухих місць існування, до яких належать рослини-«подушки» тундри. Гілки цих рослин галузяться біля основи й утворюють «подушки», ріст гілок обмежений низькими температурами. У вигляді «подушки» рослини зберігають тепло й протистоять продуванню вітром. Психрофіти та кріофіти зустрічаються в альпійських поясах південних гір на Кавказі, у середній Азії.

#### 4.5. Ґрунт – екологічний фактор

Ґрунт – самостійне природне тіло, яке утворилося внаслідок взаємодії п'яти природних факторів ґрунтоутворення: клімату, рельєфу, рослинного та тваринного світу, ґрунтоутворювальних порід і віку.

Ґрунт (едафічний фактор) – це середовище, з якого рослини беруть необхідні елементи живлення й субстрат для закріплення рослини. Властивості різних ґрунтів дуже різні. Екологічне значення мають ті властивості, які визначають ґрунтову родючість – тепловий та водний режими ґрунту, повітряний та сольовий режими ґрунту. До складу ґрунту входить:

- мінеральна основа (як правило, 50–60 % загального складу);
- органічна речовина, включаючи живі організми (до 10 %);
- повітря (15–25 %);
- вода (25–35 %).

*Мінеральна основа* – неорганічний компонент, який утворився з материнської породи внаслідок її вивітрювання. Мінеральна частина визначає механічний склад ґрунту, який, у свою чергу, визначає водний, повітряний та температурний режими ґрунтів. За механічним складом розрізняють ґрунти СГ (суглинисті), СП (супіщані), П (піщані), Г (глинисті). Зі зміною механічного складу змінюються родючість, вологоємність, капілярність, проникненість, вилуженість. Від П до СГ ґрунтів збільшується родючість, вологоємність, капілярність та зменшується проникненість, вилугованість та поверхневий стік. Поглинальна здатність глинистих ґрунтів вища, ніж піщаних.

Провідним фактором формування властивостей ґрунту як середовища існування живих організмів: аерації ґрунту, його вологості та вологоємності, теплоємності та термічного режиму, а також умов розподілення коренів деревних та трав'янистих рослин, є механічний склад та структура ґрунту. Деякі рослини вибірково оселяються на певних типах ґрунтів. Наприклад: *псамофільні* рослини живуть лише на піщаних ґрунтах, *петрофільні* – на кам'янистих тощо.

*Органічна речовина ґрунту* – це продукти розкладання рослинних залишків та ґрунтових організмів, серед яких особливе місце належить гумусу. Гумус – аморфна органічна речовина (з часток  $< 0,0001$  мм) складної хімічної будови. Гумус містить погано розчинні гумінові кислоти та добре розчинні фульвові кислоти та нерозчинний залишок гумін. Склад гумусу залежить від кліматичних умов та хімічної будови рослинних і тваринних організмів, із яких він утворений. Тому гумус лісових ґрунтів відрізняється від гумусу степових ґрунтів, а гумус північних лісових ґрунтів – від гумусу південних. Гумус інтенсивно впливає на родючість ґрунтів, хоча рослинами не засвоюється. При розкладанні гумусу виділяється  $\text{CO}_2$  та мінеральні солі.  $\text{CO}_2$  підкислює розчин. У підкисленому ґрунтовому розчині мінеральні солі добре розчиняються й стають доступними для рослин. Ґрунт, багатий на гумус, темно забарвлений та добре поглинає сонячну енергію. Гумус впливає на структуру ґрунту, залежно від розмірів ґрунтових агрегатів розрізняють структуру: борошністу, зернисту, комкувату, глибисту. Найбільш родючий ґрунт із зернистою структурою.

*Повітря* знаходиться в порах ґрунту й необхідне для існування кореневої системи рослин.

*Вода* необхідна всім ґрунтовим організмам як розчинник речовин, потрібних рослинам. Вода також бере участь у перетворенні материнської породи на ґрунт.

### **Хімічні властивості ґрунту як екологічний фактор**

До хімічних властивостей ґрунтів належить реакція ґрунтового розчину (рН). Реакція ґрунтового розчину пов'язана з концентрацією іонів водню та алюмінію, які чинять шкідливий вплив на плазму рослинних клітин.

Ґрунти можуть бути кислі (рН  $< 7$ ), нейтральні (рН = 7) та лужні (рН  $> 7$ ). Реакція ґрунтового розчину є одним із факторів існування та розподілу

рослин на земній кулі. Одні рослини ростуть у кислому середовищі, інші – у лужному. Усі види рослин за відношенням до рН діляться на 3 групи:

I. Рослини, які витримують кислі ґрунти – *ацидофіли* (конюшина, фінікові пальми та інші).

II. Рослини, які витримують лужне середовище – *базофіли* (деревій).

III. Рослини, які витримують і кисле, і лужне середовище – *нейтральні* (конвалія, люцерна тощо).

Вплив кислотності ґрунту на рослини можна розділити на прямий та опосередкований. *Прямий вплив* – іони водню змінюють активність клітинного соку, порушують процеси обміну, змінюють колоїдні властивості плазми. *Опосередкований вплив* пов'язаний зі зміною властивостей ґрунту. Іони водню впливають на кількість мікроорганізмів у ґрунті:

1. Зі збільшенням кислотності кількість мікроорганізмів зменшується.
2. Водень витісняє Са з ґрунтового-поглинального комплексу та порушує ґрунтову структуру.

### **Хімічний склад ґрунту як екологічний фактор**

Мінеральні речовини, необхідні рослині для живлення, містяться в ґрунті у вигляді солей. Якщо потреби рослин у хімічних елементах не задовольняються, рослини не здатні нормально існувати. Частина солей міститься в ґрунтовому розчині, частина – у вигляді нерозчинних мінералів або солеорганічних речовин, які безпосередньо рослинами не засвоюються, але поповнюють вміст мінеральних солей у ґрунтовому розчині.

Із хімічних елементів, отримуваних рослинами з ґрунту, екологічне значення мають макроелементи N, P, K, Ca, Mg, Fe тощо й мікроелементи B, Mn, Cu, Mo, Zn та ін. У природних умовах потреба рослин в окремих елементах у різних видів різна й в однієї рослини може змінюватись упродовж онтогенезу.

У ґрунтовому розчині елементи зольного живлення містяться у невеликих кількостях (не більше 0,2 %) і в такому вигляді вони легко доступні рослинам. Однак у розчиненій формі вони доволі легко вимиваються з ґрунту і втрачаються з резерву рослинного живлення. Інша частина елементів живлення (приблизно 98 %) міститься в гумусі, органічних залишках або у важкодоступних неорганічних сполуках, деякі поживні речовини адсорбовані на ґрунтових колоїдах.

Елементи потрібні рослині для живлення, підтримки обміну речовин в організмі, виконання різних функцій. Наприклад: без заліза в рослинах не утворюється хлорофіл; у цитрусових з'являється бронзовість листя від нестачі цинку; без бору у квіткових рослин не проростають пилкові трубки.

Серед рослин можна виділити три групи за відношенням до вмісту зольних елементів живлення в ґрунті:

- 1) *оліготрофи* – рослини, які ростуть на ґрунтах, бідних на зольні елементи, наприклад: сосна на піщаних ґрунтах;

2) *еутрофи* або *мегатрофи* – рослини багатих ґрунтів із великою кількістю зольних елементів, наприклад: дуб у центральній заплаві р. Самари, Присамарський стаціонар;

3) *мезотрофи* – рослини, помірно вимогливі до забезпечення ґрунту поживними речовинами (ялина).

*Екологічне значення кальцію Са* – мікроелемент, необхідний усім вищим рослинам як елемент живлення. Він не використовується лише грибами, бактеріями та деякими водоростями. Са регулює внутрішньоклітинний обмін рослин, нейтралізує шкідливий вплив хлористого натрію, калію та магнію на рослину, впливає на структуру ґрунту. За відношенням до Са виділяють рослини: *кальцієфіли* (модрина сибірська, бук, ясен, люцерна тощо), *кальцієфоби* (сфагнові мохи, люпин, вереск).

*Екологічне значення азоту. N* – хімічний елемент, у разі нестачі якого в ґрунті в рослин спостерігається бліде забарвлення листя, слабкий ріст, слабе кущіння та галуження. Надлишковий вміст азоту в ґрунті також шкідливий, як і нестача. На пасовищах, на місцях стійбищ худоби можна спостерігати плями «вигорілої» трави – результат дуже високої концентрації азоту в ґрунті.

За відношенням до вмісту в ґрунті азоту серед рослин виділяють:

1) *нітрофіли* – вимогливі до високого вмісту азоту: пирій, кропива, хміль, малина, суниця тощо;

2) *нітрофоби* – добре розвиваються на ґрунтах з низьким умістом азоту: люпин, бобові рослини.

