

О.О. Лаптев

Екологія рослин
з основами
біогеоценології

Київ

Фітосоціоцентр

2001

ББК Е52
Л24

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

Посібник підготовлений за матеріалами лекцій, прочитаних на кафедрі ботаніки біологічного факультету Київського національного університету ім. Тараса Шевченка протягом 1983–1998 рр.

Рецензент: проф. кафедри ботаніки Київського національного університету, д.б.н. В.А. Соломаха

ISBN 966-7938-48-4

© Лаптев О.О., 2001
© Український фітосоціологічний центр, 2001

Зміст

Частина I. Екологія рослин	
Вступ	4
Короткий історичний нарис екології рослин	13
Вчення про екологічні фактори	20
Роль окремих екологічних факторів у житті рослин	
Світло як екологічний фактор	28
Світло та життєві функції рослин	34
Тепло як екологічний фактор	39
Вода як екологічний фактор	52
Повітря як екологічний фактор	63
Фізичні ознаки повітря (ФОП), вплив їх на рослини	66
Ґрунти як важливий комплексний екологічний фактор	73
Екологічні особливості рослин, що ростуть на різних ґрунтах	88
Клімат як екологічний фактор	92
Частина II. Основи біогеоценології	
Вчення про популяції рослин	95
Вчення про життєві форми рослин	108
Вчення про біогеоценози та біогеоценотичний покрив	120
Біогеоценотичний покрив	125
Структурно-функціональна організація біогеоценозів	129
Біотичні та геологічні кругообіги у біосфері. Діяльність людини як соціотична ланка в кругообігах	134
Список літератури	140

Екологія рослин

Вступ

Даний спецкурс є комплекція (збірка), що складається з трьох частин:

1. Екологія окремих видів рослин — аутоекологія, або факторальна екологія рослин;

2. Екологія рослинних популяцій (видових) — демекологія;

3. Основи біогеоценології.

Інколи термін "фітоценологія" вживають як синонім терміна "геоботаніка", що не зовсім вірно, оскільки фітоценологія є розділом ботаніки, який вивчає сукупності рослин (фітоценози), а геоботаніка є наукою про рослинний покрив Землі, його склад, будову, історію розвитку, розподіл по території тощо. Тим часом більшість учених колишнього СРСР включали в геоботаніку фітоценологію та ботанічну географію.

Геоботаніка буде правомірним синонімом фітоценології і за К. Вальтером (1984), на думку якого, Земля являє собою єдине ціле, а отже, її рослинний, або біогеоценотичний, покрив, який саме і вивчає геоботаніка (біогеоценологія), також є єдиним цілим.

Наука про рослини — фітологія (ботаніка) включає три великих розділи: флористику, систематику та геоботаніку.

Загальна геоботаніка поділяється на флористику, історичну, ценологічну та екологічну геоботаніку. Існує також окрема геоботаніка, предметом якої є опис рослинності по регіонах. На нашу думку, виходячи з традиції тлумачення вчення В.І. Вернадського про біосферу, геоботаніку слід визначити як один з основних розділів геобіології (Шеляг-Сосонко та ін., 1991).

Вчення В.І. Вернадського про біосферу, як про активну оболонку Землі, в якій сукупна діяльність живих організмів проявляється як геокліматичний фактор планетарного масштабу й значення, стало логічним завершенням потужного інтелектуального руху таких наук, як геологія, хімія, біологія, медицина, назустріч одна одній.

Вже наприкінці XIX ст. виникли наукові напрями геобіологія та біогеологія (Василевич, Іванов, 1984). Саме в цьому концептуальному та семантичному руслі виникає термін і наука — геоботаніка. Проминаючи подробиці історії розвитку геобіології, відзначимо, що в 1940 р. французькі вчені П.Т. Шарден і А. Моруа заснували в Парижі науково-дослідний інститут геобіології (Землі та Життя) (Копан, 1981). Аналогічним інститутом була Комісія по вивченню природних виробничих сил у Росії, організатором і першим головою якої був В.І. Вернадський (1915). Очевидно, що геобіологія є частиною вчення про біосферу або навіть частиною теоретичної біології. В руслі подібного визначення геобіології і набуває змісту виділення її окремих напрямків типу геобо-

таніки, таких як, геозоологія, геовірусологія, геобактеріологія, геомікологія та ін. Таким чином, на порядок денний виходить створення образу рослинного покриву (або біогеоценотичного покриву Землі) на підставі вивчення його саморухомості, самоорганізації та саморозвитку, як природного тіла біосфери (природи). Отже принциповою відмінністю між фітоценологією, з одного боку, та геоботанікою, з другого, є те, що перша вивчає окремі фітоценози, тобто взаємодію між рослинами в рослинних угрупованнях, а друга — рослинний покрив Землі в цілому, в комплексі з ґрунтами, геологією, мікрокліматом, гідротермічним режимом тощо. Біогеоценологія вивчає будову та динаміку окремих біогеоценозів як елементарних одиниць глобальної екосистеми — біосфери, причому біогеоценозів не тільки природних, але й штучних, створених людиною. Відтак вона є теоретичним фундаментом науково-технічних знань про рекультивацию земель та відновлення рослинності, про раціональне природокористування. Таким чином, біогеоценологія включає техногенну біогеоценологію, зокрема біогеоценотичного покриву сучасного урболандшафту, його екологічного стану та шляхів оптимізації.

Екологічна геоботаніка, на відміну від названих вище розділів геоботаніки, в основному описових, вивчає закономірності розподілу рослинності на земній кулі, а також сутність кругообігу речовин та перетворення енергії в біосфері. Тому вона передбачає оволодіння фізіологічними методами, і не тільки аналізує ті чи інші явища, але й прагне до синтезу та прогнозування їх.

Необхідність спецкурсу "Екологія рослин з основами біогеоценології" разом з двома іншими спецкурсами ("Географія рослин" — доц. Любченко, "Фітоценологія" — проф. В.А. Соломаха) складають єдиний спецкурс "Загальна ботаніка та біогеоценологія" і закладають наукові основи комплексного вивчення проблем загальної геоботаніки, що є вкрай актуальним. Для підвищення рівня фахової підготовки студентів необхідно також до практичних занять з флористики і систематики додати заняття з геоботанічного (біогеоценотичного) вивчення рослинності і прогнозування динаміки її сукцесійних змін та з моделювання заходів щодо охорони та оптимізації рослинності. В сучасних умовах не можна розглядати екологію рослин у відриві від усього комплексу екологічних дисциплін. Нині вже є очевидною потреба в спецкурсі нового спрямування: "Біогеоценологія урболандшафту (біогеоценотичний покрив сучасного урболандшафту, його екологічна роль та шляхи оптимізації).

Розглянемо коротко основні напрями екології. Термін "Екологія", як відомо, був уведений німецьким зоологом Е. Геккелем, котрий у своїх працях: "Всеобщая морфология организмов" (1866) та "Естественная история миротворения" (1868) вперше спробував визначити суть нової науки. Цей термін походить від грецького *oikos* — "оселя", "середовище". Е. Геккель визначив екологію як загальну науку про зв'язок організмів із оточуючим середовищем. За Е. Геккелем екологія

є наукою "про домашній побут живих організмів, вона покликає досліджувати "всі ті заплутані взаимовідносини, які Дарвін умовно визначив як боротьбу за існування".

Екологія рослин — наука, що виявляє закономірності зв'язків між рослинами та середовищем їхнього існування (Шенников, 1950). Інакше кажучи, предмет, або завдання, екології рослин полягає в тому, щоб з'ясувати численні взаємозв'язки між рослинними організмами та факторами місцезростання, пояснити, узагальнити та відбити ці зв'язки в усій їхній складності та змінності (Лархер, 1978). За Б. Келлером (1935), "екологія рослин вивчає особливості форм, будови, хімізму і всього життя рослин, певні характеристики поєднання оточуючих зовнішніх умов у їхній тісній взаємодії, загальному русі та перетворенні". Як вказує М.С. Двораківський (1983), взаємодія між живими організмами й оточуючим середовищем, обмін речовин та енергії між ними, пристосування організмів до умов існування, які постійно змінюються, роблять можливим життя на Землі. Вивчення такої взаємодії й становить основний зміст екології рослин.

Комплексний, або синтетичний, підхід до вивчення екології рослин обумовлений також ієрархією рівнів живого на планеті. В принципі зараз існує кілька поглядів щодо цього.

М.А. Голубець (1982) виділяє три рівні організації живого на планеті: організмівий, популяційний та екосистемний.

На організмовому рівні головною функцією живого є розмноження-відтворення собі подібних, насичення життєвого субстрату, безперервний процес синтезу і деструкції, розгортання кругообігу та ускладнення біосфери.

Популяційний рівень встановлюється, виходячи із поняття про популяції як локальні об'єднання особин. Він охоплює популяції вищих та нижчих рослин, тварин і мікроорганізмів. На популяційному рівні основною функцією живого є формування в певному обмеженому ареалі (просторі, зайнятому однією популяцією) такого населення виду, котре за структурою та життєвими особливостями найбільшою мірою відповідає середовищу його існування.

Головною ознакою екосистемного рівня є функціональна єдність живих та неживих компонентів (живих організмів і середовища їхнього існування), яка охоплена безперервним обміном речовин та енергії, і те, що екосистема є ареною життя на Землі.

Поза екосистем життя не існує. Вони являють собою ті універсальні утворення, в яких забезпечується безперервний функціональний зв'язок між живою та неживою природою, безперервний рух речовин по біохімічних циклах та постійна трансформація сонячної енергії в трофічних ланцюгах.

Головна функція екосистем на планеті це забезпечення постійної передачі сонячної енергії та постійного обміну речовин між усіма її живими компонентами, а також між ними та середовищем їхнього існування (неживими або косними компонентами).

Всі три рівні є первинними (Вернадський, 1967), — і всі вони формувались на планеті одночасно. Завадський (1968), вважає, що надорганізміві системи організації такі ж древні, як саме життя.

Існування будь-якого організму можливе лише за умови, коли він "працює" в цілісній системі трансформації речовин та енергії, тобто займає відповідну екологічну нішу, завойовану ним у боротьбі за існування, і виконує функції, які відповідають його структурі і життєвим особливостям та перебувають у тісному функціональному зв'язку з іншими компонентами екосистеми. Компонентом екосистеми можна вважати й окремий організм. З другого боку, окремо взятий організм також необхідно розглядати як елементарну екосистему (Даждо, 1975). Даждо відзначає, що біологічні науки можна розподілити по різних рівнях організації живого. Макромолекулярний рівень відноситься до сфери цитології; органний, або функціональний, в об'єкті фізіології; рівень окремих особин розглядається морфологією, анатомією, систематикою; рівень популяцій, видових комплексів, екосистем та біосфери є предметом екології. В. Сидякін, Д. Сотников, А. Сашков (1987) вказують, що організм є самостійно існуючою універсальною одиницею рослинного і тваринного світу, що функціонує в нерозривному зв'язку з оточуючим середовищем. Життєдіяльність організму є результатом інтеграції з'єднаних між собою рівнів організації живої природи. Кожному простому (одноклітинному) або складному (багатоклітинному) організмові притаманна певна структурна організація. Вони виділяють п'ять рівнів організації живої природи.

Перший (молекулярний) рівень організації спостерігається в простих одноклітинних прокаріотичних організмах, котрі характеризуються лише організацією ланцюгових полімерних макромолекул, білків, нуклеїнових кислот та інших сполук, що входять до складу протоплазми.

Другий рівень — високоорганізовані одноклітинні еукаріотичні організми, які характеризуються складнішою структурою. В них вміст клітини (або протоплазма) оточений оболонкою, на внутрішньому боці якої знаходиться справжня клітинна плазматична мембрана, котра регулює обмін речовин між клітиною й оточуючим середовищем. Це надмолекулярний, або в цілому клітинний, рівень організації.

Третій рівень — це так званий тканевий рівень структурної і функціональної організації живого. В процесі еволюції виникають багатоклітинні організми. Їм притаманна структурна і функціональна диференціація та спеціалізація клітин; утворюються тканини. Різні тканини здатні виконувати різні біологічні функції і т.д. Утворення тканин нерозривно пов'язане з формуванням органів.

Четвертий рівень — організмовий, коли окремі системи (дихальна, кровоносна, нервова) проявляють сумісну діяльність. Це системний рівень структурної та функціональної організації цілісного організму.

До п'ятого рівня відносяться всі надорганізміві рівні організації живої природи: популяційно-видовий, біогеоценотичний та біосферний. Зокрема, популяція, як частина виду, здатна довго існувати в часі і просторі, самовідновлюватися й трансформуватися шляхом переважного розміщення

найбільш пристосованих груп особин, котрі мають генетичні відмінності. В ряді поколінь відбуваються зміни складу популяцій і форм організмів, які входять до їхньої структури, що спричиняється до видоутворення.

Таким чином, класифікація рівнів організації живого на Землі, що запропонована, розглядає їх в організмовому та надорганізмовому інтервалі, а клітинні і молекулярні рівні розглядає як підпорядковані системи організмового рівня, а класифікація більшого значення надає внутрішньоорганізмовим рівням організації живого. Однак принципово вони не відрізняються. Зокрема, на молекулярно-генетичному рівні гени являють собою елементарні структури, а елементарними явищами є їхня здатність до конваріантної редуплікації (тобто до самовідтворення зі змінами на основі матричного принципу) та до мутацій. На онтогенетичному рівні елементарною структурою живого є особина (організм), індивіда, а елементарним явищем — онтогенез, тобто розвиток особи від зародження до смерті. Регулюючим фактором є генотип. Основою популяційно-видового рівня є популяція, а елементарним явищем — процес вільного схрещування (панміксія). Регулюючим фактором є генопласт. Біогеоценотичний рівень життя характеризується елементарною структурою — біогеоценозом, а обмін речовин та енергії в ньому — елементарне явище.

За Яковлевим та Чоломб'яком (1990), найголовнішими рівнями живого на Землі є молекулярно-генетичний, онтогенетичний, популяційно-видовий, біогеоценотичний (екосистемний).

Для зручності вивчення живого виділяють більшу кількість рівнів, а саме: молекулярно-генетичний, клітинний, тканевий, органний, онтогенетичний, популяційний, видовий, біогеоценотичний та біосферний.

Порівняння цих класифікацій свідчить, що між ними немає принципів відмін, але наявне різночитання щодо початкових рівнів організації. Так, за М.А. Голубцем, рівень організмовий, що існує, — генотип, популяційний — генофонд, екосистемний — генопласт. Слід враховувати, що вивчення спекурсу екології рослин з основами біогеоценології рослин спирається на такі фундаментальні дисципліни, як ботаніка (у розумінні як система наук про рослини і рослинність), у тому числі фізіологія рослин; фізика, хімія, математика, загальна екологія, економіка тощо, оскільки ці науки безпосередньо пов'язані між собою, як, наприклад, екологія рослин (наука про середовище (знаходження, зростання, перебування) рослин) і економіка (наука про специфіку ведення виробництва (використання), зокрема, рослин); екологія рослин та фізіологія рослин, яку інколи ще називають фізіологічною або експериментальною екологією рослин і яка вивчає фотосинтез і транспорт речовин, ґрунтове живлення, водний обмін, ріст та розвиток рослин, тобто котрі в живому організмі нероздільні.

Фізіологія рослин є також теоретичною базою клітинної та генної інженерії.

Початок експериментальної екології (фізіології) рослин був покладений у I пол. XVII ст. дослідниками голландського вченого Я.Б. ван Гельмонта по вивченню живлення рослин. Основні етапи розвитку фізіології

рослин пов'язані з відкриттям фотосинтезу Дж. Пристлі і Ж. Сенб'є (кінець XVIII ст.), розробкою теорії мінерального живлення рослин німецьким хіміком Ю. Лібіхом і французьким Ж. Бусенго (II пол. XIX ст.), а також інтенсивним вивченням механізму дихання рослин російськими біохіміками В. Палладіним та А. Бахом (наприкінці XIX ст.). У фізіології рослин уже давно розроблений і застосовується класичний вегетативний дослід у різних його формах. Тепер широко використовують методи біофізики, біохімії та методи культури тканин і клітин, хоча останні доцільніше відносити до біотехнологій.

Напрямок екології рослин у Росії був започаткований працями професора Казанського університету Ф.Ф. Леваківського про вплив різних елементів середовища на форму та розвиток рослин. А. Шимпер у книзі "География растений на физиологической основе" наблизив екологію до фізіології рослин. Цей фізіологічний напрямок добре відображений у працях Клебса: "О произвольных изменениях растительных форм" (1905) та Г. Люндерда "Влияние климата и почвы на жизнь растений" (1925, 1937). Сучасна книга Лархера "Екологія рослин" (1978). Один із засновників екології рослин в колишньому СРСР Б.О. Келлер зробив значний внесок в розвиток експериментальної, (так званої динамічної) екології рослин, (опрацювавши метод екологічних рядів (1967)), тощо. Екологічний напрямок носять роботи М.А. Максимова, А.І. Іванова, П.А. Геккеля, А.А. Нечипоровича, О.В. Заленського, К.М. Ситника та ін.

Історично фізіологія рослин виникла як одна з гілок ботаніки та у свою чергу з'явилась тією науковою дисципліною, у надрах якої одержували свій розвиток біохімія та мікробіологія.

В наш час фізіологія рослин є самостійною наукою, яка вивчає процеси життєдіяльності рослинних організмів, їхніх органів, тканин та окремих клітин. Фізіологія тісно пов'язана з біохімією і є основою багатьох екологічних досліджень. Одне з її найважливіших завдань полягає у встановленні залежності між структурою і функцією.

Екологія вивчає умови існування живих організмів у природних екосистемах, а економіка — життєдіяльність людини в штучно створених умовах господарювання. Але сама людина є важливим антропогенним фактором у формуванні екосистем планети.

Загальна, або глобальна екологія, за визначенням В. Лархера (1978), — це наука про взаємовідношення та взаємодію між різними живими організмами й оточуючим середовищем; про обмін речовин і потоків енергії, який робить можливим життя на планеті; про пристосування організмів до мінливих умов існування.

Ця наука вивчає закономірності існування, формування та функціонування біологічних систем усіх рівнів (від організмового до біосферного) та їхній зв'язок із середовищем і служить теоретичною основою раціонального природокористування та науковою базою для розробки стратегії і тактики взаємозв'язків суспільства з природою.

Об'єктом екологічних досліджень можуть бути, як відомо, види, популяції, біоценози (угруповання), біогеоценози, біосфера. За принципом вивчення таксономічних груп організмів виділяється екологія рослин,

екологія тварин, екологія мікроорганізмів та екологія людини. Може бути також екологію водоростей, грибів, комах, риб, птахів, ссавців тощо.

Рівні екологічного значення (за сучасними уявленнями) показані на структурній схемі (рис. 1). Як уже відмічалось, останнім часом дедалі більше розвивається так звана фізіологічна екологія, котра вивчає фізіологічні зміни живих організмів у процесі пристосування до зовнішніх умов; біохімічна екологія, завданням якої є з'ясування закономірностей адаптивних реакцій організму на молекулярному рівні, та ряд інших напрямків.

Соціоекологія і сучасна екологія широко застосовують різноманітні методи й технічні прийоми дослідження, зокрема, інструментальне вивчення різних процесів (діагностичне дистанційне вивчення рослинності з літаків та супутників); інтенсивності фотосинтезу залежно від зовнішніх умов. За допомогою автоматизованих систем радіоізотопами проводяться нічні спостереження в інфрачервоних променях, застосовується тепло- і радіолокація, математичне моделювання тощо. Актуальність екологічних досліджень полягає в тому, що вони дозволяють оцінити розумову і господарську діяльність людини як екологічного фактора в усій біосфері, а також у тому, що вони виявились здатними синтезувати природні та гуманітарні науки. (Одум, 1975; Голубець, 1982). Зокрема, це підтверджується інтенсивним розвитком соціально-природоохоронної науки — соціоекології. Всі живі організми виявляють фундаментальну схожість між собою. В них містяться тільки ті хімічні елементи і тільки ті форми енергії, котрі є в оточуючому їх неживому середовищі; і це може служити доказом того, що всі живі організми виникли природним шляхом з неживої природи. Основа живого тіла всіх живих організмів складається з білків та нуклеїнових кислот, які визначають найважливіші властивості життя: обмін речовин та відтворення. Загальною характерною особливістю всіх живих організмів є постійний обмін речовин із зовнішнім середовищем, котрий здійснюється завдяки перебігу протилежних, але нероздільних процесів: асиміляції та дисиміляції; в результаті першого організм поглинає речовини ззовні та будує (синтезує) з них подібні до тих, що входять до складу його тіла, а в результаті другого — в організмі постійно розпадаються та відчужуються ті чи інші речовини.

Через узгодженість цих процесів організм підтримує свою форму та індивідуальність подібно до того, як зберігає свою форму струмисько води або полум'я свічки.

Поряд з потоком речовин крізь організм йде потік енергії, яку він витрачає для синтезу різних органічних сполук. Джерелом такої енергії може бути промениста енергія Сонця (при фотосинтезі, коли енергія добувається ззовні) або енергія, котра вивільняється в процесі окислення (розпаду) інших органічних речовин при дисиміляції (наприклад, при диханні).

Більшість рослин містить ферменти зеленого кольору — хлоропласти, здатні до фотосинтезу. Автотрофні організми є первинною біоенергетичною ланкою в біотичному кругообігу речовин.

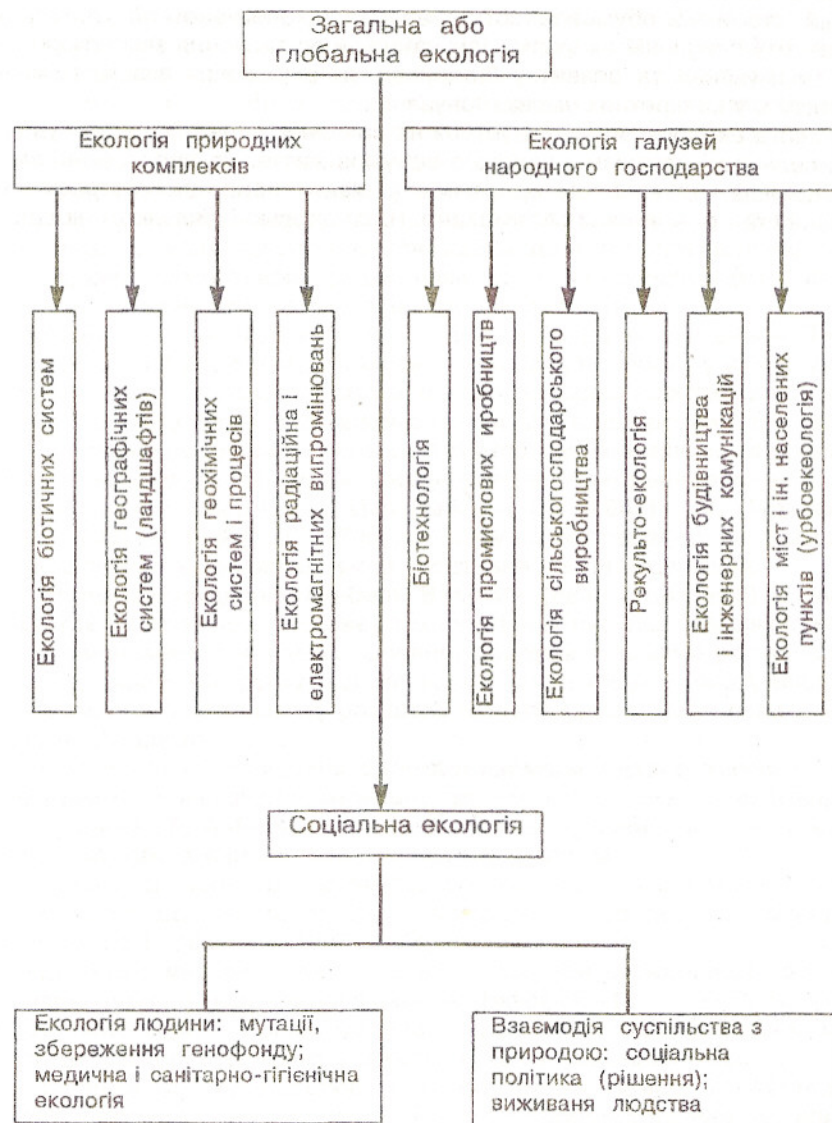


Рис.1. Структура екологічного знання

На III Міжнародній екологічній конференції (1954) зміст сучасної екології був визначений так: вивчення видових пристосувань організмів у їхній історичній обумовленості; вивчення закономірностей утворення та розвитку популяцій як форми існування виду; вивчення закономірностей формування та розвитку біоценозів як вираження взаємозв'язків організмів у конкретних умовах існування.

Увага екологів зосереджується на вивченні зв'язків, пристосувань та чисельності організмів залежно від умов життя, на дослідженні змін середовища під впливом організмів у різних природно-географічних ландшафтах та в умовах спрямованої господарської діяльності людини.

Короткий історичний нарис екології рослин

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

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

Учень і друг Арістотеля, один з перших ботаніків Теофраст (372–287 р. до н. е.) відзначив своєрідність рослин у різних умовах зростання, залежність їхньої форми та особливостей росту від ґрунтів і клімату. Йому було відомо понад 600 видів рослин. Він створив класифікацію рослин і вже систематизував накопичені спостереження з морфології, географії тамедичного використання рослин.

Перші систематики А. Цезальпіно (1519–1607), Ж. Турнефор (1656–1708), Д. Рей (1627–1705) та інші у своїх працях також вказували на залежність рослин від умов зростання або вирощування.

Німецький філософ Альберт Великий (біля 1193–1280) у своїх трактатах про рослини торкався технологічних питань, розмірковуючи, що причини зимового спокою рослин, залежність їхнього росту і розвитку від живлення ґрунту, від сонячного тепла тощо. В епоху Відродження величезний вплив на розвиток біології взагалі мали великі географічні відкриття.

У XVII–XVIII ст. екологічні відомості займали нерідко значну частину в працях, присвячених окремим групам живих організмів. (Наприклад, у працях Р. А. Реомюра — про комах, Л. Трамбле про гідр і мшанок) (1744) або в описах мандрівників-натуралістів.

Велике значення для розвитку ботаніки та зоології мала штучна класифікація рослин та тварин, побудована шведським природодослідником К. Ліннеєм (1707–1778).

Ідею про мінливість видів під впливом умов середовища обстоював французький природодослідник Ж. Бюффон (1707–1788). На його думку, переродження видів можливе під впливом таких зовнішніх факторів, як температура клімату, якість їжі та гніт одомашнення.

Французький природодослідник Жан Батіст Ламарк (1744–1829), котрий створив учення про еволюцію живої природи, вважав, що вплив "зовнішніх обставин" є однією з найважливіших причин пристосувальних змін організмів, еволюції тварин і рослин.

Подальшому розвитку екологічного мислення сприяла поява на початку XIX ст. біогеографії. Одним із засновників географії рослин був німецький природодослідник, географ і мандрівник Гумбольдт (1769–1859). Його праці (1807) визначили новий екологічний на-

прямою у географії рослин. Він ввів поняття "фізіономія ландшафту", котра визначається зовнішнім виглядом рослинності. У схожих загальних і вертикально — поясних географічних умовах у рослин різних таксономічних груп виробляються схожі "фізіономічні" форми, тобто однаковий зовнішній вигляд. За розподілом та співвідношенням цих форм можна судити про специфіку фізико-географічного середовища.

У XVIII–XIX ст. багато екологічних відомостей містилося в працях російських учених природодослідників С.П.Крашенінікова (1711–1755), Й. Гмеліна (1709–1755), П.С. Палласа (1741–1811), І.І. Лепехіна (1740–1802), А.Т. Болотова (1738–1833). Зокрема, І.І. Лепехін склав опис рослинних ландшафтів пустель, тропіків, полярної зони. При цьому він вказував на залежність розповсюдження рослин від змін клімату та на схожість високогірних і тундрових рослин. А.Т. Болотов надавав великого значення формотвірному впливу середовища на рослини. У період панування в науці водної та гумосової теорії живлення рослин він плідно розвивав учення про мінеральне живлення рослин, створив класифікацію місць існування, розглядав у своїх працях питання взаємозв'язків між рослинами.

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

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

А. Декандоль є одним із засновників екології рослин, як науки. Перемога еволюційного вчення Ч. Дарвіна після виходу його книги "Походження видів шляхом природного добору" 1859 р. ознаменувала новий етап в розвитку екології. Екологія рослин, що зародилася в надрах ботанічної географії, перетворилася у самостійну науку, яка вивчала переважно пристосування (адаптацію) рослин до умов середовища.

Велику роль у розвитку екології рослин в Росії відіграли праці російського ботаніка-еволюціоніста А.М. Бекетова (1825–1902) — одного з основоположників морфології та географії рослин. У своїй праці "Географія рослин" (1896) він сформулював поняття про біологічний комплекс як сумму зовнішніх умов, до яких рослини пристосовуються в процесі історичного розвитку.

Якщо до початку XIX ст. вважали, що головне значення в розповсюдженні рослин на планеті мають кліматичні фактори (тепло, опади), то в міру вивчення подібних за кліматом регіонів та їхньої рослинності, все більшу роль почали відводити ґрунтовим факторам (наявність гумусу, засоленість ґрунтів, вічна мерзлота, рівень ґрунтових вод тощо).

Наприкінці XIX ст. в екології рослин намітилися два напрями: еколого-морфологічний та фізіологічний, або експериментальний.

У 1895 р. вийшла в світ книга датського вченого Й.Е. Вармінга "Розподіл рослин в залежності від зовнішніх умов (Екологічна географія рослин)", в якій він визначив завдання екології, відрізняючи при цьому "Екологічну географію від "флористичної".

Російське видання цієї книги супроводжувалось статтею Г.І. Танфільєва про рослинність Росії.

Вармінг по праву вважається одним з основоположників екології рослин, хоч офіційно як самостійна галузь ботаніки вона визнана тільки в 1910 р. на Всесвітньому ботанічному конгресі у Брюсселі.

Виділяється окремий "морфолого-біологічний" напрямок в екології рослин, котрий згодом перейшов у вчення про життєві форми рослин (книга німецького ботаніка О. Друде "Екологія рослин" (1913) та ін.).

У дисертації професора Казанського університету Ф.Ф. Леваковського "Про вплив деяких зовнішніх умов на форму коренів" та його наступних публікаціях про вплив різних елементів середовища на форму і розвиток рослин простежується початок експериментального фізіологічного напрямку. У 1898 р. вийшла книга А. Шимпера "Географія рослин на фізіологічній основі" — ґрунтове зведення, котре зближує екологію рослин з експериментальними науками, особливо з фізіологією рослин.

Цей фізіологічний напрямок особливо чітко виявляється у працях Клебса, ("Про довільну зміну рослинних форм", (1905)) та Г. Люндегорда ("Вплив клімату та ґрунту на життя рослин", (1925, 1937)), В. Лархера ("Екологія рослин", (1978)).