*Екологічне значення фосфору та калію.* До числа макроелементів належать Р та К – елементи, життєво необхідні рослинам. Після азоту фосфор найдефіцитніший елемент. У разі нестачі фосфору ріст рослин припиняється, розвиток уповільнюється, обмін речовин порушується. Калій у ґрунті частіше присутній у недостатній кількості, причому в таких хімічних сполуках, які погано засвоюються рослинами. У процесі господарчого використання в ґрунтах знижується вміст N, Р та К. Нестача поживних речовин поповнюється внесенням мінеральних добрив із комплексом NPK.

### **Засолені ґрунти, їх екологічне значення**

До засолених ґрунтів належать солончаки, солонці та солоді. Екологічне значення цих ґрунтів різне.

*Солончаки* – максимально засолені ґрунти, на яких можуть існувати лише деякі нечисленні види рослин. Отруйними для рослин у цих ґрунтах є солі натрію ( $\text{NaCl}$ ,  $\text{Na}_2\text{CO}_3$ ,  $\text{Na}_2\text{SO}_4$ ) і деякі солі Са та Mg. Солончаки постійно зволожені солоними водами. Концентрація солей у ґрунтовому розчині досягає 20 % і вище.

*Солонці* відрізняються від солончаків тим, що шкідливі солі в них знаходяться тільки в глибоких шарах ґрунту, поверхневі шари ґрунту не засолені. Верхній горизонт дуже вилужений.

Засолені ґрунти (солонці та солончаки) містять у різних районах країни різну кількість хлоридів та сульфатів. Залежно від накопичення хлоридів та сульфатів солончаки, наприклад, ділять на три групи:

- хлоридні ( $\text{NaCl}$ );
- сульфатні ( $\text{Na}_2\text{SO}_4$ );
- змішані ( $\text{NaCl} + \text{Na}_2\text{SO}_4$ ).

За відношенням до засолення ґрунту виділяють екологічні групи рослин:

- *галофіти* – на засолених ґрунтах;
- *мезогалофіти* – помірно-засолених ґрунтах;
- *глікофіти* – незасолених ґрунтах.

Типовими галофітами вважають рослини солончаків, пристосовані до засолених ґрунтів. Пристосованість рослин до засолених ґрунтів відображається на їх організації та морфологічній будові.

*Галофіти* – це соковиті рослини засолених ґрунтів без листя (солянки, солерос, сарзан). Функцію листя виконує вся зелена частина рослини. У їх клітинах міститься велика кількість води (до 90 %) та до 10 % солей, що забезпечує високий осмотичний тиск (40 атм) клітинного соку. Галофіти за морфологічними ознаками схожі на сукулентні рослини. Галофіти вважаються накопичувачами солей. Деякі галофіти, які ростуть масово, можуть використовуватись для отримання соди. Залежно від вмісту хлоридів та сульфатів розрізняють три види галофітів: хлоридні, сульфатні, хлоридно-сульфатні. Накопичення солей галофітами є видовою ознакою, наприклад, де б не ріс галофіт сарзан – поблизу озера Ельтон або поблизу Червоноармійська, вміст хлоридів у ньому буде 15–16 %, сульфатів – 1–2 %.

Осмотичний тиск клітинного соку галофіта зазвичай вище осмотичного тиску ґрунтового розчину, тому галофіти вільно всисають воду із засоленого ґрунту, недоступну іншим рослинам.

Галофіти ростуть на ґрунтах, засолених шкідливими солями, знешкоджуючи та нейтралізуючи їх. Більшість видів рослин, які існують на засолених ґрунтах, звільнюються від надлишку солей або видаленням їх крізь спеціальні залози на поверхню листя, або зв'язуванням їх з органічною речовиною протопласту. У клітинах галофітів відбувається зв'язування шкідливих солей – білки вступають у взаємодію з металами шкідливих солей, утворюючи органо-мінеральні сполуки. Сіль, зв'язана білками, стає неактивною. Серед галофітів можна відзначити рослини, які не поглинають солі, а видаляють їх шляхом гутації. Такі рослини мають мезоморфну будову. Деякі види концентрують отримані з водою солі в локальних ділянках органів (наприклад, особливі волоски на листях) і таким чином виводять їх із метаболізму.

Залежно від морфофізіологічних особливостей та шляхів адаптації до засолення розрізняють декілька груп галофітів:

- *еугалофіти* (солянки) – в основному це мешканці солончаків та солонців (солерос європейський, сарзан шишкуватий тощо). У частини рослин еугалофітів редуковані листки, м'ясисті членисті стебла, на

периферійній частині яких розташована асиміляційна тканина – двошарова палісадна паренхіма, центральна частина заповнена соковитою водозапасаючою тканиною. В іншій частині рослин листки звичайні, пластинчастої форми, але з рисами «галоморфної» структури – сильно потовщеною та дещо сукулентною листковою пластинкою з порівняно великими клітинами.

– *кріногалофіти* (солевиділювачі) – рослини, здатні виділяти назовні надлишок солі у вигляді сольового розчину крізь особливі залозки на листках (кермек, франкенія, тощо).

– *глікогалофіти* (полини) – рослини ксерофільного вигляду. Коренева система рослин цієї групи малопроникна для солей, тому навіть на дуже засолених ґрунтах у тканинах рослин солі не накопичуються.

Крім галофітів виділяють групу рослин, які ростуть на солонцях – галофітоїди, характеризуються меншою концентрацією солей у клітинному соці.

Засолені ґрунти з погляду практичного використання являють собою ґрунти (принаймні як пасовища) найнижчого гатунку, які потребують корінної меліорації. У випадку, коли меліорація відбувається за рахунок ґрунтових вод, необхідно усунути високий рівень розташування ґрунтових вод – прокопують дренажні канали, висаджують дерева та чагарники для вилучення вологи.

### **Рельєф як екологічний фактор**

*Рельєф* – конфігурація місцевості за висотою над рівнем моря. Відзначають позитивні та негативні елементи рельєфу щодо рівня моря. Позитивні елементи – гори, пагорби. Негативні елементи – низовини, яри, балки, западини.

У позитивних та негативних елементах рельєфу розрізняють елементи макро-, мезо- та мікрорельєфу.

*Макрорельєф* – великомасштабні елементи рельєфу (гори, височини), які вимірюються тисячами метрів.

*Мезорельєф* – середній рельєф, який характеризується відхиленнями від рівня моря в метрах або десятках метрів (горби, балки).

*Мікрорельєф* – рельєф, елементи якого мають малі відхилення від рівня моря декілька міліметрів або сантиметрів (пагорби, борозни, заглибини).

Рельєф – опосередкований фактор. Залежно від рельєфу змінюються кліматичні та ґрунтові фактори, які впливають на рослини. У балках південні схили прогріваються краще. Тепловий та світловий режими виражені енергійніше. Ерозія ґрунту на південному схилі також більш енергійна. Ліс у степу знаходиться в умовах географічної невідповідності, тут йому не вистачає вологи. Але ліс може існувати в умовах степової зони в долинах, ярах, низовинах, де вологи більше, ніж на плакорі. На арені можна зустріти пагорби та низовини – котловини. На пагорбах ростуть сосни, у котловинах, де вологіше, – осичники та березняки.



Висота над рівнем моря впливає на ріст рослин. У Криму, в горах на висоті 500 м існують букові ліси, де особини буків досягають 23 м у висоту та мають діаметр стовбура до 50 см; на висоті 1300 м ліс представлений кривими та низькорослими деревами до 12 м висотою, діаметр стовбура становить менше 15 см.

Висота місцевості впливає на насінневі роки рослин. Насінневі роки в пихти в Татрах на висоті 600 м припадають на кожний четвертий рік, на висоті 1300 м – на восьмий рік. Схожість насіння також різна залежно від висоти відносно рівня моря території існування рослин. На висоті 500 м схожість 79 %; на висоті 1800 м – 50 % впродовж однакового часу. Вплив висоти місцевості проявляється не тільки в горах, а й на рівнинах. Мікропідвищення та мікрозниження змінюють ґрунтові та кліматичні умови. Якщо порівняти рослинність степового кургану з рослинністю рівної місцевості, значно проявляється низькорослість, пригніченість рослин кургану внаслідок його гіршого зволоження порівняно з рівною місцевістю.

Велике значення має експозиція схилу (рис. 4). На схилах південної експозиції кут падіння сонячних променів ближче до прямого, ніж на горизонтальній поверхні (за винятком екваторіальних областей).

Схили північної експозиції отримують прямі промені під дуже гострими кутами, а за умов більшої крутизни в денні часи отримують лише розсіяну радіацію, звідси виходять істотні відмінності в прогріванні повітря та ґрунту, режимі зволоження (швидкості сніготанення та висушення ґрунту) та інших елементах мікроклімату.

У зв'язку з неоднаковими умовами на схилах різної експозиції помітно розрізняється склад рослинності, вигляд та стан рослин. Відомо, що на південних схилах межа деревної рослинності піднімається набагато вище, ніж на північних.

У цілому межі всіх зон зміщуються догори, а в складі рослинних угруповань переважають більш південні та теплолюбні елементи.