Значний внесок у розвиток екології рослин зробив російський вчений Б.О. Келлер, який вважається одним із засновників екологічної школи в колишньому СРСР.

Ще в 1907 р., вивчаючи рослинність, він перший застосував метод екологічних рядів. У 1935 р. в статті "Динамічна екологія" Б. Келлер навів розгорнуте визначення екології рослин: "Екологія вивчає особливості форми, будови, хімізму і всього життя рослин та певні характеристики поєднання оточуючих зовнішніх факторів у їхній тісній взаємодії, в їхньому загальному русі та перетворенні". За Келлером, рослина і середовище являють собою динамічну єдність, або єдність, яка ґрунтується на боротьбі протилежностей (рослина завжди перебуває в певному протиріччі з оточуючим середовищем, і пристосування рослин до середовища треба розглядати історично в динаміці, вони виникають, удосконалюються і виходять з ладу, навіть стають шкідливими). Келлер (1940) наполягав на вивченні взаємозалежності особистого в онтогенезі та еволюційного у філогенезі рослин і відзначав, що вічне ро-

зуміння цієї залежності має бути покладене в основу нової еволюційної екології. В його численних працях розглядаються екофізіологічні аспекти еволюції рослин.

У XX ст. подальше вдосконалення методів екологічних досліджень дозволило перейти до вивчення нових екологічних факторів: тривалості світлового періоду, спектрального складу світла, реакції ґрунтових розчинів, впливу мікроелементів, розчиненого алюмінію, азоту, тощо.

Посилення антропогенного навантаження на середовище викликало необхідність вивчати забруднення повітря, ґрунту, води, спричиненого виробничою діяльністю людини.

У США, наприклад, на початку XX ст. великого розповсюдження набуло вчення про види-індикатори, тобто про рослини, за якими можна судити про властивості ґрунтів (карбонатні, піщані, гіпсові, засолені тощо), а пізніше (Linstow, 1929) — про види-індикатори вмісту в ґрунті певних хімічних елементів. В.Клементс у праці "Екологія рослин" (1929, 1938) обґрунтував використання природної рослинності для індикації умов зростання рослин. Подібні дослідження проводились в колишньому СРСР Б.О. Келлером, Л.Л. Раменським зі співробітниками (1956), Саценкіним, Чижовим зі співробітниками (1956) та ін.).

Слід відзначити, що від самого початку американські вчені розуміли екологію рослин у широкому плані, включаючи до неї біогеоценологічні аспекти. На таких позиціях стоїть сучасна англомова школа екологів.

Працями К.А. Тимирязєва були далеко вперед просунуті фізіологічні й екологічні дослідження в Росії.

Широкі ґрунтово-ботанічні дослідження, які проводились в Росії наприкінці XIX-початку XX ст., сприяли зародженню фітоценології та формуванню багатьох екологічних ідей В.В. Докучаєва, П.А. Костичева, А.А. Ізмайловського (зокрема про взаємозв'язки між рослинами і ґрунтами; В.В. Докучаєв зі співробітниками встановили багато закономірностей розповсюдження рослин та рослинних угруповань залежно від історичних, а також сучасних кліматичних і ґрунтових умов існування. Ними було показано, що в основі розподілу рослинності лежать горизонтальна (широтна) зональність і вертикальна поясність поверхні Землі. Широтна зональність пов'язана з кліматом, який визначається перш за все кутом падіння сонячних променів на поверхню Землі. Ця зональність найбільш виражена на рівнинних місцезростаннях, так званих плакорах, де співпадає з межами кліматичних зон. За межами плакорів широтна зональність порушується внаслідок взаємодії з меридіальними (континентальними) кліматичними особливостями території, обумовленими віддаленістю її від океану і вертикальною поясністю рослинності.

Вертикальне розміщення поясів рослинності в горах утворює висотну зональність (поясність). Кількість поясів залежить від широти місцевості. Найчастіше в горних системах країн помірного та субтропічного клімату спостерігаються пояси широколистяних лісів, хвойних лісів, а також субальпійський та альпійський без лісової рослинності.

Подальший розвиток фізіологічної екології пов'язаний з працями Л.О. Іванова (вплив світла), М.О. Максимова (посухостійкість), В.М. Лю-

бименка, А.А. Нечипоровича, О.В. Заленського, В.Л. Вознесенського, К.М. Ситника (екологія фотосинтезу), І.І. Туманова (морозостійкість), П.А. Генкеля (солоностійкість).

В.М. Сукачов у своїх працях розвивав екологічний напрямок у фітоценології і біогеоценології. Що ж до самої фітоценології, то В.М. Сукачов вважав, що як окрема наука вона сформувалася наприкінці XIX ст., а її основоположниками були С.І. Коржинський, Ю. Пачоський та П.М. Крилов. Початок вчення про фітоценологію і біогеоценологію був покладений працями Г.Ф. Морозова, котрий створив сучасне вчення про ліс, як про біогеоценоз, та працями В.В. Докучаєва з генетичного ґрунтознавстві і вчення про географічні зони.

Значний внесок в екологію рослин зробили такі вчені, як О.П. Шенников, Г. Серебряков, Т. Работнов, А. Уранов та ін. Зрозуміло, що розвиток напрямків екології відбувався в руслі основоположних висновків Ч. Дарвіна, котрий підкреслював, що не слід упускати з думки, як безмірно складні і тісно переплетені взаємозв'язки всіх організмів одне з одним та з фізичними умовами життя, а також брати до уваги, що взаємозв'язки організмів у боротьбі за життя є найважливішими з життєвих умов.

Терміни "фітогенез" і "фітоценологія" були запропоновані свого часу Гамсом (Gams, 1918) і згодом стали застосовуватись у нас замість терміна "фітосоціологія".

Терміни "рослинне угруповання" і "фітоценоз" нині вживаються як синоніми. В подальшому ідеї, що були сформульовані у працях С.І. Коржинського, Й.К. Пачоського, П.М. Крилова, Ільїнського; у вченні В.М. Сукачова про біогеоценози та біогеоценологію, у вченні В.В. Докучаєва про генетичне ґрунтознавство та вченні Г.Ф. Морозова про ліс стали провідними при вивченні рослинності вітчизняними ботаніками-екологами.

Існує кілька шкіл фітоценології:

— англо-американська, очолювана Ф. Клементсом, котрий створив учення про сукцесії і клімакс (її англійську гілку очолюють А.Тенслі та Уїттекером (США), які сформулювали вчення про екосистеми);

— швейцарська, провідними представниками якої є К. Шреттер, Рюбель і Ж. Браун-Бланке;

— шведська, до якої належать Дю-ріє, Раункієр та ін;

— німецька гілка, яку представляють К. Троль (вчення про ландшафтну екологію), Вальтер (загальна геоботаніка, рослинність земної кулі), Мейзель (ареологія), Еленберг (рослинність Середньої Європи);

— радянська (В.М. Сукачов, Сочава, А.А. Уранов, І.І. Серебряков та ін.), однак з розпадом СРСР вона відійшла в минуле, зайнявши певне місце в історії розвитку фітоценології;

— українська (Г.М. Висоцький, В.М. Бельгард, М.А. Голубець, К.А. Маліновський, М.С. Стойко, В.О. Кучерявий, Генсирук, К.М. Ситник, Ю.Р. Шеляг-Сосонко, С.М. Зіман, І.Т. Білик, Д.А. Афанасьєв, Т.Л. Андрієнко, Мовчан, В.А. Соломаха, Я.П. Дідух та ін.).

Останні десятиріччя характеризуються бурхливим розвитком екологічних досліджень у багатьох країнах, що пов'язано з нагальною по-

требою охорони в глобальному масштабі навколишнього середовища в цілому та рослинного покриву зокрема.

У 1960-х роках відбувається зближення точок зору екологів різних шкіл та напрямків по основних питаннях; почалась уніфікація понять і термінів (наприклад, екосистема — біогеоценоз, див: Голубець, 1982 р.).

Нині ще виділяється кілька напрямків екології: кількісна екологія рослин (Грейг-Сміт, 1968); екологія екосистем та біогеоценозів (Сукачов, Уїткер, Піанка); фізіологічна екологія; екологія людини; екологія виробничої діяльності людини тощо. Однак структура нових і старих напрямків екології по суті збігаються, змінюються лише методи досліджень, оснащення, інструментарій та ін.

Зв'язок екології рослин з іншими науками

Екологія рослин для вивчення окремих факторів (температури, світла, вологості тощо) застосовує відповідні методи, котрі спираються на досягнення ботаніки, фізики, хімії, метеорології, кліматології, ґрунтознавства. Останнім часом дуже широко застосовують математичні методи, за допомогою яких успішно проводиться прогнозування, моделювання та ін. З біологічних наук екологія рослин найтісніше пов'язана з фізіологією рослин, не зважаючи на те, що екологія рослин проводить свої дослідження в суворо контрольованих умовах (*in vitro*), а екологія — в природних умовах, що постійно змінюються (*in vivo* або *in situ*). Рослина в природних умовах не може бути ізольована від інших організмів, і тому еколог завжди повинен враховувати конкурентні взаємозв'язки виду, що вивчається в угрупованні. Зрозуміло, що закономірності, встановлені фізіологами *in vitro*, відрізняються від закономірностей, встановлених для рослин *in situ*, наприклад, аллопатична взаємодія рослинних організмів. Тому екологічні дослідження (особливо з прикладної екології) більш значущі для народного господарства. Слід, однак, зауважити, що деякі фізіологи рослин (В.Н. Любименко, Л.А. Іванов, М.А. Максимов, Г. Люндгедорд та ін.) і раніше проводили свої досліді безпосередньо в природі, тобто були екологами експериментального фізіологічного напрямку. З українських екологів значний внесок у цей напрямок зробили А.В. Капля, О.В. Брайон, М.М. Мусієнко та ін.

Зв'язок екології рослин із фітогеографією

Хоча екологія рослин і виникла з фітогеографії, між ними є відмінності. Зокрема, фітогеограф констатує різницю між двома місцезростаннями за набором видів, а еколог вивчає причини такої різниці, пов'язані з умовами існування, виникнення і формування життєвих форм рослин. Якщо фітогеографія, як правило, оперує з систематичними (таксономічними) одиницями, то екологія звертається до життєвих форм (екобіоморф), екотипів, популяцій, фітоценотипів, біогеоценозів тощо. Оскільки екологів цікавлять питання еволюції, стає очевидним зв'язок екології рослин із палеонтологією та палеофітоекологією (палеоботанікою).

На відміну від морфології рослин (включаючи анатомію), екологія рослин вивчає не особливості будови рослин, а вплив середовища на будову того чи іншого органу або організму в цілому, на становлення життєвих форм рослин.

В останні десятиріччя виникла екологічна анатомія та екологічна еволюційна морфологія рослин, куди відносять учення про життєві форми рослин. (праці І.І. Серебрякова, Б.О. Бикова, Т.О. Работнова, А.А. Уранова, Т.І. Серебрякової, А.А. Хохрякова, С.М. Зіман, І.Г. Білика, Д.А. Афанасьева, В.В. Осичнюка, В.М. Голубева, В.С. Ткаченка та ін.). Необхідно також відзначити взаємозв'язок екології та еволюції (Піанка та ін.) екології та інтродукції рослин. З екологією рослин тісно пов'язана систематика рослин, оскільки еколог завжди повинен знати точне систематичне положення об'єкта, що вивчається, його місце у філогенетичній системі. З іншого боку, екологія рослин сприяє розвитку систематики рослин, завдяки широкому розповсюдженню еколого-географічного методу дослідження. Важливе значення в екології рослин мають методи ботанічної географії та ареології, які успішно розробляються професором нашого університету В.І. Чоликом.

Освними методами екології рослин є польовий, порівняльний, еколого-географічний та експериментальний (фізіологічний). При цьому треба враховувати фактор втручання експериментатора в природну обстановку, що потребує відповідного коригування одержаних даних.

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

Вчення про екологічні фактори середовища

Характеризуючи природне середовище Землі з екологічної точки зору, еколог насамперед повинен визначити типи і особливості існуючих у цьому середовищі взаємозв'язків між усіма природними процесами та явищами (даного об'єкта, району, ландшафту і регіону), а також характер впливу на такі процеси живих організмів і людської діяльності.

Тому, вивчаючи особливості основних складових природного середовища, треба пам'ятати, що всі вони тісно пов'язані між собою, залежать одне від одного та чутливо реагують на будь-які зміни, а довілля — це дуже складна, багато функціональна, споконвічно збалансована єдина система, котра живе і постійно самовідновлюється завдяки своїм особливим законам обміну речовин та енергії. Таким чином, природне середовище — це мегаекосистема постійних взаємодій і взаємопроникнення елементів і процесів чотирьох приповерхневих оболонок Землі (атмосфери, літосфери, гідросфери, біосфери) під впливом екзогенних (зокрема космічних) та ендегенних факторів і діяльності людини.

Атмосфера, гідросфера і літосфера існували ще до виникнення життя на Землі, але тільки з появою живих істот вони стали тим, що ми зараз називаємо "оточуючим середовищем". Оточуюче середовище — це сукупність зовнішніх умов, які впливають на живі організми або угруповання їх (біоценози) в місцях їхнього існування (екотопи) (А. Тіман).

Все живе і неживе, що оточує рослини, тварин та мікроорганізми та з чим вони безпосередньо взаємодіють, називається середовищем або місцем існування (перебування).

Компоненти того чи іншого середовища різноманітні, і значення їх для існування різних організмів не однакові.

Місце існування — це частина природи, яка оточує живі організми та справляє на них прямий або опосередкований вплив. Тому одним із завдань екології є виявлення впливу тих чи інших факторів на живі організми, невідповідності, яка існує між біологічними особливостями середовища, вона також вивчає, як той чи інший організм пристосовується до умов зовнішнього середовища, і як, у свою чергу впливає на нього.

Дуже тісний зв'язок, який існує між організмом та елементами середовища, або екологічними факторами, визначають, як умови існування, під якими розуміють сукупність факторів, необхідних для існування виду. Сукупність усіх природних факторів середовища, котрі впливають на дану рослину або вид у даному місці (місцезнаходження), є місцем існування (оселення). Така сукупність без урахування біоти являє собою екотоп, а разом з біотою — екобіотоп.

Кожен вид, відповідно до своїх потреб використовує лише певну частку енергетичних і мінеральних ресурсів місця існування, і в просторі, і в часі він займає цілком визначене місце, так звану екологічну нішу, котра до деякої міри дозволяє видові уникнути конкурентного тиску інших видів або послабити його. Елементи середовища, які впливають на організм, називаються екологічними факторами. Вони мають рі-

ну природу та специфіку дії, у зв'язку з чим прийнято поділяти їх на дві групи:

1. Абіотичні фактори (світло та інша промениста енергія, тепло, вологість і газовий склад повітря, атмосферний тиск, опади, сніговий покрив, вітер, сольовий склад води; ґрунтові (едафічні), орографічні та едрологічні умови) — сукупність умов зовнішнього неорганічного середовища, що забезпечують існування організму.

Всі ці фактори неживої природи прямо чи опосередковано впливають на живі організми, визначаючи умови їхнього існування.

2. Біотичні фактори — це чинники, котрі виникають у результаті потійної взаємодії живих організмів, внаслідок чого останні зазнають прямого чи опосередкованого взаємовпливу.

3. Антропогенні фактори виникають внаслідок господарської діяльності людини. До них належать викиди промислових підприємств, транспорту, шкідливі відходи сільського та комунального господарства тощо. Вони впливають на життя організмів прямо або опосередковано, шляхом зміни середовища існування. Значення антропогенних факторів як загрози для живого світу та в цілому для біосфери швидко зростає і в сучасних умовах є нерідко домінуючим.

Фактори інколи поділяють на середовищотвірні (або фактори взагалі) та екологічні фактори, що певною мірою впливають на організм (Культіасов, 1982).

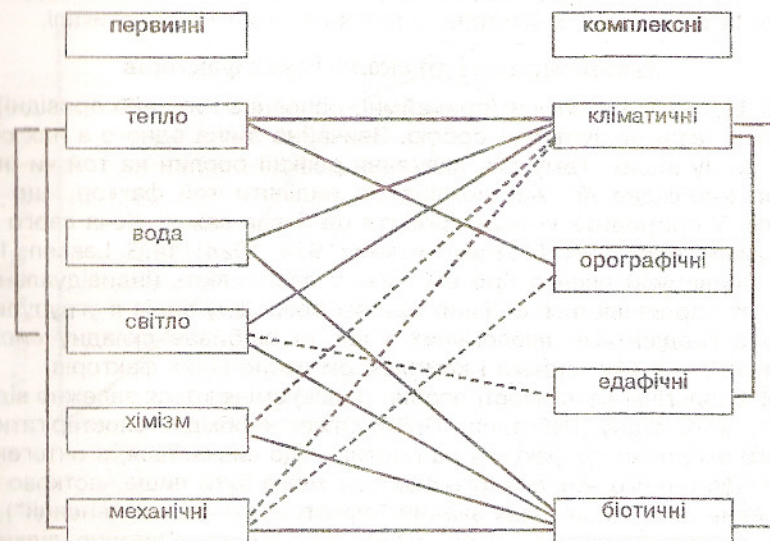


Рис. 2. Взаємодія первинних та комплексних екологічних факторів (за Г. Вальтером, 1960)

Наприклад, вода у водному середовищі (океані, морі, річці) є середовищезвільняючим фактором, а в наземно-повітряному — важливим екологічним фактором, що лімітує життєдіяльність рослин (так само, як повітря і ґрунт).

З точки зору дієвості факторів на життя рослин, їх поділяють на первинні та комплексні. (Вальтер, 1960). Порівняння цих двох груп факторів свідчить про таке (рис. 2).

1. Фактор тепла (температурний режим) суттєво залежить від клімату та мікроклімату фітоценозу. Важливе значення також мають орографічні показники ґрунту;

2. Фактор вологості (вода) також насамперед залежить від клімату та мікроклімату (опадів, відносна вологість повітря), не меншу роль відіграють у ньому орографічні показники.

3. У дії фактора сонячного світла головну роль відіграє клімат, але не менше значення мають орографічні показники (наприклад, експозиція схилу) та біологічні фактори (наприклад, затінення). Властивості ґрунту майже не впливають на прояв цього фактора.

4. Хімізм (включаючи кисень) перш за все залежить від властивостей ґрунту а також від біотичних факторів (ґрунтові мікроорганізми тощо) і кліматичного стану атмосфери.

5. Механічні фактори в першу чергу залежать від біотичних факторів (витоптування, спасування, сінокосіння тощо), але тут також певне значення мають орографічні показники (крутість та експозиція схилу) і кліматичний вплив (град, сніг, буря). Крім того, має місце взаємодія первинних та комплексних факторів між собою, тобто по вертикалі.

Закономірності дії екологічних факторів

1. Екологічні фактори (принаймні, основні з них, або провідні) досить тісно взаємодіють між собою. Звичайно зміна одного з них спричиняє зміну інших. Тому для вивчення реакції рослин на той чи інший фактор необхідно по мірі можливості виділяти той фактор, що вивчається. У природних умовах зробити це буває важко. Хоча свого часу російський геоботанік Л.Г. Раменський (1910, 1924), та G. Leasen (1917, 1926) розвинули вчення про екологічну особливість (індивідуальність) видів, яка проявляється в різних кривих розподілу видів в угрупованні згідно з градієнтами екологічних умов та відбиває складну систему взаємозв'язків між видами і комплексом екологічних факторів.

2. Екологічні властивості особин (видів) змінюються залежно від віку та життєвого стану (Работнов, 1978). Отже, необхідно спостерігати дію певного екологічного фактора на рослину, що вивчається, в онтогенезі.

3. Дія одного екологічного фактора може бути лише частково компенсована дією іншого (так званий "ефект часткової компенсації"), але повна заміна одного фактора іншим неможлива. Останнє відзначив В.Р. Вільямс, котрий сформував закон незамінності екологічних факторів. Ефект компенсації може проявлятися при комплексній дії середовища. Це виявляється у схожості результатів від дії різних факторів. Наприклад, у пустелі нестача опадів частково компенсується підвищеною

вологістю повітря вночі; на півночі довге літнє освітлення частково компенсує нестачу тепла в продуктивності фотосинтезу. Однак це не заміщення одного фактора іншим, а прояв подібного біологічного ефекту, або ефекту часткової компенсації фактора.

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

Найбільш сильний вплив на середовище справляють рослинні угруповання. Так, у лісовому фітоценозі створюється особливий мікроклімат, різко відмінний від умов відкритого простору за режимом освітлення, температурним, вологістю та іншими факторами середовища.

5. Кожний екологічний фактор має кількісну характеристику, діапазон дії, обмежений точками мінімуму і максимуму, які відповідають крайнім значенням даного фактора, при яких можливе існування рослини (рис. 3). Точка на осі ординат, яка відповідає кращим параметрам життєдіяльності рослин показує оптимальну величину фактора — це точка оптимуму. Точки мінімуму, оптимуму та максимуму складають при кардинальних точках, які визначають можливості реакції організму на даний

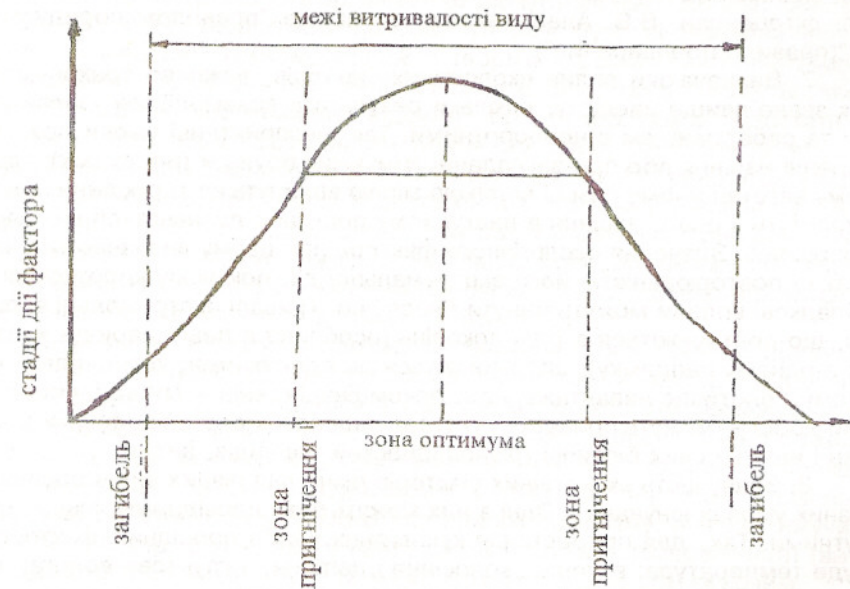


Рис. 3. Межі витривалості видів в залежності від дії екологічних факторів

фактор. Амплітуду умов існування виду від мінімуму до максимуму інколи називають "екологічною валентністю виду", але останнім часом частіше вживають термін "межі толерантності виду", тобто його витривалості. Виходячи з цього терміна, види можна поділити на еврибіонтні (повсюдно поширені) та стенобіонтні (приспособлені до певних умов існування). Перші є високотолерантними видами, вони мають широкі межі толерантності, завдяки чому можуть існувати в різноманітних умовах навколишнього середовища, а другі мають вузьку екологічну амплітуду і рідко зустрічаються, оскільки є пристосованими до певних умов середовища і можуть жити в цих умовах лише при дуже незначних коливаннях його факторів (температури, освітлення, тиску тощо). Оптимум для еври- та стенобіонтних видів необов'язково збігається з середнім значенням фактора і може бути зміщеним у бік максимуму або мінімуму. За цим показником розрізняють холодостійкі та теплолюбні види, світлолюбні та тіневитривалі. Екологічний оптимум може змінюватись залежно від віку, статі, пори року тощо. Наприклад, бруслина взимку здатна переносити морози до -22°C , але влітку гине при температурі 3°C .

6. Якщо фактори змінюються в певному напрямку (наприклад, при просуванні з півдня на північ), то ці зміни можуть частково нівелюватись тим, що види у відповідних (різних) частинах ареалу займають найбільш сприятливі (локально-кліматичні) для свого існування місця. Наприклад, степові рослини плакорів (центральної частини ареалу) з просуванням на північ поселяються на південних схилах, на більш теплих вапнякових ґрунтах. Аналогічній закономірності підпорядковуються цілі фітоценози. В.В. Алексін назвав це явище "правилом передування" (правило предварения).

7. Визначаючи вплив екологічних факторів, важливо враховувати так зване явище наслідку, оскільки результати взаємодії між рослинами та середовищем є необоротними. Так, несприятливі умови при утворенні насіння або при закладанні зимуючих бруньок (плодушок) у даному вегетаційному сезоні великою мірою вплинуть на ті рослини, котрі виростуть з цього насіння в наступному році, або позначатимуться на плодonoшенні. Значення екологічного фактора при цьому визначається часом та повторюваністю його екстремальної дії, при чому короткочасні, випадкові впливи можуть минути безслідно. Тривалі екстремальні впливи, що повторюються в ряді поколінь (особливо в певні періоди життя та в одному напрямку), спричиняються до якісних змін, котрі через систему генетичне навантаження — рекомбінація генів — мутації, природний добір — можуть привести до утворення нових екотипів: форми рослин і навіть нових біотипів (різновидностей, підвидів, видів).

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

Серед екологічних факторів також виділяються обмежуючі фактори, якими визначаються можливості існування виду в екстремальних

умовах. Навіть невеликі коливання такого фактора виявляються "вузьким місцем" в екології виду. Отже, до зміни обмежуючих факторів організми особливо чутливі. Розповсюдження ряду рослин на північ обмежується низькими температурами, а копитних тварин — товщиною снігового покриву. Нерідко обмежуючим фактором опиняються біотичні явища, такі, як конкуренція за поживні речовини, відсутність запилювачів для квіткових рослин; розповсюдження бобових рослин в Арктиці обмежується областю розповсюдження їхніх запилювачів — джмелі. Встановлення обмежуючих факторів дуже важливе для практик сільського, лісового, мисливського та рибного господарства, оскільки вживши заходів щодо їх позитивної зміни, можна підвищувати продуктивність рослин і тварин.

Лісосмуги, наприклад помітно змінюють мікроклімат, ґрунтові умови, режим вологості не тільки в межах цих смуг, але й на прилеглих до них полях. Лісосмуги захищають поля від сильних вітрів, на них накопичується більше снігу, а отже, більше вологи в ґрунті, ґрунт менше руйнується від вітрової ерозії.

9. "Закон мінімуму" та "принцип обмежуючих факторів"

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

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

10. Отже, в природі існування того чи іншого організму залежить не тільки від вмісту необхідних поживних речовин, співвідношення стану критичних фізичних факторів, але і від діапазону толерантності

(стійкості) самого організму до тих та інших компонентів середовища, тобто від спадкової природи виду. Конкретні відношення між видами у несприятливому напрямку можуть проявлятися у перехопленні світла, води, поживних речовин. Вплив концентрації на розподіл лучних рослин по певних місцях зростання відзначав М.Ф. Короткий (1912). Пізніше це було експериментально підтверджено А.В. Прозоровським (1940) та Еленбергом (Elenberg, 1953, 1958).

11. Вчення про екологічні оптимуми. Ареали видів.

Екологічна валентність видів визначає розподіл їх за умовами існування, тобто обумовлює максимальну участь у фітогенезі (в певних умовах зростання). Конкурентні відносини можуть проявлятися головним чином через зміни умов існування. (Шенніков, 1942, Марков, 1950, Elenberg, 1953, Работнов, 1954, та інші).

Термін "ареал" (від area — площа, простір) виражає кілька понять різного обсягу. У найширшому тлумаченні він означає поширення видів тварин, рослин, корисних копалин, мов, діалектів тощо. Стосовно до біології ареал може означати: 1) область поширення систематичної групи живих організмів (виду, роду і т. п.); 2) область географічного поширення (територія або акваторія) особин певного виду, що розглядається незалежно від ступеня постійності перебування в ній виду (обстанція), крім тих місцевостей, куди цей вид потрапив випадково (шляхом занесення, зальоту тощо); 3) ареал екологічний (регіон, де вид може існувати за сприятливих для нього умов незалежно від того, де знаходиться цей регіон і чи може він туди потрапити); 4) фізіологічний оптимум. Під останнім розуміють зону поширення виду за відсутності конкуренції. Такий ареал може бути лише штучно створеним (наприклад, чисті одновидові посіви або посадки. Його називають потенційним, тобто можливим для певного виду, якби йому не заважала конкуренція. Звичайно потенційна область поширення завжди більша, ніж фактична). Крім того, відрізняють ареал фітоценотичний (Работнов, 1954), або синекологічний (фактичний). Це ареал, наявний у даний час, тобто екологічний ареал, який насправді існує в умовах конкуренції компонентів фітоценозу. Наприклад, типчак (*Festuca sulcata*) вважають ксерофітом (рослиною, що живе в засушливих місцевостях), і на наших луках він росте, як правило, на підвищених гривах, тобто на більш сухих місцях. Однак, на місцях більш забезпечених вологою, він розвивається набагато краще. Отже, типчак є лише посухостійкою рослиною, витривалішою, ніж інші види, за низької забезпеченості водою.

Окремі організми та угруповання їх при взаємодії з середовищем підтримують гомеостаз — відносну сталість фізико-хімічних та біологічних властивостей внутрішньогосередовища організму або (в ширшому обсязі) внутрішню динамічну рівновагу природної системи. У процесі еволюції постійно вдосконалювались механізми адаптації організмів до умов існування. Цей історичний процес торкався пристосування організмів не лише до абіотичних факторів, але й до сумісного існування різних видів.

Інакше кажучи, на сухих місцях зростання типчак найбільш конкурентноспроможний, а на більш вологих — не витримує конкурентної боротьби з більш вологолюбними видами. Це й є проявом екологічного (фактичного, синекологічного) оптимуму (або ареалу).

В екології рослин дуже важливо враховувати потенційний, аутоекологічний ареал. Наприклад, існують такі види рослин, котрі мають невелику конкурентну здатність і при доброму розвитку домінуючих видів вони майже непомітні. Однак, тільки-но послаблюється життєвездатність та конкурентна спроможність ценопопуляції домінуючих видів, ці види дуже швидко заселяють звільнені ділянки ґрунту. Л.Г. Раменський (1938) виділяв три фітоценотипи (ценобіоти): віоленти — силовики, пагіенти — терпеліви, експлеренти — виповнюючі.

Звичайно прийнято відрізнити два види конкуренції — внутрішньовидову та міжвидову.

За внутрішньовидовою конкуренцією ліквідуються всі слабкі особини даного виду, і залишаються тільки найсильніші, завдяки чому підтримується та забезпечується самоіснування виду.

Конкурентноспроможність видів великою мірою залежить від умов місцезростання, тому будь-яка залежність між конкурентною здатністю двох видів відсутня: в одному випадку вид Апригнічує вид Б, а в іншому навпаки. Однак внаслідок свого фізіологічного (потенційного) оптимуму кожен вид може значно розширити своє розповсюдження, якщо міжвидова конкуренція зникає або значно послаблюється. Природні взаємовідносини видів (та поширення їх) дуже рідко визначаються прямою дією умов зростання, або екологічними факторами. Частіше вони залежать від наявності (відсутності) співучасників конкуренції. Екологічні фактори змінюють конкурентноздатність виду, і тому вони лише побічно впливають на його поширення.

Тільки там, де співучасники конкуренції послаблюють свій вплив, поширення виду обумовлюється оточуючими екологічними факторами, тобто в цьому випадку проявляється потенційний оптимум, або екологічна амплітуда (валентність), виду. Там, де рослина (вид) у природних умовах розповсюджується найбільш широко і нормально розвивається, знаходиться її фітоценотичний ареал; в інших випадках життєвість рослини знижується.

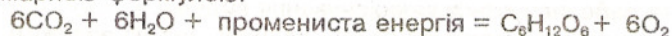
Вся різноманітність впливів з боку конкурентів, яких зазнає даний вид у певному місці зростання та які обумовлюють його розвиток, називається тиском або гнітом конкуренції. Вона може зсувати екологічний (фітоценотичний) оптимум у той чи інший бік.

Таким чином, екологічні фактори місцезростання не обумовлюють розповсюдження виду, але від них залежить його конкурентноспроможність, що побічно визначає його позицію у фітоценозі (наприклад, взаємодія тонконога з костницею червоною). З цим пов'язана також аллопатична взаємодія рослин (Грюммер, 1954; Гортінський, 1968; Гродзінський, 1973; та ін.).

Роль окремих екологічних факторів у житті рослин

Світло як екологічний фактор

Процес поглинання та засвоєння світла зеленим листям уперше глибоко був вивчений К.А. Тимирязевим (1937) та його послідовниками. Тимирязев вважав, що основними поглиначами сонячної енергії є хлорофіл та інші пігменти. Крім того, хлорофіл передає поглинені кванти світла молекулам діоксиду вуглецю, які проникають у хлоропласти листка. Розклад CO_2 у хлоропластах відбувається внаслідок удару (поштовху), котрий має місце при поглинанні світлового кванта. Фотосинтез являє собою багатоступінчатий окислювально-відновлювальний процес і процес розкладу діоксиду вуглецю та води під впливом променевої енергії Сонця. Послідовний синтез вуглеводнів виражають такою сумарною формулою:



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

Світло впливає також на форму рослини, її спрямування, внутрішню структуру тканин листка, розмір хлоропластів та розміщення їх у клітинах. Від світла залежить розподіл рослин в середні угруповання, положення того чи іншого виду, яке визначається його конкурентноспроможністю у боротьбі за світло. З деякими особливостями світлового режиму (фотоперіодизм) тісно пов'язане географічне поширення рослин. Для продуктивного фотосинтезу та повноцінного перебігу багатьох інших процесів у рослинах, велике значення має характер освітленості, інтенсивності світла в даному місцезростанні, оскільки рослини дуже чутливо реагують на цей фактор. За 1 лк приймається освітленість, створена світловим потоком в 1 люмен, рівномірно розподіленим на площині 1 м². У природних місцезростаннях освітленість вимірюється тисячами люксів. Визначають її люксиметрами, що мають селеновий елемент, котрий під впливом світла створює деякий потенціал, що передається на амперметр. Прилад відградуваний у люксах.

Типову для виду освітленість називають світловим забезпеченням. Звичайно воно визначається у відсотках від повної освітленості. Як і інші екологічні фактори, світлове забезпечення має свої кардинальні точки — Z_{min} , Z_{opt} , Z_{max} .

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

За вимогами до світла відрізняють три основні групи рослин:

Світлолюбні, або геліофіти, тіньовитривалі і тіньюлюбні, або сціофіти (Cs). Є ще факультативні види — геліосціофіти та сціогеліофіти (HeCs та CsHe).

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

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

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

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

Листки світлолюбних рослин мають значно більше механічних тканин, густішу сітку жилок, ніж листки тіньюлюбних, в них товста кутикула, багат шаровий епідерміс.

Для відбиття або пом'якшення дуже сильного світла вони мають блискучу поверхню, восковий наліт, опушення.

У багатьох степових рослин листя спрямоване до світла верхівкою, є й так звані колитасні рослини, листкові пластинки яких повернуті до Сонця вузьким краєм.

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

У біосферу проникають сонячні промені з довжиною хвиль приблизно 0,29–3,0 мкм. Промені з короткими хвилями поглинаються озо-

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

Радіація, що досягає ґрунту (або рослинного покриву), лише приблизно наполовину може складатись з прямих сонячних променів, які без перешкод пройшли крізь атмосферу, а решта її — світло неба, розсіяне у повітрі та шмарах.

Сукупність прямої сонячної радіації та розсіяного світла називають сумарною радіацією.

У забезпеченні радіацією спостерігаються великі регіональні і локальні відмінності залежно від географічної широти місцевості, висоти над рівнем моря, рельєфу місцевості на ступеня хмарності. У середніх широтах, зокрема, до гладкої поверхні на рівні моря надходить приблизно 900 Вт/м² (1,3 кал/см²/хв) сумарної радіації). Рослини, що зростають у тіні, опівдні при потужному прямому світлі та високій температурі повертають листові пластинки плоским боком до джерела світла. Листя тіньолюбних рослин більш тонке, кутикула відсутня або слабо розвинена, механічних елементів набагато менше. Встановлені деякі закономірності щодо потреб рослин у світлі. Так, чим несприятливішими є інші екологічні фактори (особливо температура), тим більшою є потреба у світлі. Крім того, здатність виносити затінення залежить від рівня та якості мінерального живлення: чим ґрунт багатший, особливо надоступний азот, тим більше затінення виносить вид. Потреба у світлі більша в рослин, які ростуть на бідних кислих ґрунтах.

Фотоперіодизм і групи рослин за типом фотоперіодичної реакції

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

грец. "phos" (photos) — світло і periodos — кружний шлях, обертання, чергування). Світлова частина доби є періодом обігріву, а нічна — періодом охолодження, внаслідок чого фотоперіодизм супроводжується термоперіодизмом. Фотоперіодична реакція притаманна рослинам різних систематичних груп та життєвих форм (квіткових, мохоподібних, водоростей).

За типом фотоперіодичної реакції виділяють три групи рослин:

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

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

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

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

На відміну від тепла та води, світло падає на всю поверхню Землі повсюдно в найбільш достатній кількості; на Землі фактично немає такої зони, де б для росту та розвитку рослин не вистачало світла. Тому воно відіграє більшу роль у розповсюдженні рослин на малих площах (у фітоценозах), ніж для розподілу рослинності по зонах та підзонах. За даними А.А. Нечипоровича (1954), у природних умовах при інтенсивному освітленні на фотосинтез використовується в середньому 1–2%, а при більш низькій інтенсивності світла — до 10% променистої енергії Сонця. Останні 90–99% поглиненої листям променистої енергії переходять у теплову і витрачаються на транспірацію води та інші фізіологічні і біоактивні процеси. Закономірно, що види, які зростають на півночі (60° північної широти), є рослинами довгого дня, бо їх короткий вегетаційний період збігається з тривалою довжиною дня.

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

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

Більшості рослин притаманний пентозофосфатний шлях фотосинтезу (цикл Кальвіна), внаслідок якого утворюються дві молекули 3-фо-

сфоглїцеїнової кислоти, з трьома молекулами вуглецю кожна (звідси й назва C-3 шлях). У подальшому при відновленні, через ряд проміжних реакцій, утворюється 3-фосфорно-гліцеринний альдегід, котрий використовується як основа для синтезу різних вуглеводнів.

У 60-х роках XX ст. Ю.С. Карпілов (1966, 1969, 1979) і (незалежно від нього) австралійські вчені Хетч і Слек (Hetch, Slack, 1966) встановили, що в багатьох рослин, особливо у злаків тропічного походження (цукрова тростина, кукурудза, сорго) та в деяких дводольних (роди *Amaranthus*, *Atriplex*) крім C-3 шляху метаболізму існує ще один, екологічно досить важливий шлях — C-4 (інша назва — цикл Хетча-Слека), пов'язаний з особливостями будови листка. Мезофіл листків рослин, для яких характерний цей шлях метаболізму, схожий з мезофілом листків решти рослин, але на відміну від останніх у них є обгорткові клітини пучків, у яких утворюється багато крохмалю, і тому їхні хлоропласти мають грани особливої будови. Фіксація CO₂ фосфоенолпіруватом відбувається в мезофілі з утворенням щавелево-оцтової кислоти. Вона може перейти в аспарагінову кислоту або відновитись до яблукової кислоти; їх транспортують у обкладкові клітини пучків. Ці кислоти мають по 4 атоми вуглецю, що й знайшло своє відображення в назві даного шляху.

В подальшому згадані кислоти перетворюються разом з вивільненням вуглекисню (що використовується вже за циклом Кальвіна) та пірувату, який повертається до клітин мезофілу і використовується для регенерації фосфоенолпірувату. В цьому процесі відбувається повна утилізація CO₂, тому рослини з C-4 шляхом метаболізму краще використовують наявні ресурси CO₂. Такі рослини мають позитивний баланс фотосинтезу за високих температур і високих інтенсивностей освітлення. Останніми роками було виявлено понад 500 видів покритонасінних рослин з C-4 шляхом метаболізму. Вони належать до родин Poaceae, Cyperaceae, Amaranthaceae, Chenopodiaceae, Caryophyllaceae, Euphorbiaceae, Compositae, Falaceae. Багато з них зростає в жарких місцевостях із посушливими періодами.

У 30-ті роки XX ст. був виявлений особливий тип добової зміни кислотності клітинного соку та особливий шлях метаболізму в негалофітних сукулентів з родини Grassulaceae, зокрема в *Bryophyllum calicinum*. Цей шлях дістав назву "Crassulacean acid metabolism" або (скорочено) — "CAM-шлях". Цей шлях метаболізму притаманний сукулентам (особливо родинам: Liliaceae, Bromeliaceae, Orchidaceae, Cactaceae, Aizoaceae, Asclepiadaceae) та видам переважно жарких, сухих місць зростання, які не витримують морозів (Вознесенский, 1977). Просторове розділення кислотного метаболізму, відзначене для C-4 шляху (мезофіл — обкладкові клітини пучків), у рослин із CAM-шляхом метаболізму замінено часовим розділенням. Ці рослини підтримують відкритими продиhi вночі, коли водний стрес невеликий, і поглинають велику кількість вуглекисню, котрий тільки наступного дня перетворюється далі. Тут фосфоенолпіруват, так само, як при C-4 шляху, використовується для фіксації поглинутого з атмосфери CO₂ з утворенням малати

протягом ночі. Поряд з цим утворюються органічні кислоти, котрі розчинюються тільки на світлі. Вночі вони накопичуються в клітинному соку, підвищуючи його кислотну реакцію. Наступного ранку (при закритих вдень продихах) органічні кислоти переходять з вакуолей у пластиди, декарбоксілюються з вивільненням CO₂, котра використовується потім по циклу Кальвіна (C-3 шлях). Важливим фактором є здатність окремих видів рослин відбивати сонячну радіацію від поверхні крон (пагонів і листків). Нижче наводиться середньо інтегральне альbedo (%) різних ділянок підстеляючої поверхні в місті (табл. 1).

Таблиця 1
Середньо інтервальне альbedo (%) різних ділянок підстеляючої поверхні у місті

Характеристика поверхні	Ак %
Трава зелена, суха	19
місцями пожовкла	18
місцями ґрунт	18
Трава зелена, волога	14
пожовкла	20
суха	15
місцями ґрунт	15
Асфальт світло-сірий сухий	15
вологий	8
припорошений снігом	28
Проїжджа частина заасфальтована суха	15
Проїжджа частина заасфальтована волога	8
Сніг чистий сухий	-
на околицях міста	76
на площах і газонах	59
забруднений сухий	41
забруднений, що тане	33
ущільнений чистий	47
ущільнений з піском	24
Плити бетонні, світло-сірі (площа)	23
Пісок річковий	41
Дорога ґрунтова пішохідна	23
Галька дрібна, піщана	18
Вода прозора	17
Вишина сонця 16°	17
Вишина сонця 49-60°	6
Дах 9-поверхового будинку (рубероїдна сітка)	14

Світло та життєві функції рослин

Проростання насіння

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

В.М. Любименко (1911) встановив, що насіння сосни найбільш енергійно проростає при освітленні, як наприклад, і насіння моркви, кінського каштана, щавлю, ялини тощо. В насіння коров'яка (*Verbascum thapsus*) і салату (*Zactuca sativa*) ростові процеси не почнуться без світлової стимуляції, тим часом як багато лілійних, примул, гарбузових краще проростають у темряві, як і однорічк стоколос (*Bromus tectorum*). Якщо для проростання насіння тютюну достатньо лише 0,01 сек дії світла, то насіння тонконога лучного починає проростати після тривалої дії цього чинника.

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

Ріст

Так, наприклад, сходи ялини в ялиновому лісі гинуть через нестачу світла, оскільки запас поживних речовин у насінні дуже малий, а пластичні речовини в молодих паростках не накопичуються за недостатньої освітленості. Тому сіянці ялини найкраще зростають на вирубках.

За значної освітленості пригнічується витягування міжвузлів, що позначається на довжині пагона. Ю.Л. Цельнікер (1968) відмічає, що зниження рівня освітленості впливає на інтенсивність фотосинтезу, а це у свою чергу, позначається на прирості деревних порід.

Так, приріст не спостерігався (тобто баланс органічних речовин був нульовим) у берези і осики при 3% освітленості, а в каштана кінського і липи — при 2%. При граничному затінненні (лише 0,5% освітленості) у багатьох деревних порід вже відзначалася етіоляція пагонів та цілих рослин. Від умов освітлення фітоценозу великою мірою залежить конкурентна спроможність рослин у ньому.

Геліотропізм, або фототропізм (від грец *"photos"* світло і *"tropos"* — поворот) полягає в зміні напрямку росту рослин у відповідь на однібічну дію світла. Багато рослин може рости в бік джерела освітлення, якщо вони освітлюються тільки з одного боку. При повороті рослини на 180° верхівка стебла знову повернеться в бік джерела світла.

У стебел фототропізм позитивний (вони ростуть у бік джерела світла), у коренів — відемний (відхиляються від світла). У листя, що росте перпендикулярно до джерела світла, — поперечний. Фототропізм спричинений перерозподілом особливих ростових речовин-ауксинів, які синтезуються верхівками стебла та коріння.

Ефект фототропізму пояснюється різницею у швидкості росту пагонів з освітленого та неосвітленого боку (на освітленому боці ріст пагонів гальмується більшою мірою, в рості пагонів, що викликає скривлення або поворот органу рослини).

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

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

Фотонастії (від грец *"photos"* — світло і *"nasso"* — ущільнюю, закриваю) — це рухи, що спричинені змінами освітленості рослин (наприклад, відкривання квіток садового тютюну, матіоли або закривання квіток латаття білого при послабленні освітлення).

Репродуктивна здатність рослин і світло

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

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

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

Фотосинтез і освітленість

При графічному зображенні залежності фотосинтезу (ордината) від освітленості (абсциса) одержують "криву насичення" гіперболічної форми. Світлові криві фотосинтезу вперше були одержані К.Р. Тимирязевим у 1884 р. Вони характеризують весь обмін CO_2 на світлі, тобто свідчать про спостережуваний фотосинтез. Криві асиміляції світло- і тінюлюбних рослин різні.

Те мінімальне освітлення (при нормальному вмісті CO_2), коли інтенсивність поглинання CO_2 , що іде на фотосинтез, дорівнює інтенсивності виділення її з диханням називається компенсаційною точкою. Це результат дії зовнішніх факторів як на інтенсивність дихання, так і на інтенсивність фотосинтезу. Значення величини точки компенсації необхідне при визначенні балансу органічної речовини рослин, бо вона показує границі між заощадженням (тобто можливістю росту) та використанням органічної речовини на дихання. Нище цієї вже настає голодування.

Поняття про світлове забезпечення рослин

Візнер у 1907р, враховуючи фактичну хімічну інтенсивність світла з допомогою фотопаперу, вивчав співвідношення між фактичною (абсолютною) потребою рослин у світлі та загальною кількістю світла на відкритому місці. Він вимірював час (t) почорніння фотопаперу на відкритому місці або при повному освітленні (t_g). Відношення $t/t_g = L$ дає таку звану відносну, або специфічну, потребу даного виду рослин у світлі, тобто фактично L показує, яку частину від повного сонячного освітлення одержує рослина в даному місці зростання, або її світлове забезпечення — це відсоток від повної освітленості. Для світлового забезпечення можна визначити кардинальні точки: L_{max} , L_{min} , L_{opt} . Ці значення залежать від висоти над рівнем моря, географічної широти та багатьох інших факторів. Тому інколи говорять про "світловий клімат" різних місцезнаходжень або про світлові географічні пояси. Потребу видів у світлі визначають за допомогою люксметра. Дані щодо світлових поясів необхідно враховувати при складанні проектів оранжерейно-тепличних комплексів.

Пристосування зелених рослин до використання світла

Ці пристосування дуже різноманітні. Розглянемо деякі з них. Перш за все рослини мають пристосування, котрі забезпечують якомога більше поглинання променистої енергії шляхом збільшення площі листової поверхні та спрямування листків до світла. Наприклад, у посівах, особливо довгостеблових рослин, верхні листки піднімаються вгору, нижні — ростуть горизонтально, а середні мають проміжну орієнтацію до світла [пригадаймо з морфології: нижню, середню та верхню формацію листя].

За оптимальних умов площа листової поверхні рослин може досягати 40 000–100 000 м², або 4–10 га, на 1 га посівної площі.

Відношення всієї площі листя фітоценозу до площі, яку він займає, називається індексом листової поверхні. Цей індекс дає уявлення про розміри та характер розташування асимілюючих органів рослин. Оптимальною листовою поверхнею є така, що забезпечує найповніше поглинання ФАР, котра проходить крізь всей листовий покрив фітоценозу. Таким чином, індекс листової поверхні — важливий показник продуктивності рослин. Крім того, краще поглинання та засвоєння променистої енергії досягається більшою кількістю хлоропластів. Наприклад: загальна поверхня хлоропластів одного листка бука в 200 разів перевищує поверхню цього листка, а на одному дорослому дереві бука загальна поверхня хлоропластів усіх листків досягає 20 000 м², або 2 га. Трав'яниста рослинність відбиває більше сонячного проміння, ніж деревна. За даними Л.І. Іванова (1946), хвоя ялини відбиває 19,7% червоних променів (740–760 нм), листя верби — 27,4, берези — 40,8, вівса — 44,2, лучних рослини — 61,6%. Отже, кількість світла, що проникає в глиб рослинного покриву, залежить від складу і густоти рослин в угрупованні. За Лархером (1978) взимку в листопадних лісах до поверхні ґрунту доходить 50–70% радіації, під час розпускання листя — 20–40%, при повно-

му облистненні — менше 10%. Найбільше поглинають ФАР молоді листки, а найбільше відбиває та пропускає світла осінні листя.

Світлолюбні рослини є одночасно рослинами посушливих місцезростань, сухих степів і пустель, де у вегетаційний період через високу температуру, тобто недостатню кількість вологи, рослинний покрив зріджений, тобто рослини не затінюють одна одну. В деяких рослин вміст антоціанів у клітинах прямо пропорційний інтенсивності світла. Ці пігменти, синього, червоного, фіолетового кольорів, що зумовлюють забарвлення квіток, плодів, стебел, листків, локалізовані в епідермісі, вони перешкоджають проникненню ультрафіолетових променів у тканини, що лежать глибше. Червоні пігменти відбивають в основному довгохвильові червоні промені, що запобігає також перегріву рослин. Епідерміс світлолюбних рослин пропускає не більше 75% світла, а епідерміс тіньовитривалих — до 98%. Структура листка світлолюбних рослин, забезпечуючи достатнє перехоплення сонячної енергії, водночас захищає його від надмірного опромінення.

Пристосування рослин до слабого освітлення

У природі є такі місця з мінімальним освітленням (наприклад, печери, роцїлини скель тощо), що є обмежувачем фактором для росту й розвитку рослин. У таких місцях звичайно поселяються тільки надто тіньовитривалі види — мохи та водорості.

Mox Schistostega osmundaceae росте в печерах та розколинах безвапнякових скель при освітленні, яке становить 1/600 частку від повного денного освітлення, а деякі водорості ростуть у печерах при освітленні 1/2500 від повного денного освітлення. Найбільш тіньовитривалі одноклітинні зелені та синьо-зелені водорості: вони живуть у ґрунті на глибині 25–60 см і використовують світло, що проникає по щїлинах. Недостача світла спостерігається в занедбаних (забур'ячених) посівах на багатих та добре зволжених ґрунтах, що спричиняється до полягання хлібів через недорозвиток механічних тканин. Під пологом таких тіньовитривалих порід, як ялина, піхта, бук, граб, липа тощо, навіть за сприятливих умов зростання, гине їхній самосів (унаслідок нестачі світла) і відновити його можна лише в разі зрідження материнського пологу.

Гradient радіації у воді

Вода послаблює радіацію значно сильніше ніж атмосфера. Довгохвильові теплові промені поглинаються вже на глибині кількох міліметрів, інфрачервона радіація — на глибині кількох сантиметрів, ультрафіолетова радіація — на глибині від кількох дециметрів до 1 м. ФАР (насамперед з довжиною хвиль біля 500 нм) проникає на більшу глибину, де царить синьо-зелене (в морі) та жовто-зелене (в озерах) сутінкове світло.

Світловий режим водоемів залежить, по-перше, від умов освітлення над поверхнею води; по-друге, від ступеня відбиття та розсіювання світла поверхнею води (при високому стоянні сонця гладка поверхня води відбиває в середньому 6% падаючого світла, при сильному хвилюванні води — близько 10%; при низькому стоянні сонця відбиття світла

значно збільшується, і більша частина його не проникає у воду, том під водою світловий день коротший, ніж на суші); по-третє, на світловий режим водойм впливає екстинкція ослаблення світла внаслідок розсіяння та поглинання його при проходженні променів крізь воду.

Світло поглинається та розсіюється водою, розчиненими в ній речовинами, завислими частинками ґрунту, детритом і планктоном. У каламутних протоках вже на глибині понад 50 см кількість світла може зменшитися до 7% від повної освітленості, тобто до такої, яка спостерігається під пологом ялинового лісу.

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

Тепло як екологічний фактор

Тепло є важливим екологічним фактором існування рослин, оскільки всі фізіологічні та біохімічні процеси протікають лише у певних температурних умовах.

Необхідно розрізнити терміни: “тепло” і “температура”. Температура є показником якісним, вона вказує на ступінь нагрітості (тепловий стан) тіла або середовища і вживається для позначення рівня молекулярної активності тіла. Температура перебуває в тісному зв'язку з інсоляцією.

Тепло — показник кількісний, оскільки для нагріву до однакової температури двох кількостей якої-небудь речовини менше енергії треба витратити на меншу масу (Культіасов, 1982).

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

Радіаційний потік променистої енергії на півшляху до поверхні Землі дорівнює приблизно 1 000 ккал. До зовнішньої межі атмосфери доходить близько 250 ккал. З них приблизно 75% променистої енергії Сонця поглинається земною поверхнею, а 25% — атмосферою (Будіко, 1956). Процес трансформації променистої енергії досить складний. Він залежить від поєднання багатьох факторів, унаслідок чого в різних зонах та підзонах, провінціях і районах у різноманітних умовах рельєфу, підстилаючої поверхні, в кожному типі рослинності складається свій річний, місячний та добовий радіаційний баланс, що визначає розподіл температур у ґрунті та приземних шарах повітря. Радіаційний (тепловий) баланс являє собою суму надходження та витрат променистої (теплової) енергії, котра поглинається і випромінюється підстилаючою поверхнею, атмосферою, або системою земна поверхня—атмосфера за різні проміжки часу. Радіаційний баланс може бути позитивним, якщо надходження тепла до підстилаючої поверхні перевищує його витрати, або від'ємним, якщо витрати тепла більші, ніж його надходження. На земній кулі, крім центрального арктичного басейну, річні суми радіаційного балансу позитивні (у центральному арктичному басейні вони близькі до нуля). Взимку від'ємні місячні показники радіаційного балансу спос-

терігається в помірних та високих широтах. При цьому період з від'ємними показниками радіаційного балансу закономірно зростає від екватора до полюсів. Великою мірою на радіаційний баланс впливають умови зволоження, хмарність та інші фактори.

Тепловий обмін біля поверхні Землі вдень відбувається шляхом інсоляції, а вночі — за рахунок випромінювання. Нічне вихолодження — це наслідок випромінювання тепла змною поверхнею. Спочатку знижується температура ґрунту, потім — температура приземного шару повітря. Найбільші витрати тепла і найменша температура повітря відзначаються біля поверхні ґрунту. Ще складніші зміни відбуваються, коли ґрунт покритий рослинністю, котра являє собою особливу, інколи структурно дуже складну, перехідну зону між атмосферою і ґрунтом. Значення цієї зони настільки велике, що саме рослинний покрив визначає температуру і вологість ґрунту (табл. 2). Навіть низькорослі дерева, вкриті листям, затри-

Таблиця 2
Температури та амплітуди їх на поверхні ґрунту за період від 1.07. до 13.09.69. в долині р. Хантайки (за А.Л. Тартиковим, 1969)

Температури та амплітуди їх, °С	Ділянка ґрунту	
	під травостоем	оголена у рідкому лісі
Середній мінімальна температура	5,9	3,5
Середня максимальна температура	16,9	23,8
Максимальна температура за сезон	31,7	39,4
Максимальна добова амплітуда	22,7	29,4
Мінімальна добова амплітуда	4,9	5,5
Середня добова амплітуда	11,0	20,3

мують і поглинають частину сонячного проміння і затінюють поверхню ґрунту, створюючи над поверхнею ґрунту шар, що поглинає тепло.

Багато цінних відомостей про вплив лісової рослинності на трансформацію тепла містять праці Р. Гейера (1960, 1961). Він показав, що у вічнозелених хвойних лісах Європи хід добових температур має більш або менш плавний характер порівняно з листяними лісами. В дубовому лісі найнижча температура спостерігається під час сходу сонця на рівні крон (на висоті 23 м), тому що вночі тут відбувається найбільш інтенсивна віддача сонячної енергії. Найвища температура в цей час відзначається на рівні лісової підстилки. Після сходу сонця повітря починає прогріватись, і вже через годину його температура над кронами (27 м) приблизно на 5 °С вище, ніж всередині лісу. Далі, коли сонце піднімається вище, температура між кронами поступово наближається до температури під кронами, а потім починає перевищувати її.

Приблизно через 3 години після сходу сонця денне тепло починають одержувати нижні яруси дубового лісу. В міру підняття сонця над горизонтом холодне повітря опускається, тому опівдні в просторі крон спостерігається температура найвища і в той же час найбільш нестійка. На висоті 3 м в цей час встановлюється однорідна стійка температура; вона ви-

ща, ніж на рівні ґрунту, та нижча, ніж на рівні крон. Удень в лісі прохолодніше і повітря більш вологіше, ніж у полі. Ступінь охолодження лісового повітря залежить головним чином від типу лісу та вологості ґрунту. Чим вологіший ґрунт, тим у лісі прохолодніше.

Вплив тепла на окремі функції рослин

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

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

Насіння, в якого стан спокою порушується під впливом низьких температур, звичайно належить рослинам регіонів, де зими є тривалими та холодними. Наприклад, для одиничного проростання насіння морошки (*Rubus chamaemorus*) бореально-циркумполярного ареала, необхідний вплив на нього низьких температур (4–5 °С) протягом п'яти місяців, а для повного проростання — дев'ятимісячна стратифікація. Це запобігає проростанню насіння восени та зимою при відлигах. З другого боку, проростання насіння деяких видів (наприклад, *Calluna vulgaris* і *Erica cinerea*) можна стимулювати коротким (менше 1 хв) впливом високих температур (обидва види, як правило, багато терплять від пожеж). У деяких видів проростання насіння стимулюється зміною температур. В. Лархер (1978) вказує, що насіння тропічних видів найкраще проростає при температурі 15–30 °С, видів помірної зони — при температурі 8–25 °С, а для насіння високогірних видів оптимальною є температура 5–30 °С (табл. 3).

Вплив температур на фотосинтез був частково розглянутий у попередньому розділі. Крива залежності фотосинтезу від температури — це взагалі теж "оптимальна крива", але положення точки оптимуму дуже мінливе, що пов'язано з інтенсивністю освітленості, концентрацією CO₂, видовою приналежністю, адаптаційними властивостями видів. Мінімальні температури, що визначають процес фотосинтезу, збігаються з температурою замерзання, але вона як відомо, різна для різних видів.

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

Таблиця 3
Мінімальні, оптимальні і максимальні температури для проростання насіння і спор (за В. Лархером, 1978)

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

Листя витримує перегрів лише протягом декількох хвилин, після чого воно гине.

При тривалому впливі підвищених температур швидкість дихання поступово знижується. В багатьох видів крива дихання досягає вершини при температурі 20–30 °С. Б.А. Тихомиров (1963) відзначав, що рослини далекої півночі характеризуються підвищеною інтенсивністю дихання, а звідси — й низькою продуктивністю. Дуже низькі втрати на дихання в сукулентних рослин, що пояснюється особливим САМ-циклом метаболізму.

У зимовий період разом з іншими органами дихають також органи запасання (бруньки, бульби, цибулини, кореневища тощо), тому тривале підвищення температури призводить до втрат маси рослин. З температурою пов'язане надходження поживних речовин з ґрунту через коріння. Підвищення температури до певного рівня збільшує проникність цитоплазми. При пониженні температури від 20 °С до 0 °С поглинання води корінням зменшується на 60–70%. Температура ґрунту навколо коренів впливає на надходження мінеральних поживних речовин, що позначається на рості рослин. Весняне похолодання гальмує приріст вегетативної маси трав унаслідок того, що гальмуються процеси нітрифікації.

Для кожної фази росту і розвитку, як і для організму в цілому, визначальними є оптимальні температурні умови. Велику роль у життєдіяльності рослин відіграє зміна денної та нічної температур. Помірні зміни температури стимулюють багато фізіологічних процесів у рослин (Авакян, 1936).

Чим далі на північ, тим більше виражена пристосованість рослин до значних коливань температур. Пойколотермічні рослини не здатні підтримувати постійний термічний режим обмінних процесів, якщо тем-

пература нижча від потрібної для перебігу цих процесів, тому інтенсивність останніх змінюється залежно від температури середовища. Безумовно, температура наземної частини рослин може відрізнитись від температури оточуючого повітря внаслідок енергообміну з оточуючим середовищем (це спостерігається, наприклад, у підсніжника). Завдяки цьому, наприклад, рослини Арктики та високогір'їв, що заселяють місця, захищені від вітру, або ростуть впритул до ґрунту (рослини-подушки), мають більш сприятливіший тепловий режим і можуть досить активно підтримувати обмін речовин і ріст, незважаючи на постійні низькі температури повітря.