Умови вологості, температурні умови ґрунту та приґрунтового шару повітря істотно змінює крутизна схилу. Сильний стік води та змив ґрунту з крутих схилів створює важкі умови для розселення рослин. Переважно в таких умовах існують види літофільного типу з глибокою чіпкою кореневою системою, які економно використовують воду. На схилах із більш м'яким ґрунтом (наприклад, круті схили глибоких ярів) добре закріплюються рослини-піонери з поверхневою та розгалуженою кореневою системою.

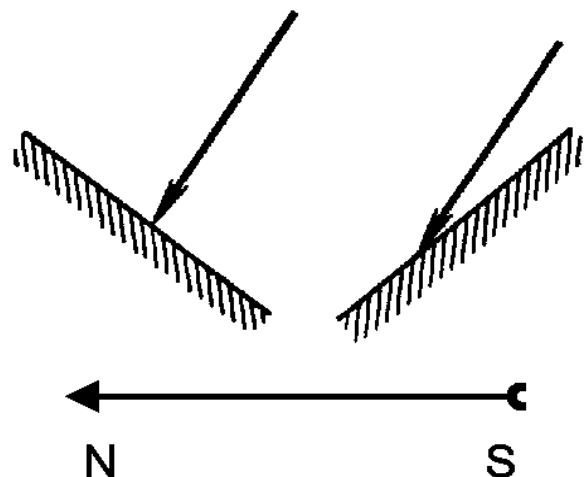


Рис. 4. Різниця кутів падіння сонячних променів на схили південної та північної експозицій.

## 5. Біотичні фактори, їх екологічна роль у розвитку та поширенні рослин

Ізольовані рослини в природі відсутні. Рослини постійно перебувають в оточенні тварин та інших рослин. Навіть у холодних пустелях Арктики, у найпосушливіших пустелях і там, де зустрічаються поодинокі рослини, вони оточені навколишнім середовищем з мікрофлорою та мікрофауною.

Сукупність організмів, які населяють певну територію та оточуюче їх середовище, називається *біогеоценоз*. Уперше поняття «біогеоценоз» було запропоноване В. М. Сукачовим у 1942 р.

Організм і середовище в біогеоценозі взаємопов'язані, при цьому слід розрізняти зв'язки або відношення біоценотичні, екологічні та фізичні:

- 1) біоценотичні – відношення між організмами;
- 2) екологічні – зв'язки між організмами та неживим середовищем;
- 3) фізичні – відношення між елементами середовища.

Екологічні та фізичні зв'язки були розглянуті вище, далі розглянемо біоценотичні відношення.

### 5.1. Рослини як екологічний фактор

Взаємозв'язок рослин одного або різних видів при сумісному зростанні в рослинному угрупованні є біотичним фактором. Розрізняють такі типи взаємовідношень рослин:

- *конкуренція* – змагання за споживання ресурсу (або ресурсів), який міститься в обмеженій кількості;
- *середовищеперетворення* – взаємний або одnobічний вплив рослин, які не є конкурентами, шляхом зміни середовища;
- *сприятливі відношення* (взаємні або одnobічні);
- *вертикальні взаємозв'язки* – *паразитизм* або *напівпаразитизм*;
- *хімічні (сигнальні) взаємовідношення* – *алелопатія*;
- *трансабіотичні відношення* – через посередників.

Вплив рослини на інші рослини може бути безпосереднім, або прямим, та опосередкованим. До прямого впливу відносять паразитизм, симбіотизм, епіфітизм, механічну дію.

*Паразитизм* – це форма взаємодії двох рослин. коли один вид рослин існує за рахунок іншого. Одна рослина паразит, а інша – хазяїн. Рослини-паразити повністю або частково втратили хлорофіл, процеси фотосинтезу в рослини-паразита не відбуваються зовсім або здійснюються частково. Для отримання органічної речовини рослини-паразити використовують рослину-хазяїна. Приклади – повитиця польова (здебільшого на трав'янистих рослинах), повитиця стовбчаста (зустрічається на деревах та чагарниках), петрів хрест (на коренях багатьох дерев і чагарників). Рослини-паразити прикріплюються присосками-гаусторіями до надземної або підземної частини рослини-хазяїна й живуть за його рахунок.

До рослин напівпаразитів відносять омелу, мар'яник, дзвінець великий, очанку та ін. Такі рослини мають зелене забарвлення і відповідно

світлову енергію засвоюють самостійно, воду й мінеральні солі беруть не з ґрунту, а з рослини, до якої прикріплені гаусторіями – видозміненими коренями.

*Симбіоз* – взаємовигідне існування двох організмів. Приклади:

1. Мікориза – сумісне існування гриба та коренів вищих рослин. Гриб більшу частину органічної речовин отримує з ґрунту, іншу – з кореня, на якому оселився. Корені тут виступають як джерела органічної речовини ґрунту та утворюють мінеральні солі, які засвоюються коренями вищих рослин.

2. Симбіоз бульбочкових бактерій із коренями бобових рослин. Бульбочкові бактерії існують за рахунок органічної речовини кореня, але розкладають органічну речовину, забезпечуючи рослину мінеральними солями та азотом.

3. Лишайники – комбінація грибного міцелію та одноклітинних водоростей. Клітини водоростей містять хлорофіл та утворюють органічну речовину, за рахунок якої існують і водорості, і грибний міцелій. Грибний міцелій забезпечує клітини водорості водою та мінеральними солями – це випадок взаємовигідного паразитизму.

*Епіфітизм* – форма відношення, у якій відсутні зв'язки живлення, коли одна рослина існує на іншій і не отримує від неї продуктів живлення. Приклади:

1. Ліани та інші виткі рослини. Ліани – це рослини зі слабо розвиненою механічною тканиною. Для того щоб отримати необхідну кількість світла, ліани шукають рослину-опору, якщо як опору обрано рослину, що росте повільно, то ліана в процесі росту може стати важчою за рослину-опору, внаслідок чого обидві рослини зламуються й гинуть.

2. Епіфіти – рослини, які живуть на інших рослинах, прикріплюються до них, але поживних речовин при цьому не отримують. Епіфіти не пов'язані з ґрунтом і живляться вуглекислим газом, водою та мінеральними солями, які приносить вітер. Епіфіти характерні для тропічних областей. Особливо багато епіфітів у родині орхідних. Епіфіти, які прикріплюються до листя дерев, називаються *епіфілами*.

Відомі рослини напівепіфіти та псевдоепіфіти. Рослини, які належать до цих груп, у симбіотичних відношеннях перебувають лише частину свого життя. Наприклад: фікус-душитель – насіння цієї рослини проростає на корі рослини-хазяїна. Молода рослина починає життя як епіфіт, невдовзі її корені починають рости униз у напрямку ґрунту, досягають ґрунту, стають потужними й душать біля основи рослину-хазяїна. Таким чином, рослина стає незалежною й перестає бути епіфітом. Псевдоепіфіти – рослини, які поселяються в тріщинах стовбурів дерев, де накопичується невелика кількість вологи та мінеральних речовин.

Епіфіти завдають значної шкоди рослині-хазяїну. Епіфіти можуть задушити рослину-хазяїна, зламавши його своєю великою вагою, вони забирають у рослини-хазяїна частину світла, заважають вільному газообміну.

Епіфіти виділяють органічні кислоти, які викликають появу тріщин у корі дерева, що призводить до захворювань рослини-хазяїна.

Крім розглянутих вище випадків до впливу рослин на рослини належать:

- сусідство – здебільшого рослини сусіди діють один на одного механічним шляхом (оббиваючи листя та гілки під час вітру);
- внутрішньовидова взаємодія – зростання особин, самозрідження – внутрішньовидова боротьба за Дарвіном;
- міжвидова взаємодія – фітонциди, які виділяють одні рослини, стимулюють ріст інших.

Непрямий вплив рослини на рослину здійснюється шляхом зміни середовища.

1. Високі дерева поглинають частину світлової енергії й затінюють більш низькі дерева.

2. Рослини мають різну здатність поглинати воду та мінеральні солі. Рослини із незначною поглинальною здатністю будуть потерпати від дефіциту вологи та мінеральних солей.

3. Деякі рослин можуть значно змінювати газовий склад повітря.

4. Усі рослини в процесі своєї життєдіяльності змінюють склад ґрунтів.

Таким чином, рослини активно змінюють екологічне середовище, однак кожен рослинний вид змінює його по-різному.

За ступенем впливу на середовище рослини класифікують таким чином: *рослини-едифікатори* та *супутні види*. Рослини-едифікатори створюють основні риси екологічного середовища даного біогеоценозу.

У ялинових лісах едифікатор-ялина змінює режим вологості, хімічний склад ґрунту. На сфагнових болотах едифікатором є мох-сфагнум, він накопичує вологу. У ковиловому степу едифікатор – ковила, у діброві – дуб звичайний.

Крім едифікатора в будь-якому фітоценозі можна зустріти супутні види. Вони пристосувалися до умов, які створили едифікатори, і для свого нормального існування потребують наявності рослини-едифікатора. Якщо едифікатор гине, то супутні види також зникають: коли відбувається вирубка ялини, зникає трав'яниста рослина кислиця, у діброві супутніми видами дуба є конвалія травнева, копитень європейський.