Відмінною від температури оточуючого повітря може бути температура не тільки рослини або певних її частин, а й цілих фітоценозів. Так, за даними спостережень В. Лархера (1978), проведених ним одного спекотного дня в Центральній Європі, температура на поверхні крон у лісі була на 4 °С, а на луках на 6 °С вище температури повітря, а температура на поверхні ґрунту в лісі та на луках відповідно на 8 та 6 °С на поверхні ґрунту без рослинності. Теплообмін рослин повинен завжди розглядатись у зв'язку з енергообміном у місцезростаннях.

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

Для екологічних висновків необхідно знати такі показники:

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

летальної межі виникають необоротні пошкодження, і життя припиняється.

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

Сприятлива температура є основною передумовою підвищення конкурентної спроможності рослин. Температурні межі, в яких більшість рослин у стані активної вегетації здатна до фотосинтетичного засвоєння вуглецю, приблизно на 5 °C ширші, ніж температурний інтервал між пошкодженням листків від холоду та загибеллю їх листків від перегріву. Деякі рослини з C4-шляхом метаболізму можуть поглинати CO₂ навіть у граничних температурних ділянках свого життєвого діапазону. Оптимальний температурний діапазон для нетто-фотосинтезу і приросту сухої речовини в більшості видів не ширше 10–15 °C, а для швидкого росту пагонів — 10–20 °C. Для приросту пагонів у довжину рослин помірної зони найсприятливішою є температура 15–25 °C, а для рослин тропіків субтропіків — 30–40 °C. Початок росту (розтягування пагонів) у більшості рослин помірної зони починається вже при температурі, на кілька градусів вищій від 0 °C, а в тропічних — тільки при 12–15 °C. У рослин ранньоквітучих видів холодних областей та гірських місцевостей процеси росту можна починається при температурі, близькій до 0 °C. Кардинальні точки росту можуть значною мірою змінюватись залежно від температурної адаптації рослин, фази розвитку, сезону, часу доби. Чергування денної та нічної температур майже завжди корисне для рослин. Рослини континентальних областей, для яких характерний чіткий добовий ритм температури, краще розвиваються, якщо нічна температура на 10–15 °C нижча за денну; для більшості рослин помірної зони така різниця становить 5–10 °C; тропічних та деяких субтропічних рослин — до 3 °C.

Потреби в теплі для репродуктивних процесів

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

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

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

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

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

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

Стійкість рослин до перегрівів та холоду. Крайні температури, спричиняючи обмеження фізіологічних функцій, можуть призвести до загибелі всіх особин даної популяції або частини їх, тобто може повністю або частково зникнути з даного місцезростання внаслідок зниження конкурентоздатності виду у фітоценозі.

Стійкість рослин до низьких та високих температур без виникнення необоротних пошкоджень (термостійкість) може бути обумовлена двома причинами: стійкістю (витривалістю, толерантністю), яка проявляється у жаро- чи морозостійкості цитоплазми як такої (внаслідок її фізичних властивостей); або наявністю в рослин механізмів (пристосувань), які відвертають ушкодження дуже низькими або високими температурами. Більш ефективним засобом "запобігання", мабуть, є захищеність бруньок поновлення ззовні (снігом, підстилкою, ґрунтом тощо), що, як відомо, враховував Раункієр при побудові системи життєвих форм рослин. Дуже ефективним слід вважати механізм "запобігання" дії високих температур в ефемерів та ефемероїдів (табл. 4).

Холодо- та морозостійкість (до певного мінімуму температур) забезпечується тим, що рослини переходять у стан спокою. Однак подальше зниження температур (перехід через крайню нижню точку) спричиняється до вже необоротних процесів, змін у протоплазмі тощо. Під холодостійкістю розуміють здатність рослин тривалий час переносити плюсові низькі температури (1–10 °C); під морозостійкістю — витривалість рослин при дії від'ємних температур. Холодостійкість притаманна рослинам помірної смуги. Тропічні та субтропічні рослини не витримують впливу (навіть плюсових) температур і пошкоджуються або відмирають при температурі нижче 0 °C. Деякі рослини не замерзають доти, поки в тканинах не утворюється лід. Пошкодження рослин холо-

Таблиця 4
Термостійкість рослин (за Лархером, 1978)

Рослини	температура, при якій настануть пошкодження, °С	
	низька	висока
1. Вічнозелені прибережні районів м'якої зими. 2. Літньозелені дерева та чагарники з широким ареалом.	-6...-15 -20...-40	50-55 біля 50
Трав'янисті		
Вічнозелені хвойні	-10...-20	40-52
Альпійські чагарники	-40 та нижче	44-50
Трав'янисті високогір'їв та Арктики	-20...-70 -30...-96	48-54 44-54

дом супроводжується втратою тургору листям, зміною забарвлення внаслідок розкладання хлорофілу.

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

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

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

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

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

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

Ботаніко-географічне значення теплового фактора

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

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

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

- екваторіальну (тут протягом усього року спостерігається майже рівномірний хід температур; середньомісячні температури лежать у межах $24-28^{\circ}\text{C}$);
- тропічну (вона знаходиться поблизу обох тропіків; тут річні амплітуди збільшуються, але зима ще безморозна, або з дуже рідкими морозами);
- субтропічну, або помірно-теплу (амплітуди температур у цій зоні значні, морози взимку трапляються часто, але звичайно вночі і несильні; до цієї зони належать також місця з найвищими температурами повітря, або "полюси жару", як наприклад, "Долина смерті" в Каліфорнії (США) з температурою в тіні до $56,6^{\circ}\text{C}$ та Триполі (Лівія) — до $57,7^{\circ}\text{C}$);
- помірну (тут чітко виражений холодний період року, причому його тривалість (з морозами) збільшується в напрямку до півночі та в міру віддалення від морів у глиб континентів);

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

Така схема запропонована Г. Вальтером (Walter, 1960), причому вона близька до схеми, запропонованої А. Декандолем (1874 р.).

Вертикальні зміни температур, що мають місце в гірських районах у кожній тепловій зоні відбуваються специфічно, що впливає на вертикальну поясність рослинності. Географічні зміни температур визначаються трьома важливими факторами: географічною широтою місцевості, довготою і відстанню від великих водних басейнів. Велике значення можуть мати наявність та напрямок гірських пасом, які можуть служити захистом (як екран) від холодних полярних вітрів (наприклад, Кавказські гори, гори на Чорноморському узбережжі Кавказу). Тільки під водою та глибоко в ґрунті температури завжди лишаються в межах 0–25 °С, безпечних для рослин та сприятливих для їх життєдіяльності.

Приблизно на 23% усієї суші можна очікувати середньорічного максимуму температури повітря понад 40 °С; при середній радіації це означає, що рослини можуть там нагріватися до 50 °С і вище. Поза цими жаркими регіонами можливий сильний перегрів рослин (до 60–70 °С) насамперед на скелях та інших місцях, відкритих для сонячного випромінювання. Найжаркіші місця — це гейзери, в яких температура води сягає 92–95 °С (при температурі 90 °С можуть виникати колонії бактерій). Найнижча температура на Землі зареєстрована в Антарктиді (біля 90 °С), в Гренландії та Східному Сибіру дещо тепліше (–68 °С). Відносно сильні морози (середній річний мінімум температури повітря нижче –20 °С) звичайні на 43% поверхні Землі. Тільки на 1/3 суші температура не буває нижче 0 °С.

Для проходження всіх фенофаз росту і розвитку протягом вегетаційного періоду, рослини потребують певної кількості ефективного тепла, або суми ефективних температур). Тому для помірних широт за вегетаційний період приймається той період, коли щоденні середні температури перевищують +10 °С, а сума всіх добових ефективних температур протягом вегетаційного періоду рослин (тобто вищих +10 °С) визначається сума ефективних температур за вегетаційний сезон. Г.Т. Селянинов (1930) запропонував відрізнити на земній кулі п'ять зон, найбільш сприятливих (за сумарною кількістю тепла протягом вегетаційного сезону) для вирощування різних культур. Згідно з цим поділом в першій зоні (1000–1400 °С) можна вирощувати деякі овочеві культури, коренеплоди; у другій (1400–2200 °С) — зернові культури, картоплю, льон, кормові трави; у третій (2200–3500 °С) — кукурудзу, соя, соняшник, сою тощо; в четвертій (3500–4000 °С) — однорічні субтропічні культури (бавовну, тютюн, кенаф); у п'ятій (понад 4000 °С) — багаторічні субтропічні культури (чай, цитрусові, лавр тощо). Спостереження показали, що фенологічні явища весною та на початку літа чітко контролюються температурним режимом, а отже, теплові умови можуть бути виражені математично.

Фенологія (від грец. "phaino" — з'являюсь і "logos" — вчення) в загальному розумінні є наукою про сезонні явища в неживій та живій при-

роді. Фенологія ж рослин є розділом біології, який вивчає періодичні явища в розвитку органічної природи, обумовлені зміною пір року, наприклад, строки розпускання бруньок, цвітіння рослин тощо. Це порівняльне вивчення настання певних фаз розвитку рослин у часі.

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

— мегатерми — рослини, які потребують високої температури та постійної вологості. Вони не витримують морозів (вони пов'язані з вологими тропіками та субтропіками із середньою річною температурою вище 18 °С);

— ксеротерми — рослини наших пустель. Вони пристосовані до клімату сухих субтропіків з високими температурами та бездошовим періодом протягом кількох місяців, а отже, витримують високі температури і низьку вологість;

— мезотерми — рослини помірно теплого клімату з холодним періодом, що не перериває вегетації; чутливі до морозу. не витримують суворох зим. Це звичайно вічнозелені рослини Середземномор'я або рослини з голими незахищеними бруньками;

— мікротерми — рослини полярного поясу та альпійських високогір'їв, здатні існувати в умовах мінімального тепла. Серед них немає деревних порід, вони характеризуються коротким вегетаційним періодом.

У 1898 р. російський кліматолог Коппен (Koppen) запропонував іншу класифікацію кліматів. В її основу було покладено схему Декандоля. Коппен використав запропоновані терміни та пояси рослин, але додав до них назву найтипівішої для даного клімату рослини або тварини (якщо в різних кліматичних поясах зростають подібні рослини).

Майже через 100 років потому Еленберг (Elenberg, 1974) запропонував шкалу для виділення шести груп рослин за вимогами їх до тепла (переважно помірної зони):

T1 — надзвичайно морозостійкі види;

T2 — холодостійкі рослини, що рідко виходять за північну межу лісу;

T3 — середньохолодостійкі. Види, в основному, зони мішаних лісів;

T4 — теплолюбні рослини південних схилів і "теплих" ґрунтів;

T5 — дуже теплолюбні рослини, надто чутливі до морозів;

T6 — рослини, індіферентні (байдужі) до тепла, внаслідок чого вони можуть рости в широкому діапазоні температур.

Тепловий режим рослинного покриву

Баланс радіації, споживання енергії і теплообмін — це суттєві величини, які характеризують енергообтінний тепловий режим рослин. Вони об'єднуються в рівняння теплового режиму:

$$Q_s + Q_m + Q_p + Q_b + Q_k + Q_v = 0.$$

Важливими компонентами енергетичного балансу рослин є такі величини:

1. Баланс радіації: $Q_s = S_k + S_l$ (сума коротко- і довгохвильової радіації).

2. Енергообмін у процесах метаболізму, Q_m .

Під час надходження сонячної радіації переважає зв'язування енергії в результаті фотосинтезу; в темряві і в безхлорофільних тканинах відбувається вивільнення енергії при диханні. Хоча енергетичний обмін життєво важливий для рослин, частка Q_m в загальному енергообміні дуже мала — лише 1–2%.

3. Накопичення тепла фітомасою, Q_p . Енергія, яка надходить, тимчасово накопичується в рослинах; наприклад, до рослинного покриву притікає більше енергії, ніж одночасно до атмосфери чи до ґрунту. В результаті температура рослин підвищується відповідно до теплоємності їхньої маси.

4. Потік теплової енергії в ґрунті, Q_b . У місцях, позбавлених рослинності, а також і при незімкнутому рослинному покриві (пустелі, дюни, гори, засмічені ділянки ґрунту, новостворені поля) значна частина енергії, яка поглинається вдень, відводиться у вигляді теплової волни в глибші шари ґрунту. Залежно від кольору, структури і механічного складу ґрунту, від складу в ньому води й повітря, і особливо від нахилу місцевості та експозиції схилів, ґрунт нагрівається по-різному (наприклад, вище 70 °С в горах, коли проміння падає під кутом на оголені ділянки темно-бурих ґрунтів). Під час фази з переважанням випромінювання перенесення тепла до ґрунту йде у зворотному напрямку, і накопичене за день тепло надходить на поверхню, яка протягом ночі все більше охолоджується. Таким чином, у верхньому шарі ґрунту (до глибини 50 см) мають місце добові коливання температури. В регіонах із сезонними змінами погоди на ці добові коливання температури накладаються й річні зміни температури, які проявляються на ґрунті, позбавленому рослинності на глибині декілька метрів. Під зімкнутою рослинністю ґрунт захищений від сильного притоку і відтоку радіації. В цьому випадку уже у верхніх шарах ґрунту коливання температури відносно невеликі, а на глибині 30 см зовсім незначні. Товстий сніговий покрив також вирівнює температурні умови в ґрунті. В цілому ґрунт відіграє в тепловому режимі місцеіснування роль термічного буфера, оскільки вдень він поглинає значну кількість тепла, яке вночі віддає.

5. Енергообмін з навколишнім середовищем, Q_v . Між рослинами та їхнім навколишнім середовищем відбувається вирівнювання темпе-

ратури завдяки теплопровідності, конвекції (перенесенню тепла відчутним тепловим потоком Q_k), а також випаровуванню та конденсації водяної пари (прихований тепловий потік, Q_v). У рослинах і фітоценозі теплопровідність незначна, перенесення тепла (Q_k і Q_v) відбувається необоротно з потоками повітряних і водних мас (рух повітря і води).

Конвекція. При позитивному балансі радіації більша частина конвекційного теплового потоку направлена від поверхні рослин (величина Q_k від'ємна); якщо поверхня рослин холодніша за повітря, то до неї надходить тепло з навколишнього середовища (величина Q_k додатня).

Теплообмін з навколишнім повітрям відбувається шляхом конвекції ефективніше, коли листя менше, ніж суцільний контур, причому тим ефектніше, чим більше швидкість повітря.

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

Температурні межі життя і діапазони температур, за яких можуть відбуватися окремі життєві процеси, дуже різні.

Достатня і розмірна кількість тепла є основною передумовою життя.

Вода як екологічний фактор

Живі організми не можуть існувати без води. Життя виникло у воді, і все живе пов'язане з нею. Біохімічні процеси відбуваються у водному середовищі. Тільки у насиченому водою стані протоплазма виявляє життєдіяльність. Якщо вода висихає, протоплазма гине, або (в кращому випадку) переходить у стан анабіозу. Більшу частину маси рослин складає вода. Протоплазма містить у середньому 85–90% води. Навіть такі багаті ліпідами клітинні організми, як хлоропласти і мітохондрії, містять 50% води. Особливо багаті на воду плоди (85–95%) та коріння (70–95% сухої речовини), а також м'яке листя (80–90%) рослин. Сира деревина містить біля 50% води. Найбідніше на воду достигле насіння (10–15%), а деяке (так зване олійне), насіння містить лише 5–7% води.

Однак обводненість рослин неоднакова. За даними П.К. Горишиної (1979), найменш обводнені рослини пустель та сухих степів (30–65%), більше води містять рослини вологих місцевостей, наприклад види високотрав'я Камчатки (71–94%), ранньовесняні ефемероїди (78–91%).

У наземних рослин, що знаходяться у повітряному середовищі та постійно використовують воду, врівноважений водний баланс є передумовою їхньої нормальної життєдіяльності.

Головним резервуаром води на земній кулі є океан. Він містить понад 97% усього запасу води (близько $1,4 \times 10^{18}$ води). Біля 2% водних запасів перебуває в замороженому стані (лід та сніг полярних шапок і льодовиків). Вода континентів (трохи більше 0,6%) — це в основному ґрунтова вода, тільки 1% якої розміщений так близько до поверхні, що є досяжним для коренів рослин, а решта її сягає на глибину сотень метрів. Нарешті, вода, яка циркулює над сушею і Світовим океаном у вигляді хмар, туману та водяної пари становить зовсім малу частку — не більше 0,001% від запасів усієї води на Землі (Лархер, 1978). Останні перебувають у стані рухомої рівноваги. Загальний об'єм води на земній кулі становить приблизно 1500 млн. км³. Більша частина її зосереджена в південній півкулі. Сумарне випаровування води врівноважується кількістю опадів (Тенмен, 1972), однак відповідність між опадами і випаровуванням має місце тільки для Землі в цілому, тобто для суші та Світового океану разом узятих, тобто протягом року на нашу планету потрапляє у вигляді опадів стільки ж води, скільки її випаровується з поверхні Світового океану і транспірується рослинами.

Над океанами і морями кількість опадів буває дещо менша, ніж випаровується води з них (відповідно 107–114 см і 116–124 см на рік). Ця різниця врівноважується річковим стоком. Тим часом над сушею середньорічна сума опадів становить 71 см, а випаровується 47 см. За 2 млн. років приблизно 1,5 млрд. км³ води розщеплюється в хлоропластах зелених рослин. Таким чином, за цей період відбувається повний кругообіг води.

Н. Висоцький (19) ввів поняття *загального балансу вологості* будь-якого місця на Землі, котрий може бути представлений у вигляді прибутку та витрат і запропонував формулу для його розрахунку.

Прибуток вологості складається з: опадів + снігових наметів + припливу вологи з поверхні ґрунту + припливу вологи від ґрунтових вод.

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

Отже, формулу балансу вологості можна записати так:

$$\text{опадів} = \text{стік} + \text{випаровування} \pm \text{П},$$

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

Співвідношення опадів і випаровування в різних точках земної кулі нерівномірне, а іноді — контрастне. В полярних країнах у зв'язку з низькими температурами, а в пустелях у наслідок сухості повітряних має випаровування незначне. В екваторіальних і тропічних зонах (особливо поблизу океанів) воно досягає значних величин показників. Області, які характеризуються надрічною сумою опадів, унаслідок чого рослини зазнають нестачу вологи, називаються аридними, а області, де рослини достатньо забезпечені вологою — завдяки тому, що в них опади переважають над випаровуванням), називаються гумідними. Внаслідок перенесення водяної пари в атмосфері на великі відстані, а також під впливом інших факторів кількість опадів у різних районах дуже різна. Так, на території колишнього СРСР найбільше опадів спостерігалось в Західному Закавказзі (в Батумі середньорічна кількість опадів — біля 2470 мм/рік, у районах Талишських гір (в Астарі) — 1280; Ленкорані — 1250 мм/рік). У більшій частині степової зони Східної Європи в середньому випадає 500–600 мм. Однак ліси ростуть у цілому в межах більшого діапазону опадів: від 150 мм (у деяких районах Якутії) до 2000 мм (у Закавказзі на Чорноморському узбережжі). Найменша кількість опадів спостерігається в північно-східній частині Сибіру (100–200 мм) та в Середньоазійських пустелях (200–100 мм і менше).

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

У наш час унаслідок забруднення вод планети і масового вирубування лісів у багатьох регіонах світу відчувається гостра нестача прісної води. Забруднення вод загрожує, зокрема, росту і розвитку рослин, збереженню рослинності взагалі. Вода життєвонеобхідна для росту і розвитку рослин, для фотосинтезу, транспірації, внутрішньо-організму-

вого транспорту речовин тощо. Урожай сільськогосподарських культур, обсяг та біомаси всіх рослин великою мірою залежить від кількості легкодоступної для коріння рослин вологи.

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

Вплив різних форм води на рослини та рослинний покрив

Рослини поглинають лише крапельно-рідку воду, однак інші форми води також впливають на їхній ріст і розвиток. Наприклад, лід завжди негативно впливає на рослини (льодяна кірка й ожеледь спричиняються до випрівання озимини, град пошкоджує наземну частину рослин, а заморожування рослин призводить до розкриття міжклітинників та загибель клітин.

Сніг, що тане, забезпечує вологою рослини ранньої весни, а взимку утеплює їх. Щоправда, сильний снігопад може спричинитися до пошкодження крон деревних рослин.

Дощ і сніг є основним джерелом вологості для рослин. Тому дуже важливо, виходячи з рельєфу місцевості, характеру підстилаючої поверхні, напрямку панівних вітрів тощо, вжити відповідних заходів для снігозатримання.

Для окремих рослин і рослинних угруповань велике значення поряд із загальною кількістю вологи, яка випадає у вигляді дощу, має частота (або періодичність) опадів, характер дощів та супутні фактори (тепло, вітер тощо). На відкритих (безлісних) просторах тривалі мрячні дощі краще зволожують ґрунт, ніж короткочасні сильні зливи. Так, з мрячних дощів у ґрунт всмоктується до 90% вологи, а з короткочасних зливних лише 30–40% вологи, решта ж її марнується, стікаючи по поверхні ґрунту в понижені форми рельєфу; при цьому нерідко розмиваються та зносяться пласти дерновини. Волога, що проникає в ґрунт, використовується корінням (для поповнення води, витраченої на транспірацію та створення органічної речовини) та мікроорганізмами; деяка її частина випаровується з ґрунту або, проходячи в ґрунт, поповнює ґрунтові води. Досить багато опадів затримується кронами дерев, кущів, ґрунтопокривними рослинами та лісовою підстилкою. Найбільше вологи затримують ліси, створені вічнозеленими породами. За даними Г. Вальтера (1984) у Швеції протягом 1938–1942 рр. ялинові ліси в літні місяці затримували своїми кронами в середньому 57,3% опадів, а в осінні — 52,3%. Крім того, моховий покрив і лісова підстилка цих лісів додатково затримують ще 18,5% літніх дощів та 93% опадів, які випадають в інші пори року. Менш густі ліси затримують своїми кронами значно меншу кількість опадів: основи — 13–16%, а більш освітлені березові — 8–10%. ґрунт відкритих місць краще зволожується мрячними дощами, а лісовий — зливами (бо в лісі від злив кронами затримується

менше вологи, а більша частина її досягає ґрунту і лісової підстилки). Кількість води, що йде на стік, залежить від структури й типу ґрунтів, форми рельєфу, сили дощу, швидкості танення снігу, насиченості ґрунту водою, типу рослинності тощо. В період вегетації випадає роса. Вночі, особливо перед сходом сонця, поверхня рослин, що транспірують вологу, сильно охолоджується, і водяна пара, яка в надлишку оточує рослини, конденсується у вигляді роси на траві, листях дерев та чагарників. Частина роси збігає з поверхні рослин та зволожує ґрунт (за рахунок цього він одержує 10–30 мм за вегетаційний сезон). У сухих та жарких пустелях утворюється так звана ґрунтова роса (вдень по капілярах вода піднімається зі значних глибин підґрунтя і поблизу поверхні сухого, нагрітого ґрунту перетворюється в пару, яка, охолоджуючись уночі, переходить у росу. Своєрідною формою опадів є туман, який поступово переходить у мрячний дощ. Такі тумани, що з'являються звичайно над океанами, морями та їхніми берегами, відносять до так званих адвентивних туманів, котрі весь час пересуваються в повітряному просторі. Деякі тумани переносять порівняно мало крапельно-рідкої вологи, але часті тумани над пустелями дають на рік загальну кількість опадів 40–50 мм, а над сильно нагрітою пустелею Наміб — 200–300 мм. У Перу, поблизу зони жорстколистої рослинності існує так званий "ліс туманів". Незважаючи на те, що цей ліс знаходиться в умовах незначної кількості опадів (приблизно 150 мм/рік), його флористичний склад приблизно такий самий, як у лісів вологого півдня Чілі (Вальтер, 1974). Велике значення такі тумани мають для росту і розвитку стеблових сукулентів з поверхневою кореневою системою. Часто над Землею виникають так звані радіаційні тумани випромінювання, причому над сушею вони спостерігаються головним чином восени та взимку, а над морем та морським узбережжям — влітку і навесні. Причина утворення радіаційних туманів — нічне охолодження земної поверхні та приземного шару повітря. Тумани, як і хмари, збільшують надходження розсіяного світла з довгохвильовим випромінюванням.

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

За даними А.А. Молчанова (1961), на вирубках у травостої ВВП на поверхні ґрунту становить — 98%; на висоті 10 см — 94, 50 см — 59, 100 см — 56%. ВВП змінюється протягом доби, досягаючи максимуму перед ранком, а мінімуму — після полудня.

Випаровування вологи рослинами

Протягом життя рослина використовує та випаровує крізь продихи (транспірує) велику кількість води. За даними К.А. Тимирязева (1937), посів кукурудзи на площі 1 га за вегетаційний сезон транспірує біля 3 млн. 600 тис. літрів води. З усієї води, що проходить крізь рослину, тільки 0,5–1,0% йде на синтез рослинної маси. На утворення 1 г сухої речовини рослина витрачає від 200 до 1000 мл води.

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

Чим сухіший клімат, тим більше потрібно рослині води для створення органічної речовини, підтримання тургору, тим більше води вона випаровує. При визначенні кількості води, що поглинається рослинами з ґрунту, використовується поняття осмотичного тиску клітинного соку (ОТКС).

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

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

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

Посухостійкість та її екологічне значення

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

Екологічні групи рослин за вимогами до вологи

Не всі рослини однаково стійко переносять велике зволоження. Є рослини, котрі віддають перевагу засушливим місцевостям, а є й такі, що за вимогами до вологи, займають проміжне положення. Виходячи з цього, Е. Вармінг поділяє рослини за цим показником на три екологічні групи: гігрофіти, ксерофіти та мезофіти.

Гігрофіти — це суходільні рослини, що ростуть лише в умовах великого зволоження. До цієї групи відносяться рослини боліт, берегів річок, озер, сирих і вологих лісів, лук. Гігрофіти не переносять водного дефіциту, оскільки вони не пристосовані до обмежень у витрачанні води. Найтиповіші гігрофіти — це трав'янисті рослини та епіфіти вологих тропічних лісів. Повітря в цих лісах украй насичене водяною парою, тому тропічним гігрофітам не треба регулювати інтенсивність транспірації (продихи в них завжди відкриті, транспірація майже дорівнює фізичному випаровуванню, зайва вода виходить крізь особливі утворення — гідатоци. Листки гігрофітів цього типу великі, але пластинки (особливо в нижніх листків) тонкі; нижні листки складаються з одного або кількох шарів клітин; вони не витримують навіть невеликого зниження вологості повітря. Це тіньові гігрофіти (наприклад, папороті з роду *Humeporphyllum*).

Крім тіньових гігрофітів, у вологих тропіках зустрічаються і світлові, що ростуть на відкритих місцях. Повітря над ними достатньо вологе, але тропи сухіше, ніж повітря під пологом тропічних вологих лісів. До світло-

вих тропічних гідрофітів належить рис, що широко культивується на зливних полях; болотні пальми, папірус тощо. В помірних широтах тіньовими гідрофітами є рослини вологих, тінистих лісів: тонколисті папоротки (двопелюстник альпійський (*Circeaea alpina*), чистотіл великий (*Chenopodium majus*), розрив-трава звичайна (*Impatiens noli-tangere*), квасениця звичайна (*Oxalis acetosella*) тощо. Після вирубки лісів та зниження вологості повітря і ґрунту ці рослини зникають. Світлові гідрофіти (калюжниця (*Caltha palustris*), шабельник (*Comarum palustre*), вах (*Menyanthes trifoliata*), види родів *Typha*, *Sparganium*, *Glyceria*, болотні осоки тощо) помірних широт ростуть на дуже вологих і навіть трохи підтоплених місцях; повітря над ними досить вологе.

У гідрофітів добре розвинута система міжклітинників у листках, стовбурі і коренях, що пов'язано з перенасиченням ґрунту водою, а відтак з нестачею кисню. На міжклітинники, по яких повітря доходить до конусів наростання коренів, припадає більше половини об'єму листків і стовбурів. Унаслідок перезволоження та нестачі кисню корені гідрофітів розташовані у поверхневих шарах ґрунту, вони слабо розгалужені та не мають кореневих волосків. У рослин, які заселяють перезволожені ґрунти, котрі періодично заливаються водою, утворюються особливі дихальні корені. Наприклад, у болотного кіпариса вони піднімаються над ґрунтом на висоту понад 1 м. Гігроморфна структура листків та стовбурів, слабка продихова регуляція транспірації спричиняється до швидкого ув'янення гідрофітів при зниженні вологості ґрунту й повітря. Є гідрофіти, в яких листя сильно редуковане і фотосинтез відбувається в зелених стовбурах (хвощ надричний (*Equisetum effusum*) тощо).

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

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

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

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

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

4. Як відомо, щільність води, більша ніж щільність повітря, тому водних рослин механічні тканини слабо розвинені і розташовані ближче

до центра стебла, а в сухопутних рослин — вони знаходяться ближче до периферії стебла, що надає йому гнучкості.

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

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

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

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

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

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

В багатьох ксерофітів листки редуковані, завдяки чому зменшується транспіраційна поверхня рослин.

Багато ксерофітів густо опушені, від чого вони здаються сіро-півністими (наприклад, шавлія ефіопська (*Salvia aegyptiaca*), що росте в наших степах) або сріблястими (срібне дерево (*Leucadendron argenteum*) у Південній Африці).

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

6. Листки справжніх ксерофітів мають дуже багато продихів (наприклад, у пробкового дерева їх 700–1100 на 1 мм²), сильно розвинута провідна система (в пустельного чагарника (*Rosa persica*) загальна довжина жилок на 1 см² площі досягає 3128 мм). На думку деяких фізіологів, кількість продихів, їхня довжина і довжина сітки жилок залежать від суми опадів, що випали в поточному та попередньому роках.

7. У листках ксерофітів стовпчаста паренхіма верхнього боку листка розташовується у два шари і більше. В багатьох рослин вона розвивається на нижньому боці листка. Клітини губчастої паренхіми і міжклітинники невеликих розмірів.

8. Осмотичний тиск клітинного соку (ОТКС) у ксерофітів дуже високий — до 10 000 кПа (100 атм.). Теплові ксерофіти поряд з обмеженням транспірації можуть витратити вологу значно більше, якщо ґрунт на якому вони ростуть, у даний час достатньо зволожений, або завдяки тому, що їхня коренева система проникає в ґрунт на значну глибину, ці рослини можуть використовувати вологу з верхньої кайми ґрунтових вод. Таким чином, ксерофіти не тільки економно витрачають вологу, але й інтенсивніше, ніж інші рослини, добувають її з ґрунту М.А. Максимов вважав, що саме недоступність вологи в сухому ґрунті є основною причиною посиленого росту корневих систем багатьох видів рослин. Загальна довжина коренів однієї рослини, наприклад, жита може досягати 600 км, а середньодобовий приріст — майже 5 км. Якщо до цього додати кореневі волоски, то довжина всієї всмоктуючої системи жита становить 10 000 км. Ще потужнішу кореневу систему мають фреатофіти, тобто рослини, що існують за рахунок вологи ґрунтових вод. Вони мають кореневу систему, яка проникає глибоко в ґрунт, досягаючи рівня прісних вод, або вологої капілярної кайми. Так, коренева система саксаулу чорного може проникнути на глибину 30–40 м (Вікторов, Востокова, 1969). Деякі ксерофіти мають двохярусну кореневу систему. Зокерма, у фісташки справжньої (*Fistaciavera*) верхні корені залягають на глибині до 80 см (вони забезпечують рослину вологою у весняно-літній період), а нижні — досягають глибини 160–180 см (ці корені забезпечують рослину вологою у другий період вегетаційного сезону). Завдяки такому повному використанню вологи всіх горизонтів ґрунту та підґрунтя на схилах і передгір'ях Паміро-Алая — гірсько-країни в Середній Азії фісташки створюють ліси у посушливих умовах при середньорічній сумі опадів 250–350 мм, літній температурі 40–43 °С та відносній вологості повітря 10–13%.

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

Виходячи з цього, М.А. Максимов та Б.О. Келлер дійшли висновку, що ксерофіти типу склерофітів потенційно можуть випаровувати значно більше вологи, ніж мезофіти, якщо ґрунт достатньо вологий.

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

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

М.А. Максимов (1952) видзначає, що цитопlasма клітин ксерофітів містить підвищену кількість так званої зв'язаної води, тобто тієї частини води, яка міцно утримується колоїдами клітин. За характером пристосувань ксерофітів до сухих місцезростань А.П. Шенников (1950) поділяв їх на дві групи: сукуленти і склерофіти

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

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

ОТКС склерофітів дорівнює 4000–10000 кПа (40–100 атм) і більше. Вони утворюють міцну кореневу систему, здатну швидко подавати воду в листя. П.А. Генкель (1965) відрізняє п'ять типів склерофітів: сукуленти, еуксерофіти, геміксерофіти, пойкилоксерофіти, стіпаксерофіти. Місцезростання з недостатнім зволоженням зустрічаються не тільки в жарких країнах, але й у місцях з холодним кліматом у північних широтах та високо в горах. Тому в північних і високогірних рослин також наявні ознаки ксероморфної структури.

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

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

Вармінг, Грейбнер та Шенников (1950) відзначали, що мезофіти ростуть за середніх умов зволоження, теплового та повітряного режимів і мінерального живлення. Між типовими гігрофітами та мезофітами є багато перехідних груп. Це переважно злаки і осоки, які тяжіють до більш-менш вологих місцезростань. Ряд учених відносять їх до гігомезофітів або до мезогігрофітів.

Мезофіти зустрічаються як у тропіках, так і в холодних областях, але домінують у середніх умовах зволоження і теплового режиму на помірно родючих та добре аерованих ґрунтах. За своєю морфологією та фізіологією мезофіти сполучають різні ксероморфні та гігоморфні ознаки, тому іноді їх поділяють на мезоксерофіти (якщо вони ближчі до ксерофітів), мезогігрофіти (якщо вони ближчі до мезофітів) та еумезофіти (так називають типові мезофіти).

До типових мезофітів належить багато рослин, що культивуються. Це, зокрема, зернові, плодово-ягідні, овочеві, лучні трави, листяні дерева. Вони, як правило, швидко ростуть та дають високі урожаї, але в посушливі роки їхня врожайність дуже сильно знижується. Мезоксерофіти заходять далеко на південь (*Quercus robur*) у степову зону. З трав'янистих рослин ними є *Medicago falcata*, *Trifolium montanum*, форма тонконогу, житняк, костриця валіська тощо.

Рослини виробили здатність зберігати свою життєдіяльність за умов більш-менш тривалого перезволоження. При цьому розрізняють, рослини, стійкі до затоплення з поверхні, і рослини, стійкі до затоплення знизу, з ґрунту.

Мезофіти пристосовані до досить різноманітних місцезростань, тому існує кілька варіантів поділу мезофітів на підгрупи. За Шенниковим (1950), бувають вічнозелені мезофіти вологих тропічних лісів; зимовозелені деревні мезофіти; літньозелені деревні мезофіти; літньозелені багаторічні трав'янисті мезофіти; ефемери та ефемероїди, приурочені переважно до аридних областей: пустель Середньої Азії, південного сходу європейської частини колишнього СРСР та інших посушливих областей. Це однорічні (ефемери) та багаторічні (ефемероїди) трав'янисті рослини з коротким (1–2 місяці) вегетаційним періодом, наприклад, ярат, тонконіг степовий тощо.

Повітря як екологічний фактор

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

Кисень (O₂)

У біосфері кисень знаходиться у вигляді молекулярного (O₂), атмосферного (O) та озону (O₃). Озон утворюється з O₂ на висоті 30–40 км, основна маса його розміщується у вигляді шару — озоносфери. Цей шар забезпечує живі організми на Землі від шкідливого впливу короткохвильової УФ радіації Сонця. За даними В.І. Вернадського (1954), озонівий екран постійно формується з молекулярного й атмосферного кисню, захищає життя у біосфері та є її верхньою природною межею.

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

В.І. Вернадський вважав, що в атмосфері знаходиться що найменше $1,2 \times 10^{16}$ т, що найбільше $2,1 \times 10^{15}$ т вільного кисню. Крім того вільний кисень розчинений у прісній воді на суші, в снігах і льодах, солоній воді морів та океанів. В наш час унаслідок посилення виробничо-технічної діяльності людини щорічно спалюється величезна кількість вугілля, нафти та інших видів палива, при цьому в атмосферу надходить біля 20 млрд. тонн вуглекисню, а для спалювання витрачаються мільярди тонн вільного кисню. Це спричиняється до того, що вміст кисню в атмосфері зменшується, а вуглекисню — збільшується. Зараз лише в процесі роботи промислових підприємств витрачається 23% того кисню, що продукується надземною рослинністю. Для прогнозу можливого зниження питомої ваги кисню в атмосфері слід також враховувати катастрофічне скорочення на Землі площі лісів — легенів нашої планети. (1 га тропічної сільви виділяє біля 60 т O₂ за рік).

Рослинний світ є стабілізатором вуглекисло-кисневого балансу повітряного басейну і Світового океану, що сприяло розвитку якісно нових форм органічного життя на Землі. В наш час у повітряний басейн спорадично надходить 1300 млн. тонн вуглекислого газу індустріального походження, а ще 1080 млн. тонн видихає населення Землі. Концентрація вуглекислого газу в повітрі щорічно збільшується на 0,2% до наявного рівня (Будико, 1975). Лісовий фітоценоз при продукуванні 1 м³ деревини виділяє в атмосферу 1,4 т кисню.

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

У біосфері відбувається постійний кругообіг кисню. Вільний кисень виділяється при розщепленні води променевою енергією Сонця в хлоропластах зелених рослин під час фотосинтезу. Приблизно за 2000 років майже увесь кисень атмосфери проходить крізь живі організми біосфери в процесі дихання (горіння, розкладання). CO₂, що виділяється при диханні рослин і тварин, входить в атмосферу й знов поглинається хлоропластами рослин. Зелені рослини в процесі фотосинтезу підвищують відношення O₂ до CO₂ в атмосфері. Для насіння і коренів, а також для мікроорганізмів, котрі знаходяться в ґрунті, кількість кисню часто є лімітуючим фактором, а його нестача дуже пригнічує життя рослин.

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

За нестачі O₂ знижується дихання насіння, у зв'язку з чим уповільнюється стан спокою, й подовжуються строки проростання насіння. Спостерігаються значні морфологічні зміни в будові рослин — розростання рихлих тканин у їхній базальній частині, клітинні стінки в коренях стають тоншими, корені погано розгалужуються, гальмується утворення корневих волосків, збільшується об'єм міжклітинників, утворюються нові додаткові корені біля основи стебел тощо.

Вуглекисень (CO₂)

Біосфера являє собою складну суміш сполук вуглецю (C), котрі безперервно виникають, змінюються, розкладаються. Основний шлях кругообігу вуглецю — з двоокису вуглецю атмосфери в живу речовину, й з неї назад, у двоокис вуглецю. Починається цей процес з фіксації атмосферного CO₂ під час фотосинтезу. Зелені рослини щорічно зв'язують біля 67% CO₂ атмосфери. Біля 30% асимільованої речовини витрачається на дихання рослин, а майже 70% її є джерелом живлен-

ня гетеротрофних організмів. Певна частина фіксованого CO₂ споживається тваринними організмами. Весь CO₂ атмосфери проходить повний кругообіг приблизно за 3000 років. Концентрація його, за даними К. Блека (1973), становить 0,03%, або 0,57 мг на 1 л повітря. Але вміст його в повітрі гумусового горизонту в середньому 0,2 1% від загальної кількості ґрунтового повітря. Вночі, у зв'язку з припиненням асиміляції рослин, концентрація CO₂ в повітрі завжди вище, ніж удень.

Восени концентрація CO₂ у повітрі підвищується внаслідок зниження асиміляційної діяльності рослин та посилення ґрунтового дихання мікроорганізмів, а влітку, навпаки, фотосинтетична активність рослин посилюється, а концентрація CO₂ зменшується і т.д. При підвищенні концентрації CO₂ у повітрі до певної межі (більше як у 5 разів), інтенсивність фотосинтезу посилюється, але за надмірної його концентрації спостерігається отруєння рослин.

Азот (N)

Газоподібний азот більшістю вищих та багатьох нижчих рослин не засвоюється, тому його прийнято вважати інертним газом. Але це не зовсім точно, якщо врахувати роль азоту як біогенного елемента. Відомо, що азот входить до складу протоплазми, є джерелом утворення протеїну (рослинного білка). За звичайних умов вміст азоту в атмосфері становить 78,6% за об'ємом або 75,5% за масою. У біосфері міститься лише 2% всього азоту на Землі (Блек, 1973). Вільний азот проникає в атмосферу з кори вивітрювання та надр Землі під час вулканічних вивержень — з розплавленої магми, бо магма — це і є природна розплавлена силікатна маса, гарячих джерел, де його значно більше, ніж у атмосфері. Звичайно, багато азоту та кисню міститься в газах, які оточують гниючі органічні рештки, багато його у вибухонебезпечному кам'яновугільному газі та в повітрі торфових покладів (до 53,7%); він постійно проникає з літосфери та ґрунту. [Про засвоєння азоту в процесі нітрифікації та вивільнення його при денітрифікації — див. у розділі про ґрунти].

Азот у формі аміаку (NO₃) — утворюється не тільки як продукт розкладу органічних сполук, які розкладаються мікроорганізмами, але й при окисленні вільного азоту в присутності води. Він також може утворюватись з азоту і водню у повітрі, при електричних розрядах (наприклад, під час грози). Отже, в природній обстановці постійно йдуть реакції виділення вільного азоту та зв'язування його в різні сполуки.

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

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

Фізичні ознаки повітря (ФОП), вплив їх на рослини

Фізичні ознаки повітря впливають на рослини досить різноманітно. Так, щільність (густина) повітря та його барометричний тиск впливають на інші екологічні фактори, а, отже, побічно впливають на стан живих організмів. У міру підняття нагору (зі збільшенням висоти над рівнем моря) повітря стає розрідженим, атмосферний тиск знижується. У менш щільному повітрі міститься менше пилу та інших твердих частинок, повітря стає чистішим, прозорішим, унаслідок чого в горах збільшується інтенсивність світла, водночас знижується температура повітря та інші екологічні фактори. Зміна температури й тиску повітря спричиняється до постійного руху повітряних мас в атмосфері.

Вітер справляє як позитивний, так і негативний вплив на рослини й рослинність (вітри, що дмуть з моря постійно, сприяють збільшенню кількості опадів, а ті, що дмуть з глибини континенту (особливо з пустель) навпаки, висушують повітря). Висушувальна дія вітру перш за все позначається на високій дерев'янистій рослинності, спричиняючи вітровали, вітроломи, ерозію, пилові бурі ґрунтів тощо). На високих горах та по узбережжях морів і океанів, де постійно дмуть вітри одного напрямку, формуються так звані прапороподібні форми крон дерев. У зв'язку зі збільшенням швидкості росту річних кілець на підвітряному боці стовбурів дерев (унаслідок висушувальної дії вітру) вони набувають дивовижного спотвореного вигляду, можуть бути зігнутими або пригнуті до землі, за таких постійних умов можуть формуватися так звані дерева-подушки та сланикові форми дерев. Це також гальмує ріст коренів і стовбурів дерев у висоту.

У горах Криму ялівець високий (*Juniperus excelsa*) — дерево, яке за звичайних умов місцезростання має висоту 10 м, у горах Криму утворює низькі вітрові форми, всі пагони його спрямовані в напрямку, протилежному домінуючому вітру. За таких умов високі посіви жита, пшениці тощо (особливо під час дощу або після нього) часто полягають.

Помірний вітер сприяє опилению рослин, розповсюдженню спор, насіння, плодів та ін. Такі дерева, як ліщина, береза, вільха, осика, граб та деякі інші, квітнуть до розкривання листків, їхній пилок, не зустрічаючи опору, переноситься вітром до жіночих квіток на значні відстані. Плоди і насіння, що розносяться вітром, також мають ряд пристосувань (парашутики, чубчики, крилатки тощо) для посилення своєї парусності. Тому на луках і в степах переважають вітрозапильні рослини.

Вплив атмосферних забруднювачів на рослини

Дуже велике екологічне значення та велику небезпеку для життя рослин, тварин і людини мають різні домішки в атмосфері, особливо техногенного характеру. В деяких регіонах з високою концентрацією промислових об'єктів і транспорту повітря перенасичене різними газа-

ми та зваженими у повітрі частками вугілля, металевого пилу, сажі й інших шкідливих інгредієнтів. Наприклад, за даними Р. Гудеріана (1979) викиди двоокису сірки в атмосферу у ФРН протягом 1969–1980 р. збільшились з 3,5 до 4,6 млн. тонн, а хлористого водню протягом 1971–1980 рр. — з 8 000 до 100 000 т. У США за 20 років (1960–1980) кількість викидів двоокису сірки збільшилась в два рази. Справжнім лихом став смог — густий туман, змішаний з димом та кіптявою, який містить багато CO_2 . У вихлопних газах автомобілів міститься окис свинцю, вуглецю, азоту тощо. Дуже шкідливі для всього живого опади, забруднені радіоактивними речовинами, які разом з повітряними масами можуть двічі обігнути земну кулю, поки випадуть на її поверхню. Рослинність здатна затримувати (фільтрувати) пил та поглинати гази до певної межі. Надмірна кількість цих інгредієнтів у повітрі призводить на початку до пригнічення рослин, а потім і до загибелі їх та захворювання тварин і людини. Нині встановлено, що найшкідливішим для рослин є двоокис сірки (SO_2), у концентрації в одну мільйонну частку від загального об'єму повітря він значною мірою пошкоджує рослинний покрив. Пояснюється це тим, що, проникаючи в клітини тканин листка, SO_2 розчиняється у воді та перетворюється в сірчану кислоту, яка накопичується в клітинному соку, що спричиняється до підвищеного окислення вмісту клітин. В окисленні клітинного соку, крім SO_2 , беруть участь окисли: хлору, триокис сірки (SO_3), окисли азоту тощо. В результаті гальмується або припиняється фотосинтез, що призводить до затримки росту, а потім і до загибелі рослин.

Різні рослини мають різну газочутливість та газостійкість.

Газочутливість визначається ступенем та швидкістю прояву в рослин ознак пошкодження їх токсичними газами.

Під газостійкістю розуміють здатність рослин, залежно від їхніх анатомо-морфологічних та фізіолого-біохімічних особливостей, витримувати значні концентрації токсичних газів, зберігаючи при цьому свою життєвість та декоративність.

М.П. Красінський, О.І. Князева (1950) та інші дослідники розрізняють три види газостійкості рослин: біологічну, морфолого-анатомічну і фізіологічну. За даними багатьох дослідників, внесення нітратних форм азоту кислих добрив підвищує газостійкість рослин (Гусева, 1950 та ін.).

Особливо чутливі до SO_2 та інших токсичних газів лишайники, мохи і ще деякі інші епіфіти. Наприклад, настовбурних лишайників немає на деревах, що ростуть у промислових містах. Висока газочутливість лишайників пояснюється слабкою регенеративною здатністю їхніх тканин (Гудеріян, 1979; та ін.). Трав'янисті рослини, як правило, більш стійкі до димових газів ніж деревні. В численних літературних джерелах розглядаються питання, пов'язані з газостійкістю рослин, наводиться розподіл їх на категорії залежно від газо- та димостійкості (Красінський, 1950; Илькун, 1978; Тарабрин, 1983; Липа, 1953 та ін.).

Газоподібні виділення рослин (фітонциди, легкі від'ємно заряджені іони тощо)

Багато які вищі рослини утворюють фітонциди, виробляють ефірні олії, виділяють різні газоподібні речовини і сполуки.

Ефірні олії — це леткі рідкі суміші органічних речовин з сильним запахом. Вони містяться в квітках, плодах пахучих рослин. Їх чимало продукують хвойні, представники губоцвітих, ругових, зонтичних, миртових і ряду інших родин. Склад ефірних олій залежить від виду рослин, а також від поєднання факторів довкілля. Як правило, це аlicyclic та аліфатичні терпени, продукти їх окислення або відновлення (спирти, кетони, альдегіди). Наприклад, у заростях і над заростями ясена кавказького (*Dictamnus caucasicus*) з родини ругових у жарку, тиху погоду їх накопичується так багато, що від запаленого серед цих заростей сірника, ефірні олії загораються й утворюють досить сильне полум'я. За даними А.М. Гродзінського (1965, 1973), 1 га хвойного лісу в жарку погоду може виробити за добу до 30 кг ефірних олій; стільки ж їх утворюють зарості ялівцю. Крім ефірних олій, рослинами можуть утворюватись також фітонциди, етилен та їхні газоподібні сполуки.

Фітонциди — це леткі біологічно активні речовини різноманітної хімічної природи, що виділяються рослинами, вони здатні пригнічувати або вбивати декотрих бактерій, ріст і розвиток грибів, найпростіших, деяких комах (Токін, 1954, 1967). Багато які з цих речовин є ароматичними, завдяки чому вони прибавляють комах-запильників. Головне біологічне значення фітонцидів полягає в пригніченні розвитку патогенних мікроорганізмів. Фітонцидність у тій чи іншій мірі притаманна всьому рослинному світові, але вбивати бактерії та інші мікроорганізми (у тому числі хвороботворні для людини і тварини) найбільш здатні фітонциди таких видів: часник (*Allium sativum*), цибуля ріпчаста (*A. sera*), хрін звичайний (*Armoracea rusticana*), гірчиця біла (*Sinapis alba*), редька городня (*Raphanus sativus*), морква посівна (*Daucus sativus*), сорти томатів, перцю червоного і чорного, видів евкаліпта, ялівцю, черемхи, цитрусових. За даними Ф.В. Вента (1968), рослинистю земної кулі протягом року продукується 175 млн. тонн летких сполук. На думку Вента, це призводить навіть до збільшення кількості опадів над поверхнею ґрунту, вкритого рослинами, що виділяють такі речовини. У результаті рослинами в навколишнє середовище різних органічних речовин (фітонцидів, антибіотиків тощо), як газоподібних, так і рідких, вони справляють взаємний вплив одне на одне. Такий вплив може бути пригнічуючий або стимулюючий. Це явище дістало назву алелопатія (від грец. *allelon* — взаємно і *pathos* — страждання, хвороба). Запропонував її Моліш (Molisch, 1937). У подальшому вчення про алелопатію розвивали. Грюммер (1955), Гортинський (1961), А.М. Гродзінський, Райс (1965, 1973), Чорнобривченко та ін.

Грюммер (Grummet, 1953) відрізняв: коліни (агенти впливу вищих рослин на вищі); фітонциди (агенти впливу вищих рослин на нижчі); ан-

тибіотики (агенти впливу нижчих рослин на нижчі); маразміни (агенти впливу нижчих рослин на вищі).

В Україні школу алелопатії очолював акад. А.М. Гродзінський (1965, 1973; та ін.).

Багато дослідників (Вальтер, 1954; Работнов, 1978; Уттєкер, 1974; та ін.) схилилися до думки, що алелопатія на фоні сильної конкуренції та впливу екотопу відіграє досить слабку роль у регулюванні складу рослинних угруповань, у взаємовідносинах організмів у біогеоценозах. Однак заперечувати роль рослинних виділень у природі не можна.

Свого часу М.Г. Холодний у ряді праць (1944, 1953) відзначив, що леткі сполуки, котрі виділяються листям, квітками, проростками, насінням та іншими органами рослин у вигляді ефірних олій, фітонцидів тощо, завдяки пористості ґрунту проникають у нього. Крім летких сполук у ґрунт завдяки життєдіяльності мікроорганізмів, що розкладають гумус, лігнін та інші рослинні рештки, додатково надходить деяка кількість речовин у вигляді парів, газів. До складу газоподібних речовин ґрунтового повітря входять складні ефіри, вуглеводні ароматичного та жирного ряду, спирти, кислоти, альдегіди, кетони тощо). Багато які з них засвоюються мікроорганізмами ґрунту — бактеріями, грибами (зокрема, актиноміцетами). Ці речовини, на думку М.Г. Холодного, поглинаються корінням рослин, що сприяє підвищенню родючості ґрунту, стимулює ріст рослин, подовжує життя коренів, посилює їх опірність інфекції і таке інше.

Важливу роль алелопатично активні речовини відіграють у формуванні біогеоценозів. Виявляється вона через мікробіологічні процеси, що відбуваються в ґрунті, або через зміну екобіотопу, вплив одних рослин на інші внаслідок виділення ними різних речовин. Тому, мабуть, важливіша роль у формуванні біогеоценозів належать все-таки конкуренції їхніх компонентів та впливу екотопу. Однак ми можемо звичайно відзначити, наприклад, що гірчиця біла пригнічує беладонну, а стимулює ріст галеги лікарської, нут пригнічує ріст картоплі, томатів та баклажана, і стимулює ріст та розвиток квасолі (Чорнобривченко, 1956).

Додатковий текст про забруднення повітряного басейну

Атмосферне повітря. В сучасному промисловому місті загрозливих розмірів досягло забруднення повітряного басейну пилом та газами. Дев'ять десятків речовин, що забруднюють повітря в США, складаються з невидимих, але дуже шкідливих газів, серед яких переважають оксид вуглецю, що потрапляє в повітря з викидами автотранспорту, та оксид сірки, який виділяється при спалюванні на електростанціях та заводах вугілля і нафти. Підраховано, що лише в Нью-Йорку щодня в атмосферу потрапляє більше 4 000 т оксиду вуглецю, понад 3 000 т двооксиду сірки та близько 300 т промислової пилюки (Світличний, 1979). Особливо великих масштабів набуло забруднення повітря в Лос-Анжелесі.

За останні кілька років у Японії кожен третій житель отримував якесь захворювання внаслідок забруднення повітря відходами промис-

лового виробництва. В столиці Японії Токіо полісмен-регулювальник повинен час від часу залишати свій пост для того, щоб у спеціальному приміщенні подихати киснем.

Серйозну загрозу для здоров'я людини становить безперервне скидання на великі промислові міста мільйонів кубометрів шкідливих газів, великої кількості пилу та золи, котрі не пропускають сонячне ультрафіолетове проміння. У 1952 р. "великий лондонський туман" — "смог", протягом одного тільки тижня забрав життя 4 000 чоловік, ще декілька тисяч загинули в наступні три місяці. В грудні 1962 р. катастрофа повторилась. Цього разу загинуло 750 лондонців (Світличний, 1979).

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

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

Одним з найнебезпечніших джерел забруднення атмосферного повітря, збіднення його на кисень є автомобіль. Зараз світовий автомобільний парк налічує понад 250 млн. машин (Світличний, 1979). У США 100 млн. автомашин "поглинають" у два рази більше кисню, ніж його тут створюється. Приблизно те ж відбувається в Японії, ФРН та інших промислово розвинутих країнах.

За розрахунками спеціалістів, до 1999 р. концентрація шкідливих викидів автотранспорту на магістралях наших міст зросте щонайменше вдвічі.

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

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

"Наш кореспондент побував на місці трагедії в Бхопалі.

Перше враження від зустрічі з заводом "Юніон карбайт" у Бхопалі таке, начебто ти потрапив у вимерле місто. За бетонною стіною протяжністю в 1 км. ніяких ознак життя. Незаселеним здається і квартал трущоб через дорогу — прямо навпроти заводу. Бетонна стіна вся в напи-

сах на хінді і англійській мові: "Юніон карбайт" — вбивця!" Так, саме тут відбулася близько 4 років назад страшна трагедія. Її оплакує біла кам'яна жінка з мертвою дитиною на руках навпроти закритих воріт заводу.

"Юніон карбайт" — вбивця!" — цей лаконічний напис точно передає те, що тут відбулося, хто несе відповідальність за страшну біду, яка неждано, серед ночі звалилась на жителів міста. Страшні масштаби трагедії. За самими останніми офіційними даними, загинуло 3150 чоловік. Стали повними інвалідами ще 20 тисяч, страждають від наслідків отруєння високотоксичними газами більш ніж 200 тисяч чоловік. Неофіційні дані набагато вищі. За підрахунками, наприклад, індійської ради медичних досліджень, у смертельній газовій хмарі "згоріло" 10 тисяч бхопальців.

"Юніон карбайт" — вбивця!". Так, численними експертизами причина трагедії встановлена незаперечно і однозначно — ігнорування адміністрації транснаціонального гіганта, який хвилювався тільки приростом прибутків, без елементарних мір безпеки. 3 грудня 1984 р. із ємкості № 610 відбулася втеча 43 тонн смертельного газу метилізоціанату. І як з'ясувалося, не тільки його. Подальші дослідження, проведені радою по науковим і промисловим дослідженням, показали, що, крім цього газу, в резервуарі містилося не менш, ніж 12 токсичних хімікатів. Пройшло 4 роки після того страшного дня. Немалий строк. Можливо, життя вийшло у нормальне русло, але чи зарубцювались душевні рани тих, хто втратив рідних? Чи виліковні хвороби, викликані отруєнням? На допомогу постраждавшим прийшли хазяї заводу — винуватці біди? Досі допомога йшла від індійської влади, від суспільства. Трагедія в Бхопалі боляче відізналась у серцях індійців. Виникали десятки суспільних організацій по всій країні. Вони налагоджували збір пожертвувань, посилали в Бхопал групи медиків та медикаменти.

Місцева влада немало зробила для допомоги бхопальцям. Сім'ї всіх загиблих, а також близько 80 тисяч сімей постраждалих отримали одноразову допомогу. Зразу ж після катастрофи 14 тисяч отруєних газом були поміщені у лікарню, 158 тисячам була надана амбулаторна допомога. 1300 людини вже отримали роботу, 2500 оволодівають на курсах іншими спеціальностями. Багато вдів отримують невелику пенсію, діти та вагітні жінки отримують додаткове харчування.

Але міри, які застосовує влада штату, не можуть подолати наслідки трагедії такого масштабу. За всіма юридичними законами, за загальнолюдськими нормами моралі турботу про жертви трагедії повинен взяти на себе її винуватець. Корпорація "Юніон карбайт" залишається вірною собі.

У грудні минулого року окружний суд Бхоपालа прийняв постанову про те, щоб "Юніон карбайт" виплатив жертвам катастрофи тимчасову компенсацію у розмірі 3,5 мільярди рупій. Корпорація заявила, що у окружного суду не має повноважень приймати таке рішення і оскаржила його у верховному суді штату Мадья Прадеш. Апеляція була відхилена. Малоймовірно, що корпорація прийме вердикт верховного суду. Вона, очевидно, має намір вести нечесну гру з індійськими судовими інстанціями". (О. Киценко, Газета "Правда", 10.10.1088 р.)

У Бразилії в районі м. Кубатау концентрація токсичних газів в атмосфері становила 2 мг/м³, при максимально допустимій нормі 0,625 мг/м³. Це спричинилося до різкого зростання серед дорослого населення захворювань серцево-судинної системи і органів дихання, а також дитячої смертності. Було об'явлено незвичайну ситуацію по боротьбі з забрудненням оточуючого середовища. Це — наслідок господарювання транснаціональних компаній, які не побудували відповідних очосних споруд.

У жовтні 1984 р. у поймі р. Амазонки на північному сході Бразилії, де проживають в основному індієці, Американський концерн по виготовленню отруйних хімічних речовин у жовтні 1984 р. зробив дослідження нових дефоліантів, (аналогічних тим, що колись використовувались під час війни у В'єтнамі). В результаті чого померло більш ніж 5 тис. чоловік місцевого населення і загинула рослинність на великих площах.

Грунти як найважливіший комплексний фактор життя рослин

Грунт — це особливе органо-мінеральне природно-історичне утворення, що виникло внаслідок впливу живих організмів на мінеральний субстрат та розкладу мертвих організмів, впливу природних вод і атмосферного повітря на поверхневій горизонті гірських порід у різноманітних умовах клімату та рельєфу в гравітаційному полі Землі. Грунт характеризується родючістю.

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

В.І. Вернадський відзначав, що ґрунт — це найскладніший, майже живий (біокостне тіло) організм, нерозривно пов'язаний з водою і повітрям, з якими він утворює триєдину систему, що є основою біосфери — обрисом Землі. Тому: "коли людина надзвичайно сильно порушує природні місця зростання та ґрунти, вона приводить в дію справді адський механізм, дія якого відбивається на всьому, навіть на атмосфері, що необхідна для існування людей на Землі" (Ж. Дорст, 1966, с. 234). Під родючістю ґрунту розуміється її здатність забезпечувати рослини водою, поживними речовинами, повітрям, теплом. Розвитку та набуттю цих якостей ґрунту сприяють живі організми (рослини, тварини та мікроорганізми), котрі зв'язані з ґрунтом і складають разом з ним екологічні системи — біогеоценози. Родючість ґрунтів значною мірою також залежить від діяльності людини. Грунт — першоджерело всіх матеріальних благ (багатство Землі), тому збереження ґрунтів є найважливішою проблемою сучасності.

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

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

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

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

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

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

Рослинний, або біогеоценотичний, покрив залежно від специфіки створюваного ним кругообігу речовин, енергії та характеру його впливу на процес ґрунтоутворення, поділяють на лісову, лучну, степову, пустинну формації. Кожна з них — це поєднання автотрофної та гетеротрофної рослинності, що обумовлює характерну стадію процесу ґрунтоутворення і в результаті приводить до утворення окремого характерного типу ґрунтів.