Ступінь впливу едифікатора на середовище залежить:

- а) від ґрунтових умов. У тайзі, якщо посилюється зволоженість, ялина починає погано рости й гине, на її місці з'являється сфагновий мох;
- б) віку едифікатора. У молодому сосняку ґрунт настільки затінений, що на ньому відсутній трав'янистий покрив й уся поверхня ґрунту вкрита опалою хвою.

У густому сосновому насадженні слабкі особини поступово відмирають і вплив сосни на середовище змінюється. Під покрив дерев потрапляє більше світла, і на ґрунті з'являються мохи та трав'янисті рослини.

До видів непрямого взаємного впливу рослин відносять алелопатію.

*Алелопатія* – взаємний вплив рослин шляхом зміни середовища внаслідок виділення в нього продуктів життєдіяльності – *фітонцидів, колінів* (терпени або фенольні сполуки). Леткі або розчинені у воді, яка стікає з листя чи обмиває корені, коліни й фітонциди не використовуються для живлення рослин. У природних фітоценозах алелопатичні впливи істотної ролі не відіграють, так як у цих умовах відсутнє накопичення фітонцидів і колінів. Їх концентрація постійно знижується під дією вітру, води, мікроорганізмів. Крім того, у природних умовах неможливо відокремити алелопатичні взаємовпливи рослин від конкуренції.

## **5.2. Вплив тварин на рослини**

Тварини виступають посередниками в конкурентних відношеннях рослин у першу чергу в рослинних угрупованнях степів та саван, формування яких пов'язане з великими фітофагами. Домінування в степах видів ковили та типчака пов'язане з їх здатністю до відростання після випасання великих фітофагів. У наш час у степах та преріях диких фітофагів замінили домашні тварини, які сильніше впливають на трав'янистий покрив, це призводить до того, що в степах відбувається витіснення ковилів типчаком та полинами.

Унаслідок коадаптації (взаємного пристосування) рослин та фітофагів далеко не завжди рослина, яку добре поїдають тварини, програє в конкуренції з рослиною, яку тварини майже не вживають. Часто рослини, які є основним кормом для тварин, мають високу швидкість відростання та відновлення. Рослини, які повільно ростуть, захищені від тварин колючками, цупким опушенням, мають гіркий смак тощо, тому поїдаються погано. У деяких рослин (наприклад, картоплі) після поїдання їх частин комахами-фітофагами підвищується концентрація речовин, які захищають рослину від поїдання.

Тварини, вживаючи насіння, здатні поширювати рослини в просторі. Рослини в процесі еволюції реагували на регулярне вживання насіння формуванням більш щільних оболонок, які протистоять перетравленню. У ряді випадків у насіння, яке пройшло крізь кишківник тварини, під дією травних соків підвищується здатність до проростання. Формування плодів, привабливих для тварин, є пристосуванням до зоохорії. Плодоїдні тварини не спеціалізовані на перетравлюванні насіння і тому сприяють їх ефективному розселенню.

Участь тварин у розселенні рослин не обмежується вживанням насіння в їжу. Ряд видів тварин та птахів створюють запаси насіння на зиму, ті з них, які залишаються, проростають навесні.

Загалом вплив тварин на рослини ділять на дві групи:

### **I. Корисний (позитивний):**

1. Дощові черви покращують структуру ґрунту, збагачують ґрунт кальцієм, прискорюють розкладання рослинних та тваринних залишків ґрунту.

2. Бджоли, метелики, птахи запилюють квіткові рослини.

3. Лісові мурахи, птахи, тварини разносять насіння та плоди рослин – беруть участь у поширенні рослин.

## II. Шкідливий (негативний):

1. Риучі тварини (кабани, кроти, ховрахи) ушкоджують кореневі системи рослин.
2. Комахи та птахи можуть знищувати значну частку фітомаси та врожаю.
3. Деревні рослини у лісі ушкоджуються великими тваринами (лосі, кабани, зайці).
4. Випасання худоби різко змінює рослинність та флору, можуть з'явитися нові види та зникнути старі.

### 5.3. Біотичні фактори ґрунту – екологічний фактор

Ґрунт заселений значною кількістю мікроорганізмів, які мають велике значення для вищих рослин. Бактерії, гриби, актиноміцети, амеби розкладають органічну та неорганічну речовину ґрунту й роблять їх доступними зеленій рослині:

1. Силікатні бактерії руйнують алюмосилікати ґрунту з виділенням Са, який стає доступним для рослин.
2. Нітрифікуючі бактерії переводять аміачні солі в нітрати й нітрити, доступні рослинам.
3. Автотрофні бактерії першими оселяються на скелях, своїми виділеннями руйнують їх і роблять доступними для розселення інших організмів.
4. Гриби розкладають органічні залишки ґрунту. Деякі синьо-зелені водорості засвоюють вільний азот атмосфери.

### 5.4. Вплив людини на рослини

На сьогодні одним із найважливіших завдань людства є охорона та відновлення природних ресурсів. У міру технічного прогресу роль людини як фактора, який впливає на природу, зростає. Розорюючи степи, насаджуючи ліси, просуваючи землеробство на північ, освоюючи пустельні та напівпустельні території, людина створює нові рослинні угруповання й сприяє потужному розвитку видів, цінних для господарства.

Розвиток транспорту (залізниці, океанічні пароплави, літаки), перевезення різних товарів та продуктів сприяє перенесенню рослин з одного регіону в інший. Так, завезена в 1838 р. у Францію рослина «водяна чума» поширилася в ріках, озерах та водоймах від Західної Європи до Сибіру, де вона утворювала суцільні зарості. В останні роки ця рослина зафіксована на Далекому Сході.

Вплив людини на природу дуже значний, однак, змінюючи природу людина повинна пам'ятати закони, які керують життям біогеоценозів, знати, як будуть змінюватись компоненти біогеоценозів під впливом різних факторів. Відкривши ці закони, людина може отримати очікуване, інакше результати людської діяльності можуть бути небажаними. Прикладом невдалого природного експерименту є завезення кроликів у Австралію, де вони неконтрольовано розмножилися й знищили величезну кількість рослин,

які були основним кормом для овець. виправити ситуацію й знизити чисельність кролів виявилось дуже складним завданням.

## **6. Комплексний вплив екологічних факторів**

Можливість існування рослин у природі визначається всіма факторами одночасно. Ґрунтово-кліматичні фактори здебільшого визначають розподіл рослин на поверхні земної кулі.

Клімат на земній кулі змінюється в трьох напрямках: широтному, довготному та висотному. Широтні теплові зони визначається убуттям тепла від екватора до полюса, від положення Землі відносно Сонця; висотні – зміною тепла від підніжжя гори до її вершини. Зміна клімату в довготному напрямку (із заходу на схід і навпаки) зумовлена наявністю океанів та материків, неоднаковим нагріванням та охолодженням води й суші. У міру віддалення від океану вглиб континенту наростає континентальність клімату.

Існує декілька спроб зіставлення розподілу клімату з розподілом форм рослинності на ідеальному континенті.

### **Схема Брокмана-Єроша та Рюбеля**

Однією з найбільш досконалих спроб зіставлення клімату й форм рослинності на ідеальному континенті є схема Брокмана-Єроша та Рюбеля. У її основу покладено положення про те, що вологий та жаркий клімат у приморській частині екваторіальної тропічної зони сприятливий для панування лісів із вічнозеленою рослинністю. З віддаленням від узбережжя океану в тропічній зоні зменшується вологість, вологі жаркі (зимові) періоди змінюються засушливими літніми. У рослинному покриві превалюють дерева з листям, що відпадає літом. Далі вглиб вологи ще менше, тут неможливий розвиток деревних видів рослин, переважають трав'янисті рослини степів. Ще далі розвивається розріджений рослинний покрив пустель.

У помірно теплій широтній зоні клімат приморських областей сприятливий для існування вічнозелених лісів, де панують деревні види з ксероморфною організацією, цупким шкірястим листям (лавр, магнолія, пробковий дуб). У міру наростання континентальності лісова рослинність також змінюється степами та пустелями. У помірно холодній зоні на берегах океану відбивається вплив холодних океанічних вітрів, які обмежують розвиток деревної рослинності, тут панують трав'янисті рослини (верещатники). На деякій відстані від берега поширені літозелені ліси з листям, яке опадає на зиму. До півночі вглиб материка вони змінюються вічнозеленими психрофітами.

У найбільш континентальних частинах помірно-холодної зони вічнозелені хвойні ліси замінюються літозеленими та листяними психрофітами. Сюди також проникають елементи степів та пустель. У холодній зоні панують приземисті психрофіти (тундра) з примішенням мезофітів у приморському кліматі.

Закономірності, виявлені в цій схемі, добре простежується на території СНД. Розподіл кліматів пов'язаний із розподілом рослинності. На

південному заході СНД м'який, теплий та вологий помірно континентальний клімат – переважають широколистяні літозелені породи.

На півдні західної частини елементи помірно теплої зони (Кавказ, Крим) – вічнозелені широколистяні ліси. До півночі широколистяні ліси досягають майже Санкт-Петербурга (дуб, клен, ільм), хвойні – майже льодовитого океану, тут на клімат впливає тепла течія Гольфстрім. На західних межах СНД степи та пустелі представлені слабо. У міру віддалення на схід наростає континентальність клімату, широко розгортається хвойна тайга, тундра – на півночі, пустелі – на півдні. Найбільшої континентальності досягає клімат у Східному Сибіру. У північній частині Східного Сибіру вічнозелені хвойні поступаються місцем літозеленій модрині. На східних берегах знову зменшується континентальність. Спостерігається вплив океану, з'являються нові панівні види.

Закономірності розподілу кліматів, типів рослинності повторюються й у розподілі панівних типів ґрунтів. Клімат залежить не тільки від положення місцевості. Значний вплив на клімат чинить рельєф місцевості, внутрішні водойми, ріки, рослинний покрив, діяльність людини. У горах спостерігається повний розподіл кліматів та поясний розподіл рослинності.

Підвищення місцевості на 100 м змінює температуру на  $0,5^{\circ}\text{C}$ , змінюється вологість і відповідно змінюється рослинність. У районі підніжжя панують типи рослинності, характерні для довготно-широтної зони. Вище вони змінюються менш теплолюбними видами, більш холодостійкими. На більших висотах холодно навіть у тропічній зоні.

Клімат та рельєф відносно одноманітні на значній відстані. Однак найменших змін у рельєфі достатньо для зміни водного режиму, що відображається на складі рослинного покриву. Так, серед рівнинних ковилових степів на півночі України ледь помітні зниження («поди») збирають навесні так багато води, що ґрунт залишається вологим усе літо й вкривається трав'янистими мезофітами.

## **7. Методи вивчення впливу середовища на рослини**

Основний метод екологічного вивчення рослин – *метод спостереження* за ними в різних умовах росту та розвитку. Зіставлення реакцій рослин на різні варіанти існування дозволяє робити висновки про значення для них тих або інших екологічних факторів. Недолік методу полягає в тому, що реакції рослин на одні й ті ж фактори середовища та місця існування неоднакові в різні фази росту та стадії розвитку; варіюють вони і в особин одного й того ж виду та сорту рослин.

*Метод екологічних рядів* місцезростань видів запропонований у 1907 р. Келлером. *Екологічний ряд* – це сукупність конкретних місцезростань, розташованих у порядку зменшення або збільшення екологічного фактора. Ряди можуть бути складені за вологістю ґрунту, мінералізованістю, заболоченістю, кількістю внесених добрив, відстанню від пожезахисної лісополоси. Прикладом екологічного ряду за вологістю може бути схил:



верхня його частина найбільш суха, вниз по схилу вологість збільшується. Спостерігаючи за рослинами, бачимо, що одні види існують у верхній частині схилу, інші – у нижній, а треті поширені на території всього схилу. Визначаючи верхню та нижню межу поширення виду, знаходимо амплітуду варіації вологості, з'ясовуємо, яка вологість для рослин є оптимальною.

Головне джерело помилок у роботі за методом екологічних рядів – зв'язок будь-якого фактора із супутнім. Так, у прикладі зі схилом змінюється не тільки вологість, а й механічний склад ґрунтів, сольовий та тепловий режими ґрунтів. Вирішити це питання можна, розглядаючи вологість у різних комбінаціях з іншими супутніми факторами.

Для з'ясування закономірностей розвитку рослин у часі застосовують *метод фенологічних спостережень*. Фенологією називають вивчення періодичності в явищах живої та неживої природи. У процесі фенологічних спостережень відзначають дати переходу рослини в новий стан.

*Метод фітомерів* – це вимірювання екологічних факторів місцезростань за допомогою рослин – фітомерів. Фітомерами є будь-які рівновікові рослини одного й того ж виду, які ростуть у різних умовах. При цьому рослини одного й того ж виду поміщають у різні повітряні й однакові ґрунтові умови. Різні повітряні середовища викликають зміни в розвитку рослин.

## 8. Життєві форми рослин

Вище були розглянуті екологічні типи рослин за відношенням до одного екологічного фактора окремо: води, світла, засолення тощо. У природі екологічні фактори поєднані в комплекси, до яких рослина пристосовується одночасно. Рослини, пристосовані до комплексу факторів середовища, відносять до однієї життєвої форми.

*Життєва форма* – це таксономічна одиниця в екології, подібна до таксономічної одиниці виду, роду в систематиці рослин. Тільки до одного виду, роду тощо відносять рослини з філогенетичною єдністю однакового походження, а до життєвої форми – рослини, однаково пристосовані до середовища. До однієї й тієї самої життєвої форми можуть належати види з різних родин. Термін «життєва форма» був запропонований Вармінгом.

Життєва форма – це зовнішній вигляд організму, комплекс морфологічних, анатомічних та поведінкових ознак, що відображає пристосування організму до умов зовнішнього середовища. У однакових умовах існування організми з систематично далеких груп можуть мати аналогічну життєву форму (наприклад, сукулентні кактуси з родини Cactaceae у пустелях Америки та молочаї родини Euphorbiaceae у пустелях Африки).

Першу систему життєвих форм рослин (без вживання цього терміна) розробив «батько ботаніки» Теофраст, який запропонував розрізняти дерева, чагарники та трави. Перша систематизація життєвих форм була здійснена Гумбольтом. Усе різноманіття рослинного світу Гумбольт намагався

класифікувати в 19 основних життєвих форм за зовнішнім виглядом: банану, пальми, деревоподібних папоротей, лілій, виноградної лози, мохів тощо.

Гумбольт при створенні своєї класифікації не враховував екологічний аспект і поєднував рослини тільки на підставі зовнішніх ознак, тому вважається, що він покладав початок так званому фізіономічному напрямку в екології – класифікації за зовнішніми ознаками.

Класифікація за зовнішнім виглядом сприяла більшій деталізації життєвих форм. У 1872 р. Гризебах запропонував класифікацію, де кількість форм була доведена до 54. У 1859 р. вийшла у світ праця Ч. Дарвіна „Походження видів“, яка різко змінила погляди на життєві форми рослин. У кінці XIX ст. Шимпер та Вармінг запропонували екологічний напрям класифікації рослин за життєвими формами. Життєві форми Вармінга розрізняються за способом живлення, характером місцезростання, формою росту. Скорочено схема Вармінга має такий вигляд:

I. *Автотрофні рослини* – синтезатори органічної речовини:

- а) водні;
- б) сухопутні.

II. *Гетеротрофні рослини* – самостійно органічні речовини не синтезують:

- а) симбіотрофний та паразитний спосіб живлення (симбіонти);
- б) сапрофіти – організми, які живляться мертвим органічним матеріалом.

У подальшому вчені пропонували свої системи життєвих форм, однак найбільш популярною стала система датського ботаніка К. Раункієра, розроблена ще на початку XX ст. Вона відіграла в екології не меншу роль, ніж праці К. Ліннея в галузі систематики рослин. Датський дослідник звів усе різноманіття життєвих форм до невеликої кількості їх макротипів, виділених лише за одним критерієм – положенням та способом захисту бруньок відновлення впродовж несприятливого періоду року (холодного чи сухого).

### **Основні типи життєвих форм системи Раункієра**

При виділенні життєвих форм Раункієр враховував положення бруньок відновлення щодо поверхні ґрунту (рис. 5), а при виділенні екологічних груп, менших за обсягом, такі ознаки, як ступінь захищеності бруньок відновлення, наявність або відсутність листків. Всі виділені життєві форми Раункієр назвав біологічними типами:

1. *Фанерофіти* (дерева, кущі та чагарники-епіфіти) – пагони в цих рослин не відмирають упродовж життя, а розташовані на них бруньки знаходяться високо над поверхнею ґрунту. Ця життєва форма за висотою розділяється на ряд варіантів (мега-, мезо-, мікро- та нанофанерофіти).

2. *Хамефіти* (трав'янисті рослини та чагарнички, напівкущики, сланкі рослини – бруслина, журавлина, рослини-подушки, наземні мохи, лишайники) – у цих рослин пагони не відмирають у несприятливий період року, але бруньки на них, як правило, знаходяться близько біля поверхні ґрунту (не вище 20 – 30 см), де тепліше і є сніговий захист.

3. *Гемікриптофіти* (більшість лучних та степових трав) – наземні пагони у цих рослин відмирають щорічно майже повністю, бруньки

відновлення розміщуються на рівні ґрунту й додатково захищені мертвим рослинним опадом.

4. *Криптофіти* – рослини, у яких пагони відмирають повністю (цибульні, кореневищні рослини, деякі лучні злаки, бобові).