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

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

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

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

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

У зв'язку з рельєфом рослини та рослинні угруповання розташовуються за так званим екологічним рядом (наприклад, за вимогами до вологості: чим нижче по рельєфу, тим вологість буде більшою, а рослини утворюють ряд зі збільшенням гідрофітності (вологолюбності). Велике значення мають також кут нахилу та експозиція схилів. Так, за В.В. Альохініним, рослинність південних схилів несе елементи південних плакорних просторів, а північних — більш північних плакорних місць зростань. Рельєф впливає на зріст і форму дерев та на частоту плодоношення (Попавська, 1948). У горах, йдучи знизу вгору, ми начебто пересуваємося з півдня на північ. Метеорологи розрізняють клімати: низовин, височин та гірських місцевостей.

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

Структура ґрунту має вирішальне значення у розвитку його фізичних і водно-фізичних властивостей. Структурні ґрунти завдяки своїй

Таблиця 5
Класифікація механічних фракцій ґрунту (за Н.А. Качинським)

Склад ґрунту	Розмір частинок, мм
Каміння	3
Гравій	3 ... 1
Пісок:	
крупний	1 ... 0,5
середній	0,5 ... 0,25
дрібний	0,25 ... 0,05
Пил:	
крупний	0,05 ... 0,01
середній	0,01 ... 0,005
дрібний	0,005 ... 0,001
Мул	< 0,001
Фізичний пісок	0,01
Фізична глина	< 0,01

пухкості добре опановуються кореневою системою рослин та забезпечують їх водою, повітрям, елементами мінерального живлення. Структура ґрунту визначається за його механічним складом (табл. 5). Співвідношення різних механічних фракцій у даному ґрунті визначає його пористість та щільність.

Класифікація ґрунтів

Всі ґрунти поділяються на типи, які сформувалися внаслідок тривалого розвитку, а також перебуваючи під певною рослинною формацією. Тип — це велика група ґрунтів, що розвиваються в одноріднополучених біологічних, кліматичних і гідрологічних умовах та характеризується чітким проявом основного процесу ґрунтоутворення.

Підтип — це група ґрунтів, що якісно відрізняються в межах типу, за проявою процесів ґрунтоутворення і є перехідними між окремими типами. Крім підтипів, виділяють надтипи ґрунтів. Зокрема, тип чорноземів поділяють на: північний, міцний, звичайний. Південний надтип чорнозему зв'язують з типом каштанових ґрунтів тощо.

Рід ґрунтів — це групи ґрунтів, у межах підтипу якісні генетичні особливості яких обумовлені впливом комплексу місцевих умов (складом ґрунтовірних порід, хімізмом ґрунтових вод тощо) поділяють у межах підтипу на роди.

Види ґрунтів — це групи ґрунтів, які різняться у межах роду ступенем розвитку ґрунтовірних процесів (ступеня опідзоленості, глибини і ступеня гумусованості, ступеня засоленості тощо), однак перебувають у взаємній сполученості. Під впливом ґрунтовірного процесу відбувається розчленування ґрунтового профілю на генетичні горизонти та підгоризонти.

Кожному генетичному типу, підтипу і виду ґрунтів притаманна своя характерна будова та чергування генетичних горизонтів. Свого часу була опрацьована система горизонтів для колишнього СРСР. Нижче ми наводимо Українську систему горизонтів А.М. Соколовського (Українська школа ґрунтознавців). У ній генетичні горизонти позначають першою літерою від найменування процесів, характерних для даного горизонту. Наприклад, літерою Н — перша літера латинського слова *humus* (ґрунт) — позначають горизонт акумуляції гумусу, відповідає горизонту А+В за старою радянською номенклатурою;

Е (від лат. *eluo* — вимиваю) — горизонт, змінений вимиванням колоїдів (відповідає горизонту А₂ підзолистих ґрунтів);

І (від лат. *illuo* — намулюю) — горизонт, в який намулюються колоїди, що виносяться з ілювіального горизонту (відповідає ілювіальному горизонту В);

К (від слова карбонати) — означає горизонт скупчення карбонатів;

Г (від грец. *gyposos* — крейда, вапно) — скупчення гіпсу;

С (від лат. *salf* — сіль) — горизонт скупчення розчинів солей;

Gi — утворення глеєвого горизонту;

Т — відклади торфу;

Но — лісова підстилка;

Нт — оторфований великий горизонт;

Н_{ор} — орний шар;

Р — порода, не змінена ґрунтоутворенням.

Шляхом додавання до літер цифр вказують міцність відповідного горизонту (в см). На території колишнього СРСР відрізняли такі зональні типи та підтипи ґрунтоутворення: тундрові ґрунти; підзоли; дерново-підзолисті ґрунти; чорноземи, що підрозділяються на декілька підтипів — підтипи північного або вилугуваного чорнозему; підтип міцного, звичайного, південного чорнозему; каштанові ґрунти; бурі пустельно-степові; сіроземи; красноземи. Названі вище ґрунти розповсюджені в напрямку з півночі на південь.

Агрокліматичне зонування ґрунтового покриву України за адміністративним поділом наведено в табл. 6.

Таблиця 6
Агрокліматичне зонування, адміністративний поділ і ґрунтовий покрив території України

Індекс агрокліматичної зони, підзони, району	Назва агрокліматичної зони, підзони, району	Адміністративні області, що входять до складу зони, підзони, району	Ґрунтовий покрив
I	Волога, помірно тепла зона	Волинська, Львівська, Рівненська, Житомирська, Чернігівська, Сумська, Івано-Франківська, Тернопільська, Хмельницька, Вінницька, Чернівецька, Закарпатська	Дерново-підзолисті, дерново-глейові, дерново-підзолисто-глейові, болотні, перегнійно-карбонатні, чорноземи опідзолені, сірі опідзолені, чорноземи потужні. Дернові сильноглейові, опідзолені, дернові сильноопідзолені, сильноглейові
I'	Підзона з неоднорідною вологістю ґрунту	Волинська, північні частини Львівської, Рівненської, Житомирської, Київської, Чернігівської, Сумської, Тернопільської, Хмельницької областей	Дерново-підзолисті, дерново-глейові, дерново-підзолисто-глейові, дерново-карбонатні, болотні, сірі опідзолені, чорноземи опідзолені
I''	Підзона достатнього зволоження ґрунту	Центральні частини Львівської, Тернопільської та Хмельницької областей, північний схід Івано-Франківської, північний захід Вінницької, південь Житомирської, Волинської та Рівненської областей	Чорноземи потужні, чорноземи, опідзолені, сірі опідзолені, болотні
Ia	Закарпатський вологий район з м'якою зимою	Закарпатська	Дернові сильноглейові опідзолені і сильноопідзолені
Iб	Прикарпатський вологий теплий район	Чернівецька, південь Тернопільської та Хмельницької, південний схід Івано-Франківської, західна частина Вінницької областей	Сірі опідзолені, чорноземи опідзолені
II	Недостатньо волога, тепла зона	Черкаська, Полтавська, центральні частини Сумської, Вінницької, Київської та Хмельницької, північні Харківської, Кіровоградської та Одеської, південь Житомирської, Хмельницької та Чернігівської областей	Сірі опідзолені, чорноземи опідзолені, чорноземи потужні, мало- й середньогумусні

III	Посушлива, дуже тепла зона	Дніпропетровська, Донецька, Луганська, північ Запорізької, Миколаївської та Херсонської, центральні частини Одеської, південь Полтавської, Харківської та Кіровоградської областей	Чорноземи звичайні (потужні, середньо- та малопотужні), мало- й середньогумусні, чорноземи південні та щебенюваті
IIIa	Донецький недостатньо вологий, дуже теплий район	Центральні частини Луганської, схід Донецької областей	Чорноземи щебенюваті, еродовані, солонцюваті
IV	Дуже посушлива, помірно жарка зона з м'якою зимою	Південь Одеської, Миколаївської, Херсонської та Запорізької, північ Кримської області	Темно-каштанові та каштанові ґрунти в комплексі з солонцюватими та солончаками, чорноземи південні карбонатні та міцелярно-карбонатні
IVa	Передгірський кримський посушливий, дуже теплий район	Центральна частина Кримської області	Чорноземи південні, карбонатні, щебенюваті, дерново-карбонатні, коричневі
A	Карпатський район вертикальної кліматичної зональності	Закарпатська, південний захід Львівської, захід Івано-Франківської та Чернівецької областей	Бурі й темно-бурі гірськолисові ґрунти (карбонатні, вилугувані, слабоопідзолені), коричневі, гірськолучні та гірськостепові
B	Кримський район вертикальної кліматичної зональності	Кримська	Буроземи, буроземнопідзолисті

Мікробне населення ґрунту

Хоча маса мікробів становить лише незначну частину органічної речовини ґрунту, велика активна поверхня мікроорганізмів визначає їх найважливішу роль у ґрунтовірних процесах. Ю. Одум (1975), виходячи з розмірів живих ґрунтових організмів, поділяє їх на такі групи (табл. 7):

1) мікробіота — бактерії, гриби, ґрунтові водорості та найпростіші;
2) мезобіота — нематоди, кліщі, ногохвісточки, найдрібніші личинки комах тощо;

3) макробіота — корені рослин, великі комахи та дощові черв'яки.

Найбільше екологічне значення мають безхлорофільні мікроорганізми ґрунту, особливо бактерії, гриби (актиноміцети) та різні найпростіші (інфузорії, амеби, кореніжки тощо). Численні організми, що живуть у ґрунті (від мікроорганізмів до великих, що риють ґрунт,

Таблиця 7
Кількість представників головних груп ґрунтових тварин на площі 1 м² (За Ю. Одумом, 1975)

Біотоп	Комахи та личинки	Дощові черві	Екзотреїди (гриби мікориза)	Ногохвостки	Кліщі	Нематоди
Ліси	3 000	78	3 500	40 000	80 000	6 млн
Луки	4 500	97	10 500	20 000	40 000	5 млн
Посіви	1 000	41	2 000	10 000	10 000	4,5 млн

савців) створюють сприятливі умови для зростання зелених рослин (автотрофів). Велику роль відіграють ґрунтові мікроорганізми в мінералізації органічних і неорганічних сполук, а після відмирання самі стають основою для створення гумусу. Дуже велике значення мають ґрунтові організми для процесів амоніфікації, нітрифікації, фіксації вільного азоту атмосфери тощо. Їх можна поділити на дві групи: рослинні організми (бактерії, актиноміцети, водорості, гриби, коріння та ризоїди зелених рослин тощо) і тваринні (Protozoa, нематоди, кліщі, комахи (мурашки, жуки, терміти), кільчасті черв'яки; з хребетних — різні землерийки).

Кількість живих бактерій у шарі ґрунту 0,25 см досягає 3–7 т/га, що складає 0,1–0,2% від маси самого ґрунту, а сумарна поверхня всіх бактерій з 1 га гумусового горизонту може досягати 500 га (Культиасо, 1952).

Зв'язування азоту повітря починається з відновлювального розщеплювання молекули N₂. Ця дуже ендергонічна реакція каталізується нітрогеназною системою (табл. 8).

В ґрунтах усіх типів самий верхній шар, або гумусовий горизонт (Н), може бути прикритий органічними рештками, які поступово розкладаються, степова повсть тощо. Цей горизонт має грудкувату, зернисту

Таблиця 8
Реакції перетворення азоту, що здійснюються мікроорганізмами (Delwiche, 1970. Цитується за W. Larcher, M., 1978)

Реакція	енергія *	
	ккал	кДж
1. Фіксація азоту повітря N ₂ * 2N	+ 160	+ 700
2N + 3H ₂ * 2NH ₃	1 12,8	- 54
2. Дінітрифікація C ₆ H ₁₂ O ₆ + 6KNO ₃ * 6CO ₂ + 3H ₂ O + 6KOH + 3N ₂ O	- 5454	- 2282
C ₆ H ₁₂ O ₆ + 24KNO ₃ * 30CO ₂ + 18H ₂ O + 24KOH + 12N ₂	- 570	- 2386
3. Амоніфікація CH ₂ NH ₂ COOH + 3O ₂ * 4CO ₂ + 2H ₂ O + 2NH ₃	- 176	- 737
4. Нітрифікація. 2NH ₃ + 3O ₂ * 2HNO ₂ + 2H ₂ O	- 66	- 275
2KNO ₂ + O ₂ * 2KNO ₃	- 17,5	- 73

* - Кількість енергії, що поглинається або виділяється на один моль субстрату

або слоїсту структуру; він має бурувато-темний колір залежно від кількості органічних покідків, що в ньому зосереджені.

Лісова підстилка відіграє дуже важливу екологічну роль у лісових біогеоценозах: вона позитивно впливає на природне насінневе розмноження (відновлення) деревних порід, сприяє накопиченню вологості та поживних речовин у ґрунті; впливає на тепловий режим ґрунтів тощо (Травлев, 1972; 1973 та ін.). (У даному посібнику властивості лісової підстилки детально не розглядаються, оскільки це питання вивчається в рамках спецкурсу "Фітоценологія").

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

Для ґрунтів усіх типів найбільше екологічне значення мають: водний, повітряний, тепловий і сольовий режими. Поглинання з ґрунту коренями рослин води та розчинених у ній поживних речовин залежить від аерації і температури; разом з тим значення останніх факторів (крім кліматичних) великою мірою залежить від структури та щільності ґрунтів (табл. 9). Піщані і супіщані ґрунти мають більше пор і порожнин, ніж глинисті. Кризь пори в ґрунт проникають вода, повітря і тепло. В порожнинах оселяються мікроорганізми, у них проникає коріння рослин. Отже, кількість пор і порожнин, їхні розміри та форма впливають на водний, тепловий та повітряний режим ґрунтів, їхні біологічні якості.

Таблиця 9
Залежність загальної шпаруватості ґрунту, об'ємної вологості та об'єму шпар, зайнятих повітрям, від показника щільності ґрунту

Товщина шару ґрунту, см	Щільність ґрунту (об'ємна вага), г/см ³	Загальна шпаруватість, %	Об'ємна вологість, %	Об'єм шпар, зайнятих повітрям
0 ... 10	1,10	54,0	23,2	39,7
10 ... 20	1,30	51,5	22,3	30,9
20 ... 30	1,43	45,5	23,1	25,5

ґрунти, що відповідають середнім показникам, належать, як правило, до чорноземних або середньосуглинистих. Близькі до цих показників темно-сірі лісові слабопідзолисті ґрунти, лучні чорноземи та ін.

Механічні елементи ґрунту клеюються різними виділеннями мікроорганізмів та вищих рослин, утворюючи агрегати і структурні елементи (окремісті). Ці агрегати різної величини, форми і щільності (прочності) в сукупності створюють характерну для кожного типу ґрунтів структуру. Водотривкість агрегатів посилюється внаслідок зчеплення механічних елементів ґрунту продуктами гумусної та ульмінової кислот, що утворюються при бактеріальному розкладі рослин. Якщо названі вище кислоти взаємодіють з іонами кальцію (Ca), утворюються особливо водотривкі агрегати. Крім того, міцелій грибів та нитки водоростей посилюють во-

дотривкість ґрунтових агрегатів, переплітаючи мінеральні частки і обплітаючи гранули навколо. Нижче наводяться середні показники якості ґрунтів для вирощування зелених насаджень (табл. 10).

Таблиця 10
Середні показники якості ґрунтів для вирощування зелених насаджень

Показник	Одиниця виміру	Кількість
Об'ємна вага	г/см ³	80-120
	відносних одиниць	0,8-1,2
Шпаруватість	%	50-00
Вологість ґрунту	% від повної польової вологоємності	60-80
Вміст гумусу	%	4-8
pH ґрунту	-	5,0-7,0

* При шпаруватості 50% друга половина об'єму субстрату має бути заповнена наполовину повітрям і наполовину водою

Безструктурні ґрунти після зливових дощів запливають, на їхній поверхні утворюється кора, яка не пропускає повітря, а це спричиняється до ще більшого висушування ґрунту, відмиранню коріння.

Вологоємність і пористість структурних ґрунтів висока. В ґрунтах при розкладі органічної речовини переважають аеробні процеси, що забезпечує рослини мінеральними солями азоту, фосфору, калію тощо.

Сольовий режим ґрунтів, потреба рослин у зольних елементах та азоті

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

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

inaria), кальцій (буряк, картопля, смерека), магній (модрина), соду (солянка содоносна) тощо.

Т.Ф. Морозов (1943) встановив, що деревні породи поглинають з ґрунту мінеральних речовин у 10-15 разів менше, ніж трав'янисті рослини. Особливо мало деревні породи потребують фосфору і калію, тому ліси можуть зростати на більш бідних ґрунтах. У той же час лісова рослинність створює більше органічної маси на одиницю площі, ніж трав'яниста.

Роль мінеральних елементів у житті рослин

До складу рослин входять вуглець (C), кисень (O₂), водень (H), азот (N), сірка (S), фосфор (P), калій (K), кальцій (Ca), магній (Mg), залізо (Fe), бор (B), марганець (Mn), мідь (Cu), цинк (Zn), молібден (Mo) тощо.

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

До основних речовин рослин належить також азот, що входить до складу білків, амінокислот, нуклеїнових кислот і фосфатидів; фосфор містять нуклеїнові кислоти і фосфатиди; сірка є в усіх рослинних білках; магній входить до складу хлорофілу тощо.

Вміст хімічних елементів у молодих рослинах наводиться у табл. 11.

Таблиця 11
Середній вміст хімічних елементів у молодих рослинах (в % до сухої речовини)

Хімічні елементи	Кількість	Хімічні елементи	Кількість
вуглець - C	42,1	магній - Mg	0,3
кисень - O	37,9	кальцій - Ca	0,6
водень - H	5,5	залізо - Fe	0,03
азот - N	4,3	марганець - Mn	0,01
сірка - S	0,3	бор - B	0,001
фосфор - P	0,1	мідь - Cu	0,001
калій - K	5,5	цинк - Zn	0,002
		молібден - Mo	0,0002

Вуглець, кисень, водень, азот, фосфор, калій, сірка та магній є основним будівельним матеріалом, з якого рослини створюють свій організм. Решта хімічних елементів необхідна для нормального обміну речовин у рослинах. Функції кожного елемента суворо спеціалізовані і жоден з них не може бути замінений іншим. Нестача будь-якого з цих елементів спричиняє порушення життєдіяльності рослинного організму та призводить до руйнування його органів і тканин. З усіх зольних елементів у найбільшій кількості рослини поглинають калій, вміст якого у молодих рослинах становить біля 5% у перерахунку на суху речовину. Вміст кальцію в аналогічних умовах приблизно в 10 разів менший. Вміст

у рослинах таких елементів, як Mn, B, Cu, Zn, не перевищує тисячних і навіть десятитисячних долей процента.

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

Мінеральне живлення рослин

Мінеральні речовини надходять у рослини в розчиненому вигляді, оскільки саме в такій формі їх можуть всмоктувати з ґрунту корені рослин і тільки в такій формі вони можуть переміститися до листків.

Для нормального живлення рослин необхідне збалансоване оптимальне співвідношення окремих поживних елементів.

Азот, фосфор, калій вважаються найважливішими (біогенними) хімічними елементами, які рослини поглинають з ґрунтового розчину. Вони потрібні їм у великій кількості. Ці елементи є основними макроелементами, від нестачі яких найчастіше терплять рослини.

Азот (N) потрібен для росту всіх рослин, бо він входить до складу всіх рослинних білків; нуклеїнових кислот; гормонів, що стимулюють ріст та розвиток рослин, обмін речовин; є складовою частиною хлорофілу. За нестачі в ґрунті азоту в доступній для рослини формі їхнє листя набуває світлого забарвлення.

Важливим джерелом азоту для рослин є нітрати та солі амонію (NH_4), які утворюються в ґрунті у процесі амоніфікації та нітрифікації під час розкладу органічних речовин. Крім того, азот повітря зв'язують та переводять у доступний для рослин стан азотфіксуючі бактерії, що живуть у ґрунті. До них належать дві групи мікроорганізмів: бульбочкові бактерії (род. *Rhizobium*), відкриті у 1886 р. російським вченим М.С. Вороніним та бактерії, які живуть у ґрунті, але фіксують вільний азот повітря за рахунок енергії мертвих органічних залишків, що ними розкладаються. Це аеробний азотобактер (*Azotobacter chlorococcum*), відкритий голландським ученим М. Бейерінком у 1901 р., та анаеробний клостридій (*Clostridium parterianum*), який відкрив російський вчений Віноградський у 1893 р.

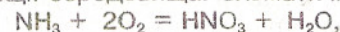
Нині доведено, що вільний азот зв'язують та накопичують у ґрунті також автотрофні синьозелені водорості (Голлербах, Штинка, 1969).

А.С. Вахрушев (1974) показав, що на рисових полях Краснодарського краю, найбільш розповсюджені водорості *Clostrichia natans*, *Anabaenavariabilis*, *Nostok spongiaceiforme*, які досить швидко зв'язують вільний азот повітря.

Основним шляхом надходження азоту до рослин є розклад органічних сполук (залишків рослин, тварин та мікроорганізмів) у ґрунті та утворення солей амонію та натрію.

Внаслідок мінералізації органічні сполуки розкладаються на прості мінеральні сполуки, в тому числі на аміак та нітрати (солі азотної кислоти). В процесі окислення аміаку до азотної кислоти (нітрифікації) азотні сполуки переходять у форму, доступну для живлення рослин.

Нітрифікація потребує доступу повітря, а тому (але не надлишкової) вологості, температури (найкращою є температура $+25-30\text{ }^\circ\text{C}$) та реакції середовища. Схематично цей процес описується реакцією:



в результаті якої лужний аміак переходить в азотну кислоту.

Нітрифікація продовжується при наявності основи для натуризації кислоти. Такою основою в ґрунті є кальцій (вуглекисневий або кальцій поглиненого комплексу). До нітратів належить $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$, NaNO_3 — кальцієва та натрієва селітри.

Денітрифікацією називається протилежний нітрифікації процес. Він полягає у відновленні мікроорганізмами (бактеріями, грибами та водоростями) нітратів (солей азотної кислоти) до вільного азоту. В ґрунті денітрифікація призводить до втрат сполук азоту, потрібних рослинам. Відбувається вона лише за певних умов — при наявності певної кількості доступних для мікроорганізмів органічних речовин (неперілого гною, свіжої соломи тощо) та нестачі вільного кисню (анаеробні умови). Зникнення нітратів у ґрунті часто пояснюється простою споживання їх як джерела азоту ґрунтовірними мікроорганізмами (в такому разі азот зосереджується в тілі мікроорганізмів у формі білка). Утворення з нітратів азоту можливе також у наслідок хімічної взаємодії нітриту (солей азотистої кислоти), які утворюються з них під впливом мікроорганізмів, з аміаком або з аміно- й амідосполуками. (Реакції перетворення азоту наводяться у табл. 12).

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

Таблиця 12
Реакції перетворення азоту, що здійснюється за допомогою мікроорганізмів (Delwiche, 1970. Цитується за W. Larcher, 1978)

Реакція	Енергія *	
	ккал	кДж
1. Фіксація азоту повітря		
$\text{N}_2 \rightarrow 2\text{N}$	+ 160	+ 700
$2\text{N} + 3\text{H}_2 \rightarrow 2\text{NO}_3$	- 12,8	- 54
2. Денітрифікація		
$\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6\text{KNO}_3 \rightarrow 6\text{CO}_2 + 3\text{H}_2\text{O} + 6\text{KOH} + 3\text{NO}_2$	- 545	- 2282
$5\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 24\text{KNO}_3 \rightarrow 30\text{CO}_2 + 18\text{H}_2\text{O} + 24\text{KOH} + 12\text{N}_2$	- 570	- 2386
3. Амоніфікація		
$2\text{CH}_2\text{NH}_2\text{COOH} + 3\text{O}_2 \rightarrow 4\text{CO}_2 + 2\text{H}_2\text{O} + \text{NH}_3$	- 176	- 737
4. Нітрифікація		
$2\text{NH}_3 + 3\text{O}_2 \rightarrow 2\text{HNO}_2 + 2\text{H}_2\text{O}$	- 66	- 275
$2\text{KNO}_2 + \text{O}_2 \rightarrow 2\text{KNO}_3$	- 17,5	- 73

* Кількість енергії, що поглинається, або виділяється на 1 моль субстрату

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

Калій (K) тісно пов'язаний з усією діяльністю цитоплазми. Він міститься в усіх органах молодих ростучих рослин; сприяє цвітінню та формуванню насіння, а також припиненню росту рослин, завдяки чому підвищує їх морозостійкість. Калій відіграє велику роль у синтезі амінокислот і протеїну з іонів амонію, він необхідний для нормального перебігу фотосинтезу (зі зменшенням концентрації калію в листках знижується швидкість асиміляції CO_2). Калій має здатність переходити з відмираючих клітин і тканин у молоді, а відтак він використовується рослинами повторно. Він має низьку радіоактивність, позитивно впливає на якість рослинної продукції. Наприклад, у цукрових буряків під впливом калію підвищується цукристість коренів. До нестачі калію особливо чутливі бульбоплоди (цукровий буряк), плодово-ягідні культури тощо. В ґрунті калій зустрічається як необмінний, обмінний і водорозчинний. У разі надлишку в ґрунті доступного калію знижується поглинання рослинами інших іонів, що негативно позначається на їхньому рості та розвитку.

Кальцій (Ca) необхідний для росту й розвитку меристеми. Він входить до складу клітинних стінок рослин. Нестача цього елемента живлення найчастіше спостерігається на кислих ґрунтах і спричиняється до недорозвинення коренів. За нестачі кальцію в тканинах рослин у надлишку накопичуються інші іони, внаслідок чого порушується обмін речовин, а за надмірного вмісту кальцію в тканинах знижується поглинання магнію, кальцію та інших елементів. Рослини всмоктують з ґрунту тільки мікророзчинний CaCO_3 .

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

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

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

Екологічні особливості рослин, що ростуть на різних ґрунтах

Існують ґрунти, що містять солі, токсичні для більшості рослин. Це, зокрема, Na_2SO_4 , NaCl , CaCl_2 , Na_2CO_3 тощо.

Екологічні особливості рослин, що ростуть на засолених ґрунтах

Рослини, що ростуть на дуже засолених ґрунтах, називаються галофітами. Засолені ґрунти поділяються на солончаки, солончакові ґрунти, солонці та солонцюваті ґрунти (Шенников, 1950). Засолені ґрунти займають великі простори в пустелях та напівпустелях Середньої Азії та південному сході європейської частини колишнього СРСР, у Південному Сибіру. Засолення ґрунтів відбувається в місцевостях із жарким, сухим кліматом і недостатньою кількістю опадів, оскільки за таких умов легкорозчинні солі не вилужуються з ґрунту, а висхідними токами засолених ґрунтових вод піднімаються вгору, внаслідок чого підвищується концентрація солей в ґрунті.

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

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

На більш сухих солончаках солерос та сарзан замінюються лободою бородавчастою і копитняком, а на ще сухіших місцезростаннях — біоргуном, листя якого зрослося зі стеблом (елементи ксероморфізму та сукулентності). На солонцях, що межують із солончаками, ростуть камфаросма та інші галоксерофіти. Багато які галоксерофіти (з чагарників — тамарикс; з багаторічних трав — кермек Гмеліна, к. опушений; із злаків — прибережниця морська тощо) виділяють кризь спеціальні залози легкорозчинні солі. Будова рослин солонців має більше ознак, характерних для ксерофітів, а не галофітів — вони сухуваті, жорсткі; листя в них опушене, інколи сіро- або біло-молочного кольору; в багатьох листові пластинки розсічені на дрібні частки; листки в середині літа часто засихають. Більшість дерев і чагарників негативно реагують навіть на незначне (понад 0,05%) засолення ґрунтах сульфатами та хлоридами.

Екологічні особливості рослин сфагнових боліт

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

1. Щорічний процес накопичення живої органічної маси рослинами-торфоутворювачами, серед яких насамперед слід назвати сфагнові мохи).

2. Відмирання рослин-торфоутворювачів і неповний розпад їх, що пояснюється дуже високою вологоємністю субстрату, перенасиченістю його застійною вологою та нестачею кисню, внаслідок чого створюється кисле середовище. Оскільки при цьому на болоті залишається частина рослинної маси, яка відмирає набагато повільніше, ніж формується нова рослинна маса, воно постійно (особливо в центральній частині) росте вгору. Вище свого мінерального ложа болото є випуклим (відбувається утворення так званого верхнього болота). За цих умов мікроорганізми розвиваються менш активно, і рештки рослин, які відмирають, поховуються майже цілком у вигляді слабзорозкладеного торфу. По периферії складаються більш сприятливі умови сольового, водного та кисневого режиму для розвитку мікроорганізмів, котрі обумовлюють появу болотної рослинності іншого видового складу. Приріст торфомаси тут слабкіший, ніж на сфагновому килимі, що постійно потовщується. Тут можуть рости тільки ті рослини, що не відстають від нього в рості.

Як правило до сфагнових боліт приурочені рослини, кореневища яких ростуть вертикально або скісно, так, щоб верхівка пагона була винесена на поверхню сфагнового килиму. Типовими тут є росичка круглолиста (*Drosera rotundifolia*), чагарники: багно болотне (*Ledum palustre*), підбіл білолистник, мирт болотяний, лохина, журавлина тощо. Ці рослини, а також верби утворюють додаткові корені. Ріст сосни на сфагнових болотах дуже пригнічується. Більшість рослин сфагнових боліт, належать до оліготрофів.

Екологічні особливості рослин сипучих пісків

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

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

За спостереженнями В.А. Дубяньського (1928), у міжбарханних пониженнях при сильному вітрі протягом кількох днів піском засипаються не тільки низькорослі трав'янисті рослини, а й чагарники заввишки до 2–3 м. На навітряному боці барханів, звідки пісок постійно зноситься, коренева система рослин оголюється. За таких умов можуть існувати тільки псамофіти, які мають різноманітні пристосування для життя на сипучих пісках. Однак при великій рухомості піщаних ланцюгів і барханів їхні вершини і підвітряні схили важко досяжні навіть для псамофітів. Наприклад, такий піонер рухомих пісків, як селін (*Aristida pennata*), росте головним чином на міжбарханних пониженнях та нижніх частинах завітряних положистих схилів. Селін утворює великі куці (до 1 м заввишки та до 0,5 м у діаметрі). При засипанні цих куців з бруньок, розташованих у пазухах листків, розвиваються кореневища з довгими міжвузля-

ми та гострими кінцями пагонів, що спрямовані скісно вгору. Вони швидко проростають, пронизуючи шар піску, що лежить над ними, і, досягнувши поверхні, розвивають новий пучок листків та підземні пагони. В піску у вузлах кореневища розвиваються довгі придаткові корені, які ростуть горизонтально. Особливо численні такі корені біля поверхні. Вони одягнуті суцільним чохлам з піску та зв'язані кореневими волосками, а пізніше цей чохол цементується кореневими виділеннями. Такі піщані чохла оберігають корені від засушення, особливо при видуванні піску.