5. *Терофіти* – рослини-однорічники, у яких відмирають повністю і підземні, і надземні органи, рослина переживає зиму в стадії насіння. Ця життєва форма ділиться на дві групи: геофіти та гідрофіти. У *геофітів* бруньки відновлення знаходяться на підземних органах у ґрунті, у *гідрофітів* – на дні водойми.

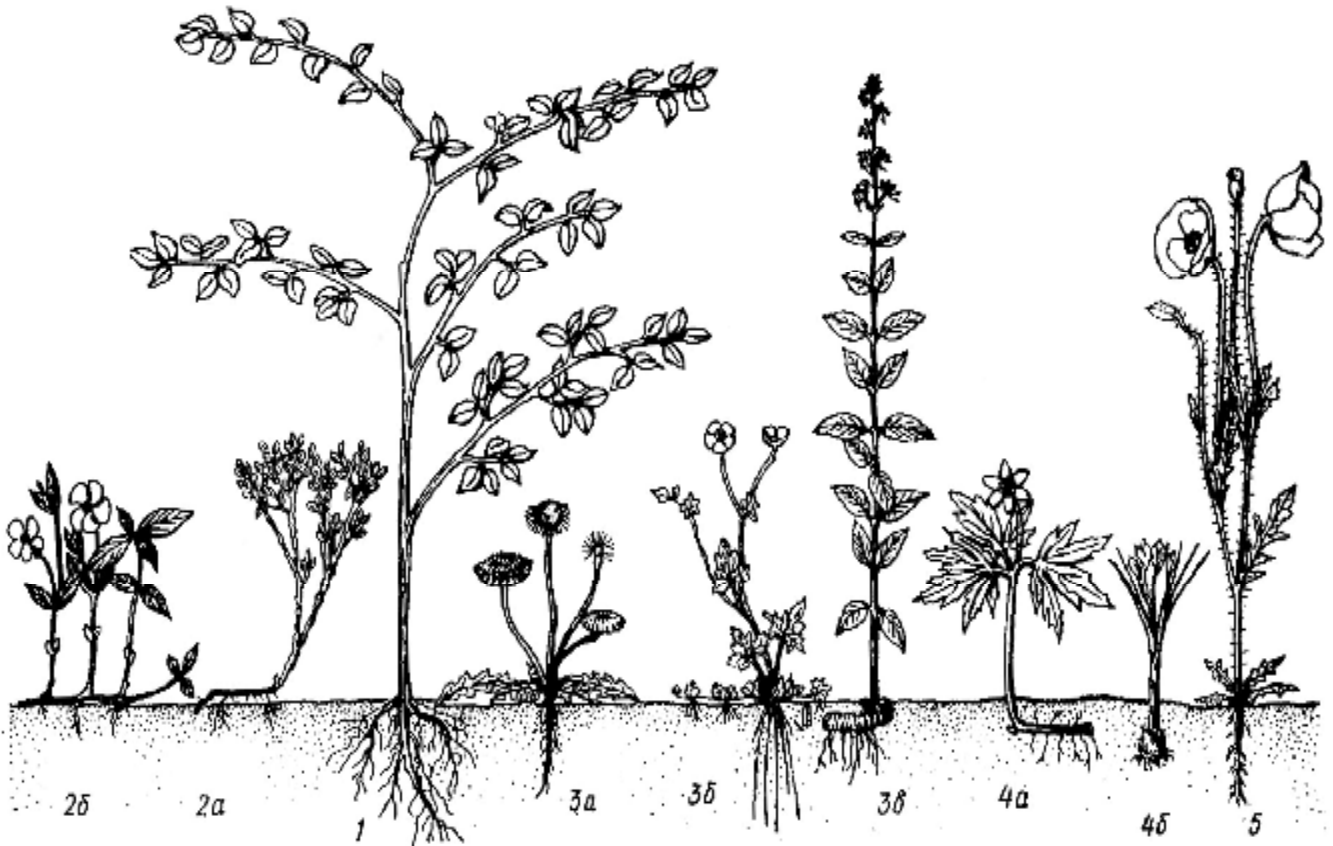


Рис. 5. Життєві форми за Раункієром: 1 – фанерофіт; 2а, 2б – підтипи хамефітів; 3а, 3б, 3в – підтипи гемікриптофітів; 4а, 4б – підтипи криптофітів; 5 – терофіт.

Серед фанерофітів виділяють трав'янисті форми. Це рослини тропічних лісів, зі сланкими стеблами і гілками, які не дерев'яніють (наприклад, бегонія). Існують епіфітні фанерофіти, або *епіфіти* – рослини, які живуть не на ґрунті, а на деревах або поверхнях інших об'єктів, використовуючи їх як місце прикріплення. Такими рослинами можуть бути деякі квіткові рослини або папороті (рис. 6)

Біологічні типи рослин за системою Раункієра утворилися як пристосування до кліматичних зон, тому співвідношення між типами системи в різних зонах буде різним. Співвідношенням між біологічними типами Раункієр дав назву „біологічний спектр“. Біологічний спектр відображає особливості клімату.

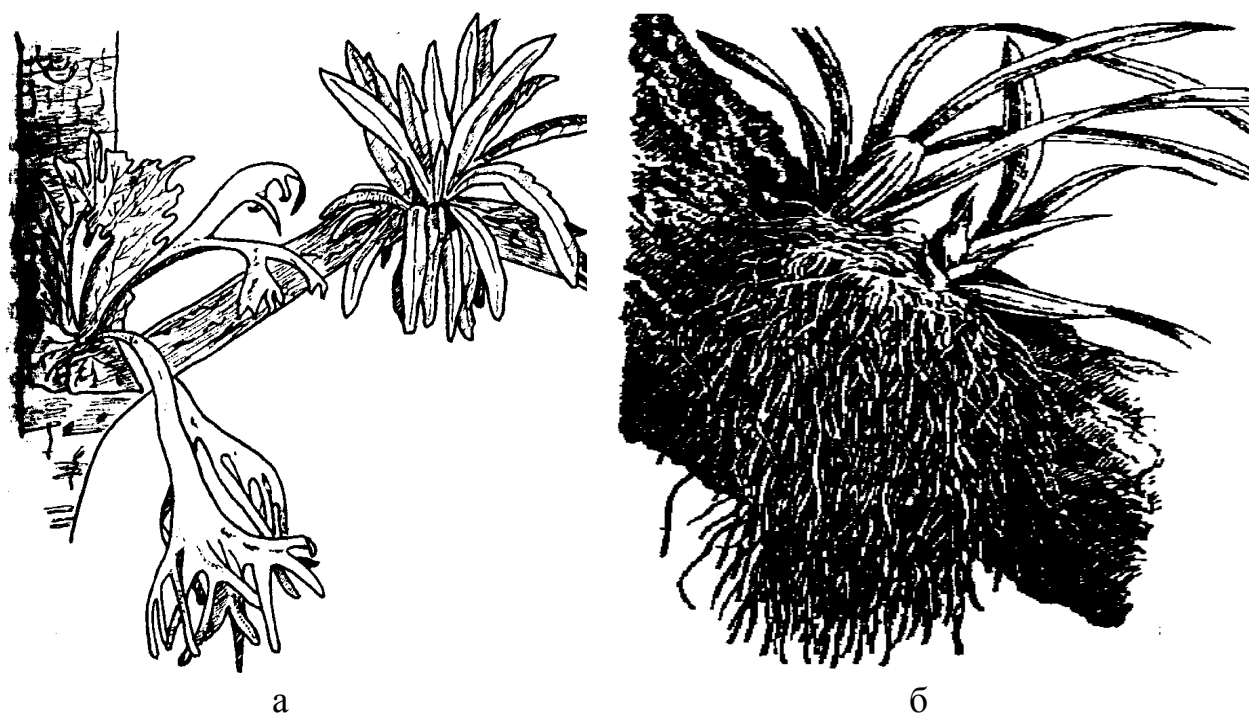


Рис. 6. Епіфіти вологих тропічних лісів: а) епіфітні папороті; б) епіфітні орхідеї.

У табл. 1 наведений приклад співвідношення біологічних спектрів вищих рослин. У тропіках панівну роль відіграють дерева та чагарники (фанерофіти). У Арктиці превалюють гемікриптофіти. Данія та Костромська область знаходяться в помірно-холодній зоні, спектр цих областей майже однаковий.

Таблиця 1

**Типи життєвих форм, % (за Раункієром)**

Район	Типи життєвих форм				
	фанерофіти	хамефіти	гемікриптофіти	криптофіти	терофіти
Тропічний	61	6	12	5	16
Арктичний	1	22	60	15	2
Данія	7	3	50	22	18
Костромська обл.	7	4	52	19	18

Співвідношення часток видів різних життєвих форм у флорі відображає різноманіття екологічних умов, у яких вони сформувались. В екології застосовують поняття типових спектрів життєвих форм (табл. 2), які відображають особливості флори та рослинності великих територіальних одиниць – *біомів*. У тропічному дощовому лісі практично відсутні трави й переважають фанерофіти. У тайзі, незважаючи на домінування фанерофітів (із родів *Pinus*, *Picea*, *Abies*, *Larix*), кількість їх видів незначна, у флорі переважають гемікриптофіти, як і в тундрі, де мало фанерофітів, але зростає кількість низьких кущиків-хамефітів. Хамефіти переважають і у флорі напівпустель, де клімат сухий та жаркий. У пустелі, де ще сухіше та жаркіше, зростає роль одnorічників-терофітів, які належать до ефемерів: більшу

частину сезону вони перебувають у стадії спокою, але після дощу швидко проростають й за два – три тижні дають насіння.

У 1922 р. Віл'ямс запропонував іншу класифікацію життєвих форм. Усі рослини поділяються на зелені та безхлорофільні. Зелені рослини, у свою чергу, ділять:

- 1) дерев'янисті;
- 2) трав'янисті багаторічні лучного типу;
- 3) трав'янисті багаторічні та однорічні степового типу.

Таблиця 2

**Спектри життєвих форм флор основних біомів світу, %  
(за Уїттекером, 1980)**

Біом	Фанеро-фіти	Хамефіти	Гемікриптофіти	Геофіти	Терофіти
Тропічний дощовий ліс	96	2	0	2	0
Субтропічний ліс	66	17	2	5	10
Широколистяний ліс	54	9	24	9	4
Тайга	10	17	54	12	7
Тундра	1	22	60	15	2
Степ	1	12	63	10	14
Напівпустеля	0	56	14	0	30
Пустеля	0	4	17	6	73

Безхлорофільні рослини – це гриби, бактерії аеробні та анаеробні. Деревні рослини з грибами та анаеробними бактеріями належать до деревної формації.

Трав'янисті рослини та анаеробні бактерії утворюють степову формацію.

Крім вищенаведених класифікацій відомі класифікації життєвих форм Б. Келлера (1938) В. М. Сукачова (1928) та Г. І. Поплавської (1924) та ін. дослідників. Поплавська та Сукачов виділяють дві життєві форми:

Едифікатори – рослини, які утворюють середовище рослинного угруповання. Вони бувають: а) самобутні, природні або корінні; б) дегресивні, які отримали статус едифікаторів у процесі порушення корінного рослинного покриву.

Супутні форми – рослини, які мають підпорядковане значення у створенні середовища.

Під життєвою формою, за Б. Келлером, розуміють певну систему екологічних пристосувань, пов'язану з типом рослини, її належністю до певного класу, родини, а іноді й роду.

Російські ботаніки часто застосовують класифікацію життєвих форм рослин І. Г. Серебрякова, який розрізняв *трави, чагарнички, чагарники, дерева*, а серед трав, у свою чергу, – *кореневищні* (короткокореневищні – *Poa pratensis* та довгокореневищні – *Agropyron repens*), *нещільнокущові* (*Festuca pratensis*) та *щільнокущові* (*Festuca valesiaca*), *стрижнекореневі* (*Rumex confertus*) та *китецекореневі* (усі однодольні) тощо.

Отже, можемо зробити висновок, що в екології життєві форми застосовуються як показники відношення рослин до середовища.

## Життєві форми рослин О. Л. Бельгарда

До 1930 р. існувала думка, що від єдиної системи життєвих форм слід відмовитись і для отримання більш об'єктивної картини необхідно поєднати декілька систем життєвих форм, які відображають відношення рослинного організму до різних факторів середовища.

О. Л. Бельгард запропонував життєві форми, які називаються екоморфами. Екоморфи, пристосовані до фітоценозу, називаються ценоморфами, до клімату – клімаморфами, геліотропу – геліоморфами, термотопу – термоморфами, ґрунтової родючості – трофоморфами, певних гігротопів – гігоморфами.

У межах ценоморф О. Л. Бельгард розрізняє силванти (лісові види), степанти (степові), пратанти (лучні), полюданти (болотні), галофіти (види, пов'язані із засоленням ґрунтів) та рудеранти (бур'янисті). Під визначенням „клімаморфи“ маються на увазі життєві форми Раункієра (фанерофіти, хамефіти, гемікриптофіти, криптофіти, терофіти).

## 9. Стратегії рослин

Екологічні стратегії, або типи поведінки, виду досліджувалися починаючи з кінця XIX ст. Широкого розвитку вчення про стратегії рослин набуло в 60-ті рр. XIX ст.

Дж. Макліод (Macleod, 1884) розділив рослини на «пролетаріїв» – однорічники, які існують завдяки більшій кількості насіння, та «капіталістів» – багаторічники, що з кожним роком накопичують «капітал» біомаси. Більшість «пролетаріїв» – вітрозapiлювані види, а «капіталістів» – комахозapiльні.

Л. Г. Раменський (1935) охарактеризував три «ценобіотичних» типи рослин, які отримали такі назви: віоленти (силовики, леви), патієнти (витривальці, верблюди) та експлеренти (шакали). «Ценобіотичні типи» Раменського були широко відомі за кордоном, а через 40 років їх перевідкрив англійський учений – еколог рослин Дж. Грайм. Типи стратегій Раменського-Грайма відображають співвідношення рослин до двох факторів: сприятливості умов існування та порушень (рис. 7).

**С** (від англ. Competitor – конкурент) – **віолент**. Це потужні рослини, частіше дерева, чагарники або високі кореневищні трави, які живуть у сприятливих умовах (теплій клімат, повне забезпечення водою та поживними елементами) за умов відсутності порушень. Такі рослини мають широку крону (або кореневище), за рахунок чого контролюють умови середовища й повністю (або майже повністю) використовують значні ресурси таких місць існування.

Віоленти завжди є абсолютними домінантами в угрупованнях, примішування інших видів незначне. Приклад віоленту – бук, у букових лісах під пологом темно й майже немає трав та чагарників (такі ліси називаються мертвопокровні). У разі погіршення умов існування (висихання ґрунту, засолення тощо) або за умови порушень (вирубка лісу, високі рекреаційні

навантаження, пожежі, вплив техніки тощо) віоленти гинуть, оскільки не пристосовані до виживання в складних умовах.

**S** (від англ. stress-tilerant – стійкий до стресу) – **пациєнт**. Рослини цих екологічних груп (ксерофіти, галофіти, оліготрофи, сціофіти тощо) існують у несприятливих умовах, володіючи спеціальними морфологічними та фізіолого-біохімічними адаптаціями для переживання стресу.

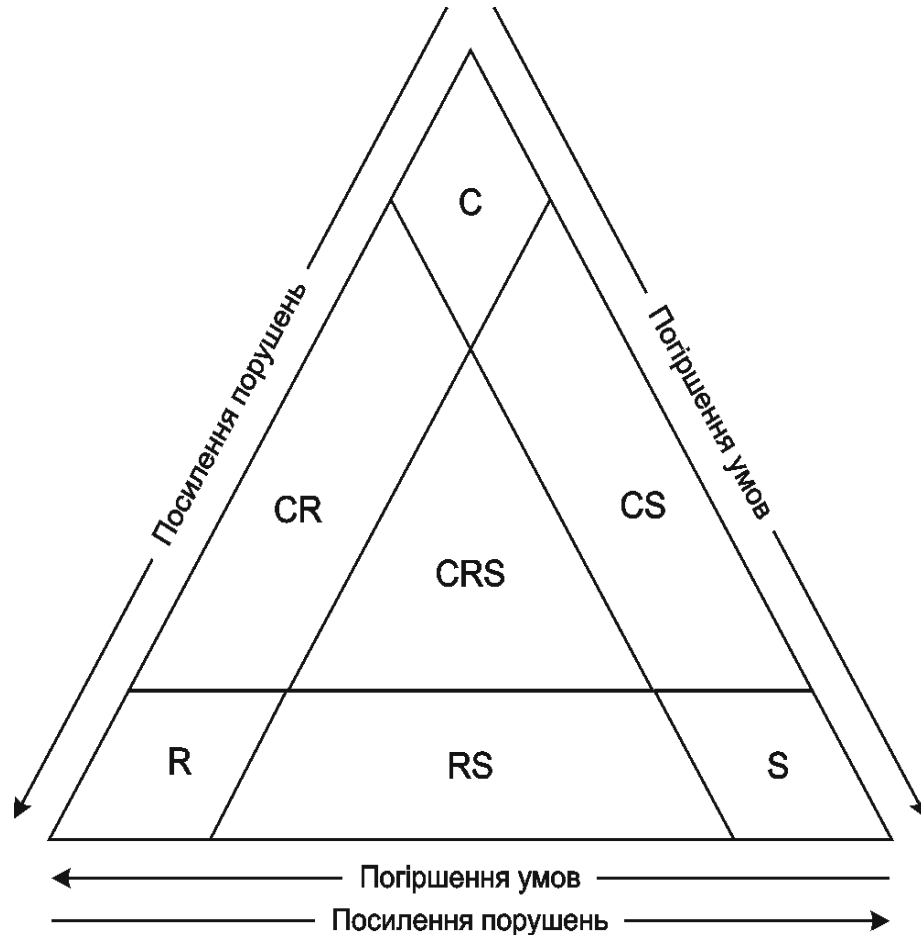


Рис.7. Трикутник Грайма: C, R, S – первинні типи стратегій; CR, CS, RS, CRS – перехідні (вторинні) типи.