Інші піонери пісків — види роду Джузгун (*Callidonium*), серед яких насамперед слід назвати *C. caput medulae*, *C. arborescens*, *C. elatum*, майже завжди здіймаються над поверхнею піску, завдяки тому, що їх верхівки ростуть тим швидше, чим сильніше засипає їх пісок. Здатність утворювати придаткові корені властива й іншим рослинам сипучих пісків, таким, зокрема, як саксаул піщаний (*Haloxylon persicum*), солянка Ріхтера (*Salsola richteri*) тощо.

У знойній піщаній пустелі можуть існувати лише рослини, які мають добре розвинену кореневу систему та інші ознаки ксерофітів, або ефемери (однорічні рослини з коротким періодом розвитку) та ефемероїди (багаторічні трав'янисті рослини, наземні частини яких живуть лише протягом кількох тижнів, а решту року перебувають у стані спокою у вигляді бульб, цибулин чи кореневищ), тобто рослини, які проходять цикл розвитку за короткий час, коли пустеля достатньо зволожена. В таких рослин, як еремосперма (*Eremosparton flassidum*), акація піщана (*Amopodendron conollyi*), смірновія туркестанська (*Smirnowia turcestanica*), крім придаткових коренів, на коренях є придаткові бруньки, з яких після загибелі материнського куца розвиваються кореневі паростки. Плоди псамофітів також пристосовані до вітру і рухомості пісків.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Важливим резервом збільшення площ сільськогосподарських угідь є меліорація. В Україні під зрошення до 1979 р. було освоєно 1,9 млн. га, осушені землі займали 2,4 млн га. Нині споруджуються осушувально-зрошувальні системи (особливо ефективні при освоєнні пойм річок) з подвійним регулюванням вологості ґрунтів.

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

Ґрунтовий покрив — один з найважливіших природних ресурсів нашої планети, основний засіб виробництва у сільському господарстві, об'єкт прикладання (застосування) праці, основне джерело одержання продуктів харчування, найцінніше національне надбання будь-якої країни. Це — гігантська екологічна система, яка справляє (поряд зі Світовим океаном) визначальний вплив на всю біосферу. В гумусі та внутріґрунтових речовинах і організмах утримується приблизно такий самий запас зв'язаної енергії, як у наземній фітомасі (Митрюшкін і др., 1987). Ґрунтовий покрив — практично непоправний природний ресурс, оскільки знищений шар родючого ґрунту практично не відновлюється природним шляхом.

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

Клімат як комплексний екологічний фактор

Клімат (від грец. *klima* (*klimatos*) — нахил) оскільки давні греки пов'язували кліматичні відмінності безпосередньо з нахилом сонячних променів до земної поверхні) — багаторічний режим погоди в даній місцевості, що визначається географічними умовами. вийшло від грецького "наклонение", що пов'язане з кількістю тепла, що одержується даною місцевістю від Сонця, остання в свою чергу залежить від висоти стояння та кута нахилу Сонця до поверхні ґрунту. До XVII ст. уявлення про клімат зводилось до поняття кута падіння сонячного випромінення на Земну поверхню. У географії Страбона, що писав у I ст. н. е., клімат визначається як "нахил" або "широта місцевості". У XVII ст. з появою та широким розповсюдженням інструментальних методів спостережень, клімат багатьма дослідниками уже визначається як "ступінь теплоти та вологості повітря".

Основним фактором, який впливає на клімат даної місцевості, є сонячна радіація. Кількість сонячної енергії, що потрапляє на одиницю площі земної поверхні, залежить від географічного положення або географічної широти конкретної місцевості.

Потоком сонячної енергії визначаються основні риси так званого солярного клімату. З цієї точки зору всю земну кулю можна поділити на п'ять найголовніших кліматичних областей: тропічну, дві помірних та дві полярних.

Однак нерівномірний розподіл вод і суші, топографічні особливості останньої, рослинний покрив також істотно впливають на солярний клімат. Тому майже в кожній з названих вище областей є зони з материковим (континентальним) та морським кліматом, та кліматом низин та підвищень. Значною мірою клімат залежить також від сумарної кількості сонячного тепла і опадів та від розподілу їх протягом року. Звичайно виділяють такі типи клімату: клімат вологих тропічних лісів; саванн, або лісостепу; субтропічних пустель; степів; позатропічних пустель; помірно теплий і вологий субтропічний (тип класичного субтропічного клімату); субтропічних лісів; листяних лісів помірної зони, або клімат дуба; тайги; тундри; вічної мерзлоти (Оболеньский, 1933).

Кожному з цих типів клімату притаманні характерні середні показники сонячної енергії та світла, температури, вологості повітря, кількості опадів, характеру снігового покриву, атмосферного тиску і газового складу повітря, характеру вітрів, атмосферної електрики тощо. В наш час треба також враховувати характер та ступінь забруднення повітря, вод, ґрунтів.

Кліматичні фактори двояко впливають на організм — безпосередньо і опосередковано (через розвиток рослинності, котру поїдають тварини (фітофаги).

Слід, однак, зауважити, що й місцеві умови, особливо рослинність, великою мірою позначаються на кліматі, глибоко його трансформують.

Під покривом лісу і трав'янистої рослинності створюється особливий мікроклімат, котрий різко відрізняється від мікроклімату сусідніх просторів, не вкритих рослинністю. Змінюються світловий і тепловий режим, швид-

кість вітру, вологість повітря тощо. Все це надає великої різноманітності середовищу існування тварин, місцезростання рослин та їх угруповань.

Отже, комплекс факторів зовнішнього середовища складається з клімату, ґрунту в сукупності з рельєфом місцевості; рослинний та тваринний світ, господарська діяльність людини. Клімат сильно змінюється під впливом рельєфу, водойм, характеру ґрунтів, оскільки багатство їх поряд з кліматичними факторами визначає склад і характер розвитку рослинності. Певному комплексу природних факторів відповідає певний склад і характер рослинності і тваринного світу (враховуючи й мікроорганізми). Цим визначається розподіл території Землі на характерні біоми, або ґрунтово-кліматичні зони. Так, територія України поділяється на шість (сім) ґрунтово-кліматичних зон: Полісся (інколи виділяють як підзону Західне, або Мале Полісся); Лісостеп; Північний і Центральний Степ; Південний Степ та передгірна зона Криму; Гірський Крим та Закарпаття. Відповідно до геоботанічного районування більша частина України розташована у двох геоботанічних областях — Європейській широколистяній та Євро-азіатській степовій. Лише Гірський Крим та ПБК належать до Середземноморської лісової області. Геоботанічні області, у свою чергу, підрозділяються на підобласті, провінції, окуги та райони. Всі згадані одиниці об'єднуються в домініон, або флористичне царство, охоплюючи території окремих держав (наприклад, флористичне царство України) (Лавренко, Погребняк, 1930; Лавренко, 1968, Білик, Бродіс, Голубець та ін., 1977; Шеляг-Сосонко, 1977; та ін.). Зберігаючи ґрунти та рельєф, річки, озера і болота, ліси та луки, людина зберігає клімат даної місцевості, чим сприяє збереженню її рослинного та тваринного світу, а отже, й збереженню самої себе.

Виробнича діяльність людини неминуче впливає на клімат. Так, при осушенні боліт знижується вологість ґрунту, підвищується температура, тим часом як за наявності водосховищ, навпаки, збільшується вміст води в ґрунті та водяної парі в атмосфері. Вони акумулюють теплоту, знижуючи середню річну або добову температури, збільшують відносну вологість повітря. Цьому ж сприяє й штучне зрошення полів. Інтенсивне вирубування лісів, як відомо з історії, спричинилася до ерозії та зникнення орного шару ґрунтів, до перетворення раніше зелених масивів у пустелю. Забруднення Світового океану (особливо нафтою) може в майбутньому вплинути на тепловий режим планети, стимулювати виникнення парникового ефекту на нашій планеті (поряд зі збільшенням вмісту вуглекисню в атмосфері). Внаслідок підвищення концентрації CO₂ в атмосфері середня температура повітря біля земної поверхні протягом останнього століття підвищилася приблизно на 0,5 °C. З подальшими змінами середньої глобальної температури повітря біля земної поверхні вона може підвищитися до 2025 р. на 2–3 °C, а до 2050 р. на 3–5 °C. Вчені вважають, що з підвищенням температури на 4–5 °C може початися танення льодовиків, яке спричиниться до глобальних катастрофічних наслідків.

Спостерігається також постійне збільшення завислих пилових часток та концентрації аерозолів у атмосфері (концентрація аерозолів щорічно зростає на 10%). Збільшується забруднення повітря газами та димом; пилові маси, що викидаються в атмосферу, подекуди насичені речовинами, які спричиняють утворення хмар та випадання дощів.

Неконтрольована виробничо-технічна діяльність людини може призвести до великомасштабних докорінних змін клімату на нашій планеті, спроможних порушити екологічну рівновагу, що склалася віками на Землі.

Отже, комплексні заходи щодо охорони природи та раціонального природокористування також сприяють стабілізації клімату, що еволюційно склався на нашій планеті.

Над великими містами формується свій індивідуальний мікроклімат, що суттєво впливає на екологічну ситуацію і стан здоров'я населення цих міст.

Основи біогеоценології

Вчення про популяції рослин

Популяцією в екології називають сукупність особин певного виду організмів, які взаємодіють між собою і сумісно населяють певну територію.

При статевому розмноженні внаслідок обміну генами популяція перетворюється у відносно цілісну генетичну систему.

За будь-яких обставин у популяціях діють закони, які дозволяють використовувати обмежені ресурси середовища таким чином, щоб мати змогу залишити потомство. Досягається це переважно за рахунок кількісних змін, оскільки популяції багатьох видів мають механізми, які дозволяють їм регулювати свою чисельність, підтримувати її відносно сталість (гомеостаз популяції).

Таким чином, популяції як групі об'єднання мають ряд специфічних властивостей, якими неволодіє окрема особина.

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

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

Популяції властива певна організація. Розподіл особин по території, співвідношення груп за статтю, віком, морфологічними, фізіологічними, поведінковими і генетичними особливостями відображає структуру популяцій. Вона формується, з одного боку на основі спільних біологічних властивостей виду, а з другого — під впливом абіотичних факторів середовища і популяцій інших видів. Отже, структура популяцій має пристосувальний характер. Таким чином, крім адаптивних можливостей окремих особин, популяція виду на певній території володіє ще й пристосувальними рисами групової організації, і це є властивостями популяції як надорганізмової системи.

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

Популяційна структура виду

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

Ступінь відособлення популяцій

Види, особини яких постійно переміщуються і зміщуються від місця розмноження на значні відстані, не утворюють багато великих популяцій. До таких видів належать, наприклад, північні олені, котрі кочують кожного сезону на сотні кілометрів, і пєсці, які за сезон переміщуються іноді як на 1 000 км від місця розмноження. Територіальні межі популяцій таких видів звичайно проходять по широких річках, потоках, гірських хребтах тощо.

У деяких випадках вид, що характеризується високою рухомістю, при відносно невеликому ареалі, може бути представлений лише однією популяцією. Наприклад, стада кавказького тура постійно кочують по двох основних хребтах цього гірського масиву.

При слабкорозвиненій схильності до переміщення у складі виду формується багато дрібних популяцій, які відображають мозаїчність ландшафту. Так, у рослин і малорухомих тварин число популяцій перебуває в прямій залежності від ступеня різноманітності середовища. При цьому в гірських районах територіальна диференціація таких видів завжди складніша, ніж на рівнинних відкритих просторах.

Прикладом виду, в якого множинність популяцій визначається не стільки диференціацією середовища, стільки особливостями поведінки, є бурий ведмідь. Цей вид відзначається чіткою приуроченістю до місць свого існування, тому в межах широкого ареалу він представлений великою кількістю відносно дрібних груп, які різняться рядом властивостей.

Протилежний варіант — суцільне заселення видом великих територій. Наприклад, у сухих степах і напівпустелях щільність населення дрібних ховрахів скрізь висока. Окремі непридатні для існування ділянки ховрахи легко долають при розселенні молодняка, а в спрятливі для розмноження роки на них виникають тимчасові поселення.

Виділити межі популяцій тут можна лише умовно, між територіями з різною щільністю населення. Інший приклад суцільного розселення виду — семикрапкове сонечко. Ці жуки зустрічаються в найрізноманітніших екотопах у різних природних зонах. Крім того, вони вдаються до передзимових міграцій.

У межах виду популяції можуть бути представлені групами різного обсягу. Між популяціями відбувається обмін певними особинами (достатньо регулярно чи епізодично).

Зв'язок між популяціями окремих видів риб в озерах відбувається значно рідше (наприклад, у роки з дуже великими паводками, коли відокремлені водойми з'єднуються в єдину систему).

Зв'язок між окремими особинами та популяціями має різний характер і спричиняється до різних наслідків. Наприклад, зв'язок між хижаком та його жертвою тимчасовий, а між їхніми популяціями — тривалий, і є однією з умов функціонування угруповань, причому тривала дія конкретного паразита може призвести до зміни фізіологічного стану й плодючості його хазяїна навіть до загибелі останнього тощо. Взаємовідносини популяцій цих же видів спричиняються до зміни їхніх основних групових характеристик: чисельності, вікового складу, смертності, темпів росту.

Зв'язки між популяціями підтримують вид як єдине ціле. Надто тривала і повна ізоляція популяцій призводить звичайно до утворення нових підвидів і видів. Різниця між окремими популяціями зумовлена в основному природним доббором, пристосуванням кожної популяції до конкретних умов її існування.

Класифікація популяцій

Для виділення і класифікації популяцій як територіальних угруповань всередині виду, екологи виходять з різноманітних принципів.

М.П. Наумов, наприклад, розглядає ссавців як вид, як ієрархічну систему популяцій різних рангів. Його класифікація базується на ландшафтно-біотопічному підході до виділення популяційних одиниць. Найбільші територіальні угруповання виду — підвиди, різновидності чи географічні раси. Ареали підвидів у просунутих форм можуть бути дуже великими. В межах цих ареалів, на територіях з одноманітними географічними умовами, виділяються географічні популяції, які відрізняються спільними пристосуваннями до клімату і ландшафту.

Популяціям нижчого рангу дають різні назви: екологічні, біотопічні, місцеві, локальні, елементарні тощо.

Школою акад. С.С. Шварца розвивається історико-генетичний підхід до виділення природних популяцій.

З цієї точки зору популяції, як генетичну єдність, можна виділяти тільки у видів зі статевим розмноженням і перехресним заплідненням. Обов'язковою ознакою популяції вважається також її здатність до самостійного існування на даній території протягом невизначено тривалого часу за рахунок розмноження, а не за рахунок припливу особин ззовні.

З цих позицій вид представлений не ієрархічними складовими, а просторовою системою сусідніх популяцій різних масштабів з різним ступенем зв'язків між ними до ізоляції.

За В.М. Беклемішевим та його послідовниками, популяційна структура характерна для всіх видів. Однак при цьому слід виділяти різні типи популяцій, використовуючи категорії, що відображають різні сторони їх взаємодії з середовищем.

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

Прикладом популяції останнього типу може бути популяція тлі, де партеногенетичні покоління замінюються статевим.

За здатністю до самовідтворення розрізняють постійні і тимчасові популяції. Перші не потребують припливу особин ззовні для підтримання своєї чисельності (так звані незалежні популяції), а в других власний приплід не покриває смертності, тому тривалість їхнього існування залежить від мігрантів.

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

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

Територіальні границі популяцій різних видів не збігаються.

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

Біологічна структура популяцій

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

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

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

Ріст і розвиток організмів, народження нових особин, загибель з різних причин, зміна оточуючих умов, збільшення чи зменшення чисельності ворогів — все це спричиняється до зміни співвідношень всередині популяцій. Від того, якою є структура популяцій на даний час, залежить напрямок і характер її подальших змін (динаміка). Наприклад, вікова структура ценопопуляції по Т.А. Роботнову.

Статева структура популяцій

Співвідношення особин за статтю і, особливо, частка статево-зрілих самок у популяції має велике значення для подальшого росту

її чисельності. В більшості видів стать майбутньої особини визначається в момент запліднення в результаті рекомбінації полових генів (хромосом). Такий механізм забезпечує рівні співвідношення зигот за ознаками статі, але це не означає, що таке ж співвідношення характерне для популяції в цілому. Внаслідок відмінностей фізіології, екології і поведінки самців та самок більш високою стає вірогідність загибелі представників будь-якої статі популяції. Відмінності в смертності з'являються ще в ембріональний період.

Таким чином, співвідношення статі в популяції встановлюється не лише за генетичним законом, але й певною мірою під впливом середовища (темпи росту, строки статевого дозрівання, стійкість до зміни температури, голодування і т. п.). Серед квіткових рослин є багато дводомних видів, у яких чоловіча і жіноча особини просторово роз'єднані (верба, тополя, куколиця біла, щавель малий, будяк польовий тощо). Популяції таких видів генетично неоднорідні. Наприклад, засушливого 1975 року в Заураллі різко зменшилось число жіночих форм у шавлії степової (в 10 разів) і спаржі лікарської (в 3 рази).

Вікова структура популяцій

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

Вікові відмінності в популяціях суттєво підсилюють їхню екологічну неоднорідність.

У рослин вікова структура ценопопуляцій конкретного фітоценозу визначається співвідношенням вікових груп (наприклад, Р — проростки, j — ювенільні рослини, im — іматурні, v — віргінільні, Q₁ — молоді генеративні, Q₂ — середньовікові генеративні, Q₃ — старі генеративні, PS — субсинільні, S — синільні).

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

Просторова структура популяцій

Простір, що займає популяція надає можливості до життя; при цьому на кожній території може прогудуватися лише певна кількість особин. Природно, що повнота використання наявних ресурсів залежить не лише від загальної чисельності популяції, але і від розміщення особин у просторі (в цьому проявляється важливе значення життєвих форм у рослин). Однак найчастіше члени популяції розподіляються в просторі нерівномірно, що обумовлюється, по-перше, неоднорідністю зайнятого простору, а по-друге, деякими особливостями біоморфології видів, котрі сприяють виникненню скупчення індивідів. У рослин така аг-

регованість виникає, наприклад, при вегетативному розмноженні, недостатньому розповсюдженню насіння і проростанню його безпосередньо біля материнської особини. Нерівномірність розміщення особин популяції може проявлятися у двох крайніх випадках (варіантах) з різними переходами між ними:

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

2) за розповсюдження випадкового дифузного типу.

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

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

Зовнішні причини, під впливом яких відбувається розвиток і затування ареалу, а також виду і його структури (динаміка внутрішньовидових таксонів), можна розділити на такі категорії: геологічна історія; умови сучасного життя на планеті, починаючи з четвертинного періоду (500 тис. років тому), коли вже встановилася зональність рослинного покриву; біологічна дія; антропогенний вплив на рослинний покрив Землі.

Динаміка популяцій

Будь-яка популяція теоретично здатна до необмеженого росту чисельності, якщо її не лімітують фактори зовнішнього середовища. В такому гіпотетичному випадку швидкість росту популяції залежатиме лише від біотичного потенціалу, властивого виду.

Поняття біологічного потенціалу (БП) в екологію введено у 1928 г. Р. Чепменом. Він відображає теоретичний максимум потомків від однієї пари (чи однієї особини) за одиницю часу (наприклад, за рік чи за весь життєвий цикл).

При розрахунках БП найчастіше виражають коефіцієнтом R і обчислюють як максимально можливий приріст популяції DN за відрізок часу D_t , віднесений до однієї особини, при початковій чисельності популяції N_0 :

$$DN / D_t = RN_0,$$

$$\text{звідки } R = DN / N_0 D_t.$$

Величина біотичного потенціалу неоднакова в різних видів. Ріст популяції, швидко збільшує крутість і прямує до нескінченості. Така крива має назву експоненціальної. В природі БП популяції ніколи не реалізується повністю. Його величина звичайно обчислюється як різниця між народжуваністю і смертністю в популяціях:

$$R = b - d.$$

Загальні зміни чисельності популяції складаються за рахунок взаємодії чотирьох явищ: народжуваності, смертності, вселення і виселення особин (міграції).

У рослин виділяють мезокарпічні і полікарпічні види.

Гомеостаз популяцій

Підтримання певної чисельності отримало назву гомеостазу популяцій. Механізм його залежить від екологічної специфіки, рухливості виду, ступеня впливу на нього хижаків і паразитів тощо.

В одних видів він може проявлятися в жорсткій формі, призводячи до загибелі надлишку особин, в інших — у більш м'якій формі, наприклад, у зниженні плодючості на основі умовних рефлексів.

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

В пажитниці багаторічної та інших видів трав'янистих рослин основною екологічною одиницею стає не особина, а пагін. Встановлено, що за різних норм висіву насіння (від 6 до 180 кг/га) спочатку густина пагонів варіює в межах 30–1070 шт/100 см², але потім в усіх випадках стає рівною приблизно 500 шт/100 см², тобто в рідших посівах з'являються нові пагони, а в густіших частина їх відмирає.

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

Динаміці розвитку популяцій у сучасній екології надається визначальне значення.

Так, С.С. Шварц у праці "Екологические закономерности эволюции" (1980) підкреслює, що головною рушійною силою еволюційного процесу є екологічні механізми перетворення популяцій.

Е. Майр (1981) вважає, що біологічну еволюцію найкраще визначити, як зміну різноманіття і пристосування популяцій організмів.

Життєвість особин в ценопопуляціях

При вивченні причин рідкості виду (зміна еколого-ценотичних умов, антропогенний вплив тощо), встановленні екологічного і фітоценотичного оптимуму, розробці заходів щодо збереження видів у природних місцях зростання, в культурі, шляхом репатріації) насамперед слід оцінити життєвий стан. Для цього нині застосовують такі критерії, як повнота і регулярність проходження рослинами великого життєвого циклу, темпи розвитку особин, потужність розвитку дорослих особин, насіннева продуктивність, віковий склад популяції, чисельність і біологічна продуктивність популяцій. Таким чином, оцінка життєвого стану видів потребує глибокого вивчення їхніх еколого-біологічних особливостей.

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

При проведенні спостережень за розвитком рослин протягом великого життєвого циклу доцільно взяти за основу класифікацію, запропоновану Т.К. Работновим (1946, 1950 б), і застосовану І.Г. Серебряковим (1952, 1962), Т.І. Серебряковой (1971), А.А. Урановим (1967) і їхні послідовники (Ценопопуляції рослин, 1976).

В онтогенезі рослин виділяють чотири періоди: латентний; віргінільний (він включає етапи проростків, ювенільних, іматурних і дорослих вегетативних рослин), генеративний (у ньому розрізняють етапи молодих, середньовікових і старих генеративних рослин та сенільний період (у ньому виділяють субсенільний і сенільний етапи). Цей методичний підхід був розроблений у зв'язку з формуванням в фітоценотології популяційно-онтогенетичного напрямку (вивчення вікової динаміки популяції як механізму їх самовідновлення і функціонування), який у наш час швидко розвивається. Онтогенетична частина вивчає ембріональні явища (утворення зиготи, формування зародка і насіння), вона відіграє допоміжну роль і при визначенні періодів розвитку не береться до уваги. Отже, вікові періодизації розвитку рослин прийнято визначати з моменту відділення плодів від материнської рослини при дозріванні.

Латентний період — насіння в стані спокою.

Морфологічні особливості насіння вивчають, застосовуючи такі показники: розмір частин зародка (зародкового корінця, стебельця, сім'ядолей, брунечки), співвідношення розмірів зародку й ендосперму, об'єм брунечки (кількість листових примордіїв і листових горбочків), розвиток зародка при набряканні насіння, черговість розвитку органів зародка і темп їхнього розвитку. Біологічні особливості насіння вивчають за такими показниками: температурний діапазон і оптимальний температурний режим проростання насіння в лабораторних умовах; наявність і глибина стану спокою насіння, вплив холодної стратифікації на проростання насіння; з'ясування причин, які гальмують проростання насіння (причині екзогенної, ендогенної, чи комбінованої природи) (Николаева, 1967, 1974; Николаева, Разумова, Гладкова, 1985); вплив передпосівної обробки насіння, яка має низьку схожість, розчинами різних мікроелементів і хімічних мутагенів на їхнє проростання; сезонна динаміка схожості насіння в річному циклі; довговічність насіння залежно від походження зразка й умов зберігання; зміна схожості насіння,

зібраного в різні роки; здатність насіння до вторинного проростання; вплив зовнішніх умов на польову схожість насіння (строки посіву, глибина закладання насіння в ґрунт тощо). Життєздатність, масу 1000 насінин, лабораторну схожість і енергію проростання визначають за загальноприйнятою методикою, викладеною М.К. Фірсовою (1969).

Віргінільний період — від проростання до утворення перших генеративних органів.

Для проведення спостережень за розвитком рослин в онтогенезі відбирають 100 модельних особин у стані проростків (всього має бути 150–200 рослин). З них у першу чергу відбирають 30 рослин, етикетують їх і щотижня проводять регулярні спостереження окремо за кожною рослиною, фіксуючи зміни різних частин і органів рослин, появу індикаторних ознак вікових етапів (що вказує на тривалість вікових етапів) ступінь розвитку, розміри рослин. 30-кратна повторність фіксації змін кожної ознаки в групі модельних особин дозволяє провести статистичну обробку даних за загальноприйнятими методиками (Доспехов, 1985; Зайцев, 1973). Для кожного строку спостережень встановлюють співвідношення особин різного вікового стану в групі 100 модельних рослин, виражаючи його в %. При диференціації особин на різні вікові групи (наприклад, ті особини, що вступили в генеративний період, і ті, що залишилися у віргінільному періоді) збільшують кількість етикетованих особин з таким розрхунком, щоб у кожній віковій групі спостереження проводились за 30 особинами. Для характеристики морфологічних і біологічних особливостей підземних органів викопують по 3–5 рослин, підбираючи їх послідовно за фазами розвитку і віковим складом (з числа особин, які не належать до модельних). Рослини гербаризують, зарисовують, фотографують. Вивчення морфологічних змін вегетативних органів рослин у межах вікових періодів проводять з урахуванням рекомендацій І.П. Ігнат'євої (1983).

Проростки. Індикаторними ознаками стану проростків вважаються наявність змішаного живлення (за рахунок насіння і власних асимілюючих перших листків) і таких структур, як сім'ядолі, зародковий корінець і пагін. Стан проростків визначається з моменту появи сім'ядолей до відмирання їх у тому випадку, коли сім'ядолі зберігаються на рослині нетривалий час (кілька тижнів) і лише після відмирання і опадання їх відбуваються помітні зміни структури наземних і підземних органів. У тому випадку, коли рослини несуть сім'ядолі протягом тривалого періоду (більше одного місяця) і в них, незважаючи на те, що збереглися сім'ядолі, відбуваються помітні зміни структури наземних і підземних органів, до проростків відносять особини, які несуть сім'ядолі лише до появи перших листків.

Рослин описують за такою схемою: проростання насіння (звичайно спостереження за цим процесом проводять при пророщуванні насіння на фільтрувальному папері в чашках Петрі і одночасно в ґрунті — в горщиках); черговість початку розвитку частин зародка при проростанні; динаміка розвитку гіпокотилу (довжина, діаметр), забарвлення, опущення; зміна форми гіпокотилу в період від проростання насіння до

фази сем'ядолей; тип проростання насіння; система головного кореня (довжина, діаметр, початок і кінець росту в довжину, динаміка потовщення, порядок галуження); бічні корені (напрямок росту, розміри, консистенція, наявність всмоктуючих коренів); система додаткових коренів (місце їх утворення, число, забарвлення, галуження); сім'ядолі (зміна їх розмірів і форми від появи на поверхні ґрунту); форма сім'ядолей в обрисі пластинок, краю, форма верхівки і основи пластинки, черешок, консистенція, жилкування, забарвлення, опушення. Приблизно за такою ж схемою описують перші листки. Відзначають початок росту конуса наростання чи брунечки, особливості листорозміщення, динаміку філохрона, відмирання листків, тривалість життя листків, тип головного пагона (за наявністю прикореневої розетки), зміну довжини міжвузлів у акропетальному напрямку, втягування основи пагонів у ґрунт. Для встановлення послідовності листків, що розгортаються, їх позначають різнокольоровими нитками, масляною фарбою, шматочками пластира тощо.

Ювенільні особини. Ювенільним особинам притаманна простота організації, несформованість ознак і властивостей, характерних для дорослих рослин; наявність листків іншої форми і розташування, ніж у дорослих рослин, інший тип наростання і галуження (чи брак галуження пагонів); можливо, зміна типу кореневої системи, збереження деяких зародкових структур (кореня, пагона). В них частіше спостерігається втрата зв'язку з насінням (відсутність сім'ядолей).

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

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

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

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

Малий життєвий цикл рослин (розвиток монокарпічного пагона від його закладки до відмирання) вивчають, користуючись методичними розробками І.Г. Серебрякова (1947), В.В. Скрипчинського та ін. (1970). Проводять детальне вивчення розвитку брунечок і пагонів відновлення з фіксацією часу закладання низових і зелених листків, пагона, зачатків суцвіття і квітки. Стан брунечок і пагонів відновлення відзначають не рідше одного разу на місяць. Відзначають лінійне розміщення брунечок і пагонів відновлення, тип брунечок (відкритий, закритий, біологічно відкритий), загальне число зачатків у них, починаючи з листків, включаючи брунькові луски, зачатки зелених листків суцвіття і квіток. Обробку брунечок зручно проводити під бінокляром зі збільшенням 60–90. Протягом вегетативного періоду кожного тижня відзначають стан пагонів (висоту, число вузлів на них, число низових та зелених листків і порядок відмирання їх). У генеративній сфері фіксують початок і закінчення цвітіння, дозрівання й опадання плодів та насіння, відмирання тканин стебла.

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

Фенологічні спостереження за розвитком рослин протягом малого і великого життєвих циклів проводять за посібником "Методика фенологічних спостережень в ботаничних садах СРСР" (1975).

Великий інтерес з наукової та практичної точки зору має вивчення цвітіння і запилення рослин в еколого-біологічному аспекті (як процесу, який готує і забезпечує запліднення і є основою для формування насіння). При цьому вивчають морфологічну структуру квітки, розподіл статі в ній, взаємне розташування маточки і тичинок, визначають одночасно чи різночасно дозріває маточка і тичинки; тривалість цвітіння однієї квітки; походження квітки, жіночої і чоловічої фаз; способи запилення (ксеногамія, гейтоногамія, автогамія); апоміксис; способи пере-

несення пилку (анемофілія, ентомофілія тощо), життєздатність маточки, пилку; сезонну та добову ритміку розпускання квіток тощо. Спостереження проводять за методикою А.Н. Пономарьова (1960).

Велике значення має вивчення насінневої продуктивності — важливого показника біологічних особливостей виду та його життєздатності в тих чи інших умовах існування. Методика визначення насінневої продуктивності розроблена Т.А. Работновим (1950 б), С.С. Харкевичем (1966), Вайнагієм (1919).

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

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

Старі генеративні рослини характеризуються переважанням процесів відмирання над процесами новоутворення, різким зниженням генеративної функції, послабленням процесів корене- і пагоноутворення, а в деяких випадках і спрощенням життєвої форми (втрата здатності до утворення пагонів розростання).

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

Сенільний період (постгенеративна вегетація аж до повного відмирання особини) поділяється на два етапи — субсенільний та сенільний.

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

На цьому етапі можуть з'явитися додаткові корені в рослин, яким вони були не властиві протягом попередніх етапів життєвого циклу; змі-

щення порядку розташування пагонів (відновлення у зворотному порядку від вищого до нижчого); оголення центральної частини куща та ін.

Сенільні рослини характеризуються накопиченням відмерлих частин (тих, які завершили свій ріст), граничним спрощенням життєвої форми, повторною появою деяких ювенільних рис організації (форма листків, характер пагонів тощо), в деяких випадках у них зовсім немає бруньок відновлення та інших новоутворень.

Вікову структуру ценопопуляції видів, її динаміку і тип (інвазійна, нормальна, регресивна) визначають на постійних і тимчасових пробних ділянках за методикою Т.А. Работнова (1976, 1977).

Еволюційний розвиток популяцій схематично показаний на рис. 4.

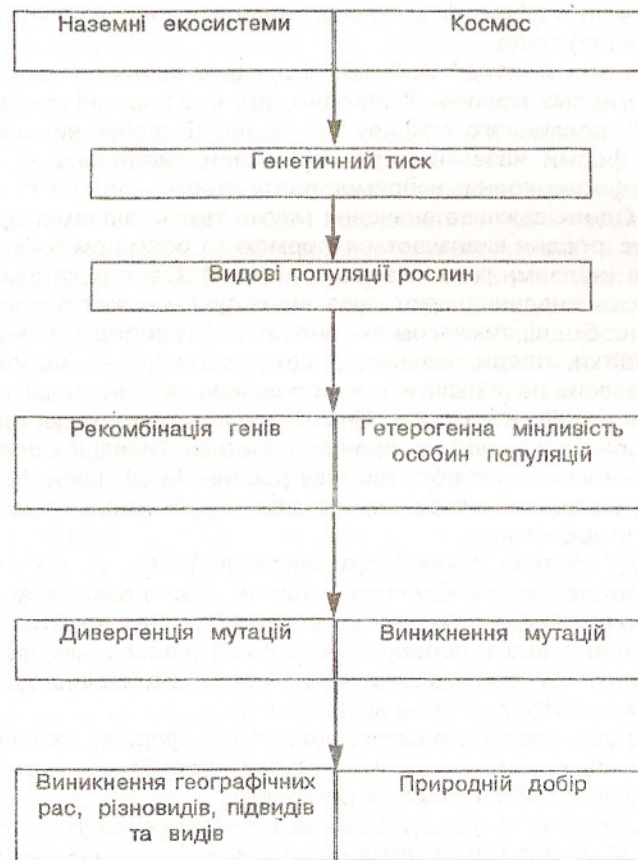


Рис. 4. Динаміка еволюційного розвитку видових популяцій рослин

Вчення про життєві форми рослин

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

До "форми кактусів" О. Гумбольдт відніс також дуже на них схожі зовні африканські молочаї. Природно, що в створенні ландшафту або "фізіономії" рослинного покриву тієї чи іншої країни вирішальну роль відіграють форми наземних органів рослин, величина та галушення стовбурів, форма крони, напрямок росту стебел, розмір та форма листя тощо. Однак важливе значення мають також підземні органи рослин. Габітус рослин визначається формою та розміром їхніх вегетативних органів (надземних та підземних пагонів). Саме вегетативні органи забезпечують живлення, ріст, усе індивідуальне життя рослин. Вони постійні і необхідні, тимчасом як генеративні (репродуктивні) органи — суцвіття, квітки, плоди, насіння, шишки, спорангії — можуть в деяких випадках зовсім не з'являтися на рослинах, а при появі помітно не впливають на їхній габітус, тим більше, що існування таких органів тимчасове. Форма пагонової та кореневої системи (наслідок росту, форма росту) — синонім загального габітусу рослин. Іноді, коли форми росту та габітусу не зовсім рівноцінні, життєві форми рослин називають по-іншому: біоморфа тощо.

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

По-перше, воно підкреслює, що життєва форма, тобто форма вегетативного тіла індивіда, не залишається постійною, а змінюється в часі, в міру зростання і старіння рослини.

Так, однолітній сіянець дуба нічим не нагадує могутнє дерево з товстим стовбуром та розгалуженою кроною, а нова поросль, що з'являється, коли дуб зрубують, зовні не схожа ані на сіянець, ані на дерево, хоча всі вони представляють різні етапи життя однієї особини.

По-друге, з цього визначення життєвої форми видно, що важливу роль у її становленні та всіх її змінах відіграє зовнішнє середовище. На-

приклад, доросла особина ялини звичайної в лісовій зоні має вигляд стрункого дерева з загостреною верхівкою, а на крайній півночі (на межі ареалу) вона росте горизонтально, утворюючи щільно притиснутий до субстрату сланик (стелюх).

Але гармонія рослин із зовнішнім середовищем не означає, безумовно, що життєва форма будь-якої рослини безконечно пластична, залежить тільки від безпосередньо діючих на неї в даний час умов. Кожен вид рослин реагує на вплив зовнішніх факторів у межах "норми реакції генотипу", тобто в межах своїх спадково закріплених ознак, запрограмованих генетичним кодом. Зауважимо, що не кожен вид дерева може в екстремальних умовах набути сланкої форми або форми дерева-подушки (крім ялини, туркестанського ялівцю, кедрового сланцю та ін.)

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

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

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

І.Г. Серебряков, наприклад, життєвою формою рослин називає своєрідний габітус певних груп рослин, що виникає в онтогенезі внаслідок росту та розвитку в певних умовах середовища та деяких ґрунтово-кліматичних умовах, які історично склались, як прояв пристосування до цих умов. Е.М. Лавренко, який надає перевагу терміну "екобіоморфа", підкреслює, що екобіоморфи є "начебто типовими адаптивними організаційними системами в певних умовах середовища".

На думку М.В. Культясова (1957), "життєва форма рослин (або екобіоморфа) являє собою історично встановлену пристосувальну структуру рослинного організму, котра завдяки цьому здатна внаслідок своєї життєдіяльності на даному етапі розвитку та в певних умовах до максимальної продуктивності і розмноження".

Дослідженню проблеми життєвих форм рослин присвятили свої праці багато які вітчизняні та зарубіжні вчені: А.Л. Тахтаджян (1948); М.В. Сіянинова-Корчагіна (1949); А.П. Шенников (1950); М.В. Культясов (1950, 1957); І.Г. Серебряков (1954, 1962); В.М. Голубев (1965); В.В. Альохін (1950); Т.І. Серебрякова (1974, 1976); Т.А. Работнов (1965,

1978); М.Т. Висоцький (1915), В.Н. Казакевич (1922); Прозоровский (1943); В.Н. Сукачов (1975); А.В. Бельгард (1957); Е.Л. Любарский (1961); М.І. Вавілов (1967); Е. Коровін (1934); С.М. Зіман (1975); Ю.Р. Шеляг-Сосонко (1974, 1982); Б.А. Келлер (1938); Л.Т. Раменський (1938), Арбер (1934); Холтум (1955); Хаккель (1882); Фолькерт і Кірхнер (1913); Раункієр (1907 та ін.); Ротентіль (1968); Шмідт (1963); Шліттер (1957); Аббе (1941); Бернард (1964); Бьюс (1927); Боммер (1959); Бровн (1961); Буват (1952); Дюрієтс (1931); Енглєр (1964); Еванс (1940); Гебель (1884); Гуд (1953); Клементс (1919); Якоб Фелікс (1961); Редєр (1961) та ін. Література з питань біоморфологічної еволюції покритонасінних рослин широко прокоментована в працях: А.Л. Тахтаджяна (1948), І.Г. Серебрякова (1962), Галліра (1955), М.Г. Попова (1948), Т.І. Серебряковой (1973), Алексєєва (1993) та ін.

Біоморфологічна еволюція покритонасінних (в основному своєму руслі) відбувалась від дерев до трав. За М.Т. Поповим (1948) та Галлієром (Hallier, 1955), цей редукований за морфологією і прогресивний в еволюційному відношенні ряд включає такі ланки: дерево — ліана (чагарник) — напівчагарник — багаторічна трава — дворічник — однорічник.

А.Л. Тахтаджян (1948) приймає такий ланцюг еволюції життєвих форм рослин: дерева — чагарники — напівчагарники — багаторічні трави — однорічники. І.Г. Серебряков вважає, що життєві форми еволюціонували в такому напрямку: високостовбурні дерева — небагатовствурні дерева — чагарники — чагарнички — трав'янисті багаторічники і однорічники.

Деревні рослини мають структуру вегетативних пагонів безрозеткових (долікоморфних) та розеткових (брахіморфних) аналогічно трав'янистим рослинам. Перші ніколи не утворюють розеток, а деякі утворюють сукупність подовжених і розеткових вегетативних пагонів, котрі можуть переходити в вкорочені і навпаки. Трав'янисті рослини за структурою пагонів поділяються також на два основних типи — розеткові і безрозеткові. Крім того, зустрічається тип так званих напіврозеткових трав'янистих рослин, із сланкими пагонами тощо. Вважається, що безрозетковий тип структури пагонів є древнішим за розетковий (Голубєв, 1957; Серебрякова, 1979).

Дослідження взаємозв'язку різних життєвих форм рослин у біоценозах є предметом фітоценології та біогеоценології.

Слід відзначити, що роль життєвих форм рослин у формуванні біоценозів посилюється, оскільки залежно від цього рослини, різні в систематичному плані, займають одні й тіж екологічні ніші. Тут треба підкреслити, що питому вагу в будові фітоценозів тих чи інших популяцій та життєвих форм визначають по-різному: частку окремої популяції у фітоценозі встановлюють за систематичними ознаками з підрахуванням кількості особин, а частку окремих життєвих форм — за кількістю пагонів кожної з них, бо саме кількість і структура пагонів визначають можливість утворення найбільш щільного травостою (наприклад у степах) або багаторічного густого деревостану (у лісовій зоні). Відповідність

життєвих форм рослин певному місцезростанню можна продемонструвати на багатьох прикладах. Так, ліанова форма росту є одним з можливих шляхів пристосування рослин до життя у вологому тропічному лісі, крім того вона виявляється екологічно вигідною, бо допомагає ліанам подолати нестачу освітлення в густому тропічному лісі; полягання і горизонтальний ріст пагонів арктичних чагарників обумовлені комплексом кліматичних факторів тундри, зокрема підвищеною вологістю субстрату в поєднанні з низькими температурами повітря і ґрунту, нестачею мінерального живлення, сильними вітрами тощо, а шпалерна форма крон є пристосуванням, завдяки якому підвищується стійкість рослин в умовах суворої малосніжної зими з постійними холодними, висушливими вітрами; щільно-дерновищний тип степових злаків сприяє збереженню вологи під час літньої посухи. За цих самих умов виявляється не менш біологічно вигідною цибуляста життєва форма (наприклад, у степових тюльпанів, степового тонконога та ін.).

Структурні пристосування до однакових умов середовища можуть бути різними у різних видів рослин, а також схожими в рослин різних систематичних груп. Так, одні рослини (однорічні ефемери) при настанні засухи гинуть, ззалишаючи по собі тільки жаростійке насіння; другі (ефемероїди) "втікають від засухи" і зберігають тільки підземні багаторічні органи (кореневища, кореневі цибулі тощо); треті — влітку частково або повністю скидають листя, суцільні зелені безлисті гілочки і навіть зелену асимілюючу кору, зберігаючи над землею надійно захищені покривними тканинами системи багаторічних стебел з бруньками поновлення.

Всі ці форми габітуальні, бо визначають зовнішній вигляд рослин, і динамічні, бо відбивають сезонну змінність життєвої форми кожної особини.

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

Таким чином, життєві форми, як тип пристосувальних структур доводять, з одного боку, різноманітність шляхів пристосування різних видів рослин навіть до однакових умов середовища, а з другого — свідчать, що можливість збігу цих шляхів у рослин, які належать до різних видів, родів, родин. Тому класифікація рослин за життєвими формами не може співпадати із звичайною класифікацією, котра базується на будові репродуктивних органів і відбиває спільність походження рослин.

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

Класифікація життєвих форм рослин

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

О. Гумбольдт, наприклад, виділяв найпомітніші фізіономічні риси, не виділяючи окремо їхнього пристосувального значення. Вармінг відзначав, що для характеристики життєвих форм рослин потрібно враховувати дуже багато біологічно морфологічних ознак. Однак, це спричинилося до того, що йому і не вдалося побудувати таку чітку систему життєвих форм рослин.

Найбільшу популярність завоювала класифікація життєвих форм рослин, запропонована визначним датським вченим ботаніком К. Раункієром (1934), (рис. 5а, 5б).

З усієї сукупності ознак життєвих форм він вдало виділив одну надзвичайно важливу ознаку, яка характеризує пристосування рослин до

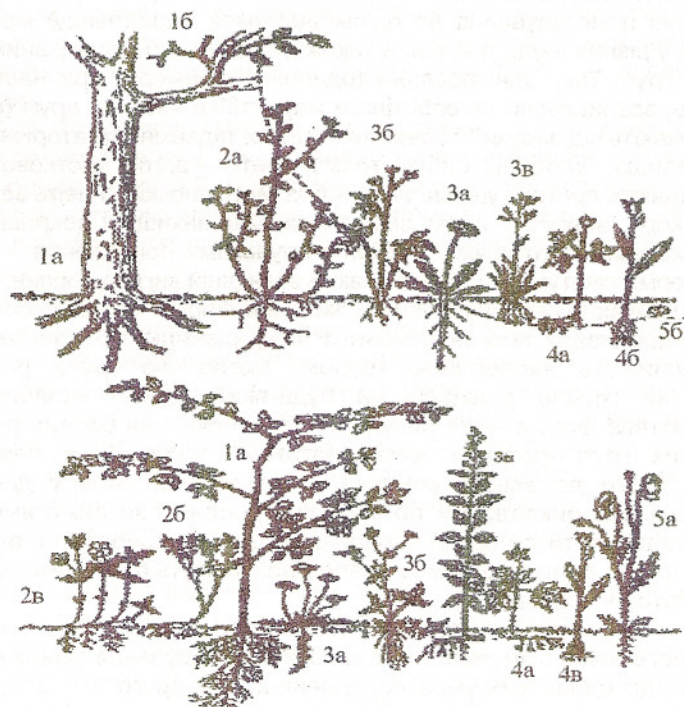


Рис. 5а. Життєві форми за К.Раункієром (схема): 1 - фанерофіти (1а - тополя, 1б — омела), 2 — хамефіти (2а — брусниця, 2б — чорниця, 2в — барвінок), 3 — гемокриптофіти (3а — кульбаба, 3б — види жовтецю, 3в — кущовий злак, 3г — вербозілля лучне), 4 — геофіти (4а — анемона, 4б — тюльпан), 5 — терофіти (5а — мак-самосійка, 5б — насіння із зародком). Зверху чорним показано зимуючі бруньки відновлення (пунктиром — лінія їх розміщення).

перенесення несприятливого періоду року — холодного або сухого. Цією ознакою є розташування бруньок відновлення на рослині відносно рівня субстрату і снігового покриву. Ж. Раункієр пов'язує цю ознаку із захистом бруньок у несприятливий період року.

За Раункієром, життєві форми рослин поділяються на п'ять найголовніших типів: фанерофіти (від грец. *phaneros* — явний та *phyton* — рослина), хамефіти (від грец. *chames* — низький, приземкуватий), гемікриптофіти (від грец. *hemi* — префікс, що означає "напів" та *kryptos* — таємний, прихований), критетофіти і терофіти (від грец. *teros* — літо).

Фанерофіти (Ph) — рослини, в яких бруньки зимують або переносять посушливий період "відкрито", досить високо над поверхнею ґрунту (дерева, чагарникові, дерев'яністі ліани, епіфіти тощо). Тому бруньки в них звичайно захищені спеціальними бруньковими лусочками, що мають ряд пристосувань, призначених головним чином для запобігання втратам вологи конусом наростання і молодими зародкам листків.

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

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

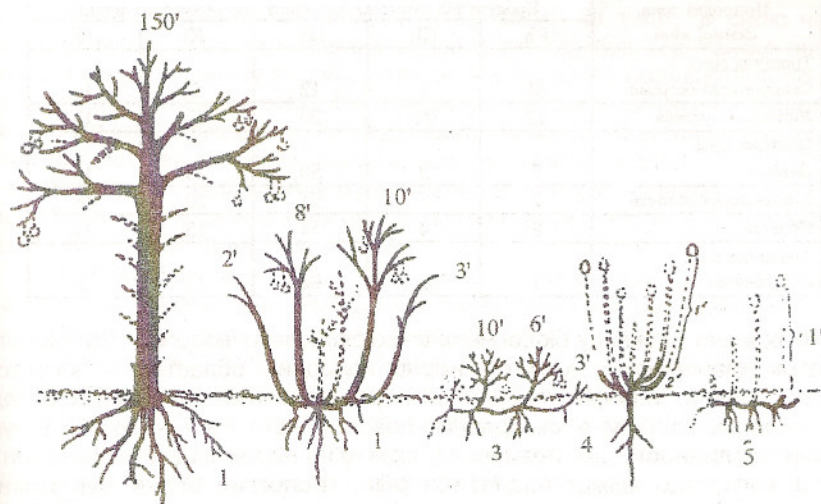


Рис. 5б. Деревні та трав'яністі життєві форми, співвідношення багаторічних та відмираючих частин (схема): 1 — дерево, 2 — чагарник, 3 — чагарничок, 4 — напівчагарничок, 5 — довгопагонова трава. Багаторічні частини показано чорним, ті, що відмерли раніше, — подвійним пунктиром, цифрами з індексами позначено приблизний вік окремих селетних осей та їх систем.

Серед гемікриптофітів К. Раункієр відрізняє "протогемікриптофіти" (рослини з потовщеними пагонами, які щороку відмирають до кореня, де розташовані бруньки відновлення) та "розеткові гемікриптофіти" (рослини, в яких вкорочені пагони можуть зимувати на рівні ґрунту цілком).

Криптофіти (К) — представлені геофітами (G), в яких бруньки знаходяться в ґрунті на деякій глибині (вони ще підрозділяються на кореневищні, бульбові, цибулинні), або гідрофітами (Qb), в котрих бруньки зимують під водою.

Терофіти (Th) — це — однорічники, які зимують у стані насіння, або зимують чи переносять сухий період на ґрунті або в ньому.

Виділені Раункієром типи (категорії) дуже великі, збірні, тому в межах кожного типу він виділяє за різними ознаками дрібніші групи. Наприклад, фанерофіти поділяються за розміром (на мега-, мезо- та мікрофанерофіти); за характером брунькових покривів, за ознакою вічнозеленості або листопадності; окремо виділяє сукуленти та ліани і т.д. К. Раункієр застосував свою систему життєвих форм рослин для з'ясування залежності життєвих форм від клімату, в результаті чого він одержав досить чітку картину. У так званих біологічних спектрах він показав участь (у %) виділених ним типів життєвих форм рослин в рослинному покриві різних природних зон та країн (табл. 14).

Таблиця 14

Біологічні спектри рослинності в різних природних зонах Земної кулі

Природні зони Земної кулі	Процент від загальної кількості досліджуваних видів				
	Ph	Ch	Hk	K	Th
Тропічна зона					
Сейшельські острови	61	6	12	5	16
Лівійська пустеля	12	21	20	5	12
Помірна зона					
Данія	7	3	50	20	18
Костромська область	7	4	51	20	18
Польща	8	4	54	15	19
Арктична зона					
Шпіцберген	1	22	60	15	2

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

З того, що клімат планети в різні геологічні епохи був різним впливає, що в історичному аспекті групи, або категорії Життєвих форм рослин К. Раункієра будуть різними. Однак це не зменшує величності цієї території.

Так, у палеогені панували мікрофанерофіти та ліани, в неогені головним чином розвивались нанофанерофіти та гемікриптофіти, наймолодші життєві форми рослин — хамерофіти, геофіти та терофіти —

максимально розповсюдились у четвертинному періоді. Цікаво відмітити, що ознака положення бруньок відновлення завжди більш-менш чітко корелює з комплексом інших (у тому числі фізіологічних) ознак. Отже, фізіологічні ознаки еволюціонують паралельно з еволюцією генотипу, генофонду та генопласту (М.А. Голубець, 1982; та ін.).

Ще одним прикладом використання однієї, найважливішої ознаки життєвих форм рослин для їхньої класифікації може служити система, запропонована Т.М. Зозуліним (1961).

В цій системі за життєвоважливу ознаку прийнято спосіб зберігання рослинами площі свого місця зростання та засоби розповсюдження по ній. У загальному плані це визначає тип співіснування рослин зі своїми сусідами по фітоценозу і є критерієм, за яким виділяється п'ять основних типів (категорій) життєвих форм:

— редитивні — багаторічники, що не відновлюються в разі знищенні їхніх надземних частин ("ті, що поступаються місцем");

— рестативні — багаторічники, що відновлюються (опірні, ті, що борються проти захоплення площі іншими особинами);

— ірримптивні — багаторічники, які не тільки відновлюються, але й мають органи вегетативного розмноження ("ті, що вдираються", "захоплюють" територію в інших рослин);

— вагативні (від лат. *vagans* (*vagantis*) — однорічні або дворічні (двосезонні) види, які не зберігають свого місця зростання, а з'являються кожного разу на новому місці ("кочівні" або "блукаючі");

— інсидентні — ті, що не займають окремої площі існування, а "сидять" на інших рослинах (епіфіти, паразити). Ці типи, в свою чергу, підрозділяються за характером відмирання органів, за типом пагонів тощо, і в остаточному підсумку також закономірно поділяються по певних кліматичних областях. Тут головними є саме ценотичні пристосування. Ця класифікація може вважатися такою, що доповнює (розвиває) систему життєвих форм рослин, котру запропонував ще в 1915 р. Г.Н. Висоцький. В її основу було покладено "ступінь вегетативної рухомості" рослин, а також системи життєвих форм рослин Прозоровського (1940) та В.Р. Вільямса (1949).

І.Г. Серебряков (1955, 1965; та ін.), вивчивши й узагальнивши раніше застосовані класифікації життєвих форм рослин за біолого-морфологічними ознаками, поклав в основу своєї системи ознаки тривалості життя всієї рослини та її "скелетних осей", оскільки вони чіткіше відбивають вплив зовнішніх умов на морфогенез і зріст.

І.Г. Серебряков наводить такі одиниці класифікації (системи) життєвих форм покритонасінних та еволюції рослин: відділи, типи, класи, підкласи, підтипи, секції життєвих форм і, відповідно, життєві форми (рис. 6).

Життєва форма може бути уподіблена виду в систематиці і є основною одиницею екологічної системи рослин.

Під життєвою формою, як основною таксономічною одиницею, автор розуміє сукупність дорослих особин певного виду в певних умовах зростання, які визначають властиві цим особинам своєрідний вигляд

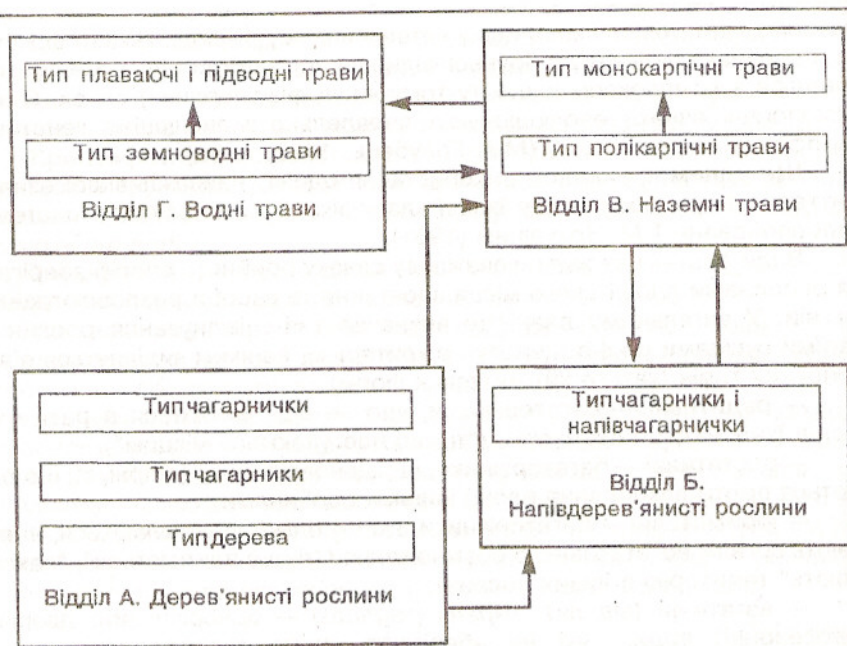


Рис. 6. Співвідношення відділів і типів життєвих форм покритонасінних рослин (за Серебряковим І.Г.).

(габітус), включаючи надземні і підземні органи (підземні пагони і кореневу систему). Онтогенетично цей габітус виникає в результаті росту і розвитку в певних умовах середовища, а історично формується в певних ґрунтово-кліматичних та ценотичних умовах і відбиває пристосування рослин до цих умов.

Найбільшою класифікаційною одиницею в системі Серебрякова є відділ, який поділяється на типи. Виділення відділів базується в першу чергу на надземній структурі особин (дерев'янисті, напівдерев'янисті і трав'янисті), а виділення типів у відділі, наприклад, дерев'янистих рослин — на відносно довгому житті надземних осей, а у відділі трав'янистих особин — на тривалості життя рослин в цілому, котра визначається, як правило, можливостями до вегетативного оновлення і розмноження після плодоношення.

Послідовність відділів і типів показує основні напрямки еволюції життєвих форм покритонасінних — від дерев до трав, включаючи однорічники.

Класи в межах типу виділяються на основі ознак більшого екологічного значення, що знайшли своє відображення в структурі пагонів (наприклад, рослини з сукулентними, повзучими, розеточними пагонами тощо). В ряді типів класи виділяються на основі спеціалізації живлення рослин (сапротрофи і паразити) та способу життя (епіфіти). Проте виділення цих класів не порушує прийнятого принципу, оскільки

особливості живлення і способу життя цих рослин позначаються на структурі пагонів.

Дрібніші таксономічні одиниці (підкласи, підтипи, групи, секції життєвих форм) встановлюються за окремими більш чіткими екологічними ознаками, вони не мають такого великого еволюційного значення. Винятком є лише полікарпичні трави, найбільший клас яких — багаторічні трави з асимілюючими пагонами несуккулентного типу — підрозділяється на підкласи, що характеризують основні напрямки їхньої еволюції.

Вище вже було розглянуто класифікації життєвих форм рослин, котрі мають певне значення.

Українські дослідники зробили вагомий внесок у розвиток вчення про життєві форми рослин (Висоцький, 1915; Бельгард, 1950; Білик, 1973; Афанасьєв, 1968; Осичнюк, 1967; Шеляг-Сосонко, 1968; Зіман, 1976; Ткаченко, 1974; та ін.).

Терміни: дерево, чагарник, сланець, подушка, ліани, кореневищний або нещільнокущовий трав'янистий багаторічник тощо — це теж назви великих категорій життєвих форм, які виділяються ще з давніх часів. Дерево, наприклад, пристосовано до певного комплексу зовнішніх умов. Статистичні підрахунки показують, що найбільше дерев є у флорі вологих тропічних лісів (наприклад, в Амазонській області Бразилії на них припадає до 88%), а в тундрі та на високогір'ях немає жодного справжнього прямоствоячого дерева. В області тайги помірно холодної кліматичної зони дерева хоча й панують у ландшафтах, однак кількість видів дерев тут дуже обмежена (1, 2 або кілька видів) і вони, як правило, мають спеціальні пристосування для перенесення зими.

У флорі помірної зони Європи види дерев становлять не більше 10–12% від загальної кількості видів.

Таким чином, життєва форма дерева характеризує пристосування до найбільш сприятливих кліматичних і ценотичних умов. Розміщуючи свої крони високо над землею, вони займають максимальні простори. Відмінна риса бідь-якого прямоствоячого дерева — утворення тільки одного стовбура, біологічно головної "лідерної" осі, котра завжди прагне зберегти більш-менш вертикальне положення росту і росте інтенсивніше решти пагонів (у довжину і товщину).

Галуження, якщо воно розвинуте в дерева, звичайно акротонне, тобто найсильніше пагони розвиваються ближче до верхівки стовбура та його великих відгалужень, а в нижніх частинах стовбура, бічні гілки зовсім не розвиваються або розвиваються слабо і швидко відмирають. Антиподом дерев у деякому роді є дерева-подушки — рослини, в яких виявляється найбільша загальмованість росту всіх пагонів, завдяки чому відбувається багаторазне рівномірне галуження їх, без утворення "головного стовбура". Подушкоподібні рослини пристосовані до найбільш несприятливих умов місцезростання: до низьких температур повітря і ґрунту, холодних штормових вітрів, крайньої сухості ґрунту та низької вологості повітря. Світло тут відіграє важливу роль у гальмуванні росту пагонів у довжину.

Стовбур у дерев живе стільки ж, скільки й усе дерево — від кількох десятків до кількох сотень років, а інколи й до кількох тисяч років (наприклад, мамонтове дерево). Сплячі бруньки внизу стовбура утворюють сестринські стовбури лише тоді, коли головний стовбур зрубано або пошкоджено іншим шляхом.

У чагарників головний пагін поводить себе наче невеличке деревце, однак досить рано (на 3–10-й рік життя) зі сплячих бруньок біля основи стовбура, починають рости нові стовбури, які часто випереджають материнський і постійно змінюють один одного.

Тривалість життя чагарника в цілому може бути також великою (до кількох сотень років), але кожен зі стовбурів, або скелетних осей, живе від 2 років (у малини) до 60 років (у жовтої акації, бузку тощо), а в середньому 10–40 років (крайні лише). Вони змінюються в часі, в міру відмирання головного та найближчих до нього пагонів у центрі куща і появи, нових на його периферії куща.

Чагарнички — це мініатюрні чагарники з таким же основним шляхом галуження, але вони низькорослі, тривалість життя окремих скелетних осей становить 5–10 років. Чагарнички дуже розповсюджені в тундрах, високо в горах, на сфагнових болотах, під пологом хвойних тайгових лісів (чорниця, брусниця, лохина, журавлина, вереск, водяника тощо). У чагарничків так само, як у чагарників, після цвітіння та плодоношення, відмирають щорічно невеликі частини їхньої пагонової системи.

Напівчагарники та напівчагарнички — найбільш характерні для пустельних та напівпустельних областей (різні види полину, солянок тощо), вони формуються за типом чагарників, але тривалість життя скелетних пагонів у них коротша (5–8 років), до того ж щорічно (в дорослому стані) після цвітіння втрачає вся верхня частина річних квітконосних пагонів, яка становить до 75% від загальної