**R** (від лат. kuderalis – бур'янистий) – експлерент (рудерал). Ці рослини замінюють віолентів за умов значних порушень місць існувань. Більшість із них – однорічники (рідше – багаторічники з розвиненою системою вегетативного розмноження). Вони формують банк насіння в ґрунті або мають пристосування для розповсюдження насіння (летючки, причіпки тощо).

Експлеренти першими відновлюються при порушеннях: насіння деяких із них уже міститься в ґрунті, а насіння інших швидко потрапляє на місце порушення вітром або іншими агентами. Експлерентами виступають весняні ефемероїди в лісах. Вони проходять основну частину циклу розвитку до того, як розпуститься листя на деревах, і таким чином уникають конкурентного впливу віолентів. До експлерентів належить більша частина культурних рослин.

У природі існує більше видів із вторинними стратегіями поведінки (наприклад, CR – кропива дводомна, CS – сосна звичайна тощо), ніж із первинними («чистих» видів). Деякі види володіють властивістю пластичності стратегії. Наприклад: дуб звичайний у місці існування з оптимальними умовами – типовий віолент, а біля південної межі ареалу – патент у чагарниковій формі.

Як підсумок зазначимо, що екологія кожного виду індивідуальна, немає двох видів, які були б однаково розподілені на градієнтах екологічних факторів, мали ідентичну життєву форму та однакову стратегію, варто пам'ятати про умовність вищезазначених типів та неминучість існування переходів між ними.

## **10. Популяційна екологія рослин**

Розвиток популяційної екології рослин розпочався в середині XX ст. і був пов'язаний у першу чергу з роллю видових популяцій у функціонуванні фітоценозів. У фітоценології прийнято вживати термін «ценопопуляція», що підкреслює місце й роль певного виду у функціонуванні фітоценозу. Головною метою вивчення ценопопуляцій є встановлення закономірностей життя рослинного виду в складі фітоценозу у зв'язку з його будовою та динамікою.

Рослинна ценопопуляція містить усі види в межах даного фітоценозу незалежно від їх фітоценотичного стану, ектопічних та генетичних особливостей. Популяції рослин являють собою складні системи різновікових, фенотичних та генетичних неоднорідних особин, які закономірно співіснують на території ценозу. Специфіка популяцій рослин у тому, що вони складені прикріпленими формами. Це зумовлює відносно дискретне та чітке просторове розподілення популяційних систем, однак висуває проблему внутрішньо-популяційних одиниць. Структура рослинного тіла є основою можливості вегетативного розмноження. У зв'язку з цим як структурні одиниці ценопопуляції можуть виступати особини як насінневого походження, так і вегетативного (партикули), а також клони (сукупність особин вегетативного походження) і навіть частини особин (фітомер, пагін, лист). В узагальнюючому вигляді ця різноманітність одиниць зведена до двох принципово внутрішньопопуляційних одиниць: морфологічної та фітоценотичної.

Морфологічна облікова одиниця – цілісний організм, що виник статевим або безстатевим шляхом, характеризується фізичною безперервністю. Основною ознакою фітоценотичної одиниці є те, що вона виступає як центр впливу рослин на середовище. Введення фітоценотичних облікових одиниць відображає процеси взаємодії частин ценопопуляції у складі фітоценозу: вплив рослин на середовище (фітогенне поле) проявляється в тому, що навколо рослини змінюється комплекс фізичних умов – освітленість, вологість, температурний та повітряний режим, вміст речовин у ґрунті тощо. Під впливом фітогенних полів визначаються як внутрішньовидові, так і міжвидові взаємодії у фітоценозі.



Популяція розглядається як цілісна самопідтримувана система, яка володіє специфічними функціями, структурою та виступає як форма існування виду, функціональна одиниця в складі біогеоценозу та елементарна одиниця еволюції.

### 10.1. Структура популяції

Структурованість ценопопуляції в просторі створює умови реалізації адаптивних можливостей популяції та її стійкої участі в біогенному кругообігу речовин. Структура популяції рослин тримірною й може розглядатися як у горизонтальному, так і у вертикальному векторах. Вертикальна структура пов'язана з розмірами та віковим складом рослин; ярусність значною мірою визначає фотосинтетичну активність ценопопуляції та фітоценозу в цілому.

Вертикальний складник популяції представлений ярусним розподілом елементів структури і тісно пов'язаний із розмірами та віковим станом рослин. Так, у лісових фітоценозах, які відрізняються найбільш вираженою ярусністю, вертикальна структура відображає розподіл крон дерев різних вікових груп; у схемі крони генеративних та синільних дерев утворюють перший ярус, молоді генеративні – другий, вергінільні – третій. Подібна ярусність пов'язана з морфо-фізіологічними відмінностями, зокрема: різні вікові групи розрізняються будовою листя, що відображає пристосування до різних умов освітлення, вологості та температури в різних ярусах.

Якості елементи горизонтальної структури популяцій рослин виступають ценопопуляційні локуси (субпопуляції), у ролі яких можуть розглядатися будь-які ділянки ценопопуляції, які відрізняються щільністю розташування особин, віковим складом та загальною фітомасою.

### 10.2. Вікові аспекти ценопопуляцій рослин

У складі ценопопуляцій вікова структура представлена декількома періодами, які містять ряд певних вікових станів організмів (табл. 3).

*Таблиця 3*

#### Вікові періоди та стани в насінних рослин

Період	Віковий стан	Індекс
Латентний	Насіння	sm
Прегенеративний	Проросток	pl
	Ювенільний	J
	Іматурний	im
	Віргінільний	v
Генеративний	Молода рослина	g1
	Зріла рослина	g2
	Стара рослина	g3
Постгенеративний	Субсенільна рослина	ss
	Сенільна рослина	s
	Відмираюча рослина	sc

У реальних популяціях межі віку двох суміжних вікових станів у деякому ступені перекриваються, це пов'язано з тим, що індивідуальний хід

онтогенезу в окремих організмів не збігається й конкретні особини можуть досягати певного вікового стану в різні календарні строки. Набір вікових станів у популяції визначає інтенсивність репродукції, захоплення простору, процесів самозрідження тощо. У цілому, залежно від вікового стану (*вікового спектра*) популяція характеризується певними властивостями, що відображають її онтогенетичний стан як цілісної системи. Ценопопуляції, складені переважно особинами прегенеративного періоду, характерні для початкових етапів освоєння простору в біогеоценозі, називаються *інвазійними*, не здатними до самопідтримки. Ценопопуляції, які мають усі або майже всі вікові групи, – *нормальні*, здатні до самопідтримки, не залежать від зовнішнього надходження насіння і стійко освоюють простір та беруть повноправну участь у складі біогеоценозу. Тривале самостійне існування популяції може призвести до втрати генеративного комплексу вікових станів, така популяція втрачає можливість самопідтримки, стає залежною від зовнішніх джерел насіння й кваліфікується як *регресивна*.

## **11. Індикація ґрунтових умов за рослинами та рослинністю**

Тісний взаємозв'язок рослин з умовами існування дозволяє не тільки за особливостями рослин судити про їх потреби, але й за характером рослинності зробити висновки про властивості навколишнього середовища – використовувати рослинність як *індикатор умов*. Визначення властивостей середовища за рослинами та рослинним покривом – основне завдання розділу ботаніки – *фітоіндикації*, або вчення про рослинні індикатори. Індикаційне значення рослинного покриву особливо велике тому, що серед елементів природи він найбільш доступний для спостереження, чутливий та пластичний.

Об'єктами *фітоіндикації*, на які можуть вказувати рослини та рослинні угруповання, можуть бути: 1) властивості ґрунтів (хімічний склад, родючість, ступінь засолення, кислотність, режим зволоження); 2) склад та властивості ґрунтів та гірських порід (геологічна індикація); 3) антропогенні зміни в ґрунтовому середовищі як сучасні (різні забруднення), так і колишні (сліди окультурення та різних порушень).

Як індикатори особливо цінні види з вузькою екологічною амплітудою, що відповідають певним сукупностям умов. Розрізняють індикатори позитивні та негативні. Перші вказують на певну особливість середовища (наприклад, велика кількість гігрофітів – надлишкове зволоження ґрунту), другі – виключають певні умови в даному місці існування, оскільки не витримують або уникають їх (зокрема ріст рослин-глікофітів виключає високу концентрацію солей у ґрунтовому розчині).

*Індикаторними ознаками*, які вказують на певні умови, можуть слугувати різні характеристики цілих рослинних угруповань (флористичний склад, наявність або відсутність видів-індикаторів або екологічних груп) й окремих рослин (зовнішній вигляд, морфологічні та анатомічні особливості -

форма росту, галуження, незвичне забарвлення або форма квітів, листя тощо;  
хімічний склад, інтенсивність деяких фізіологічних процесів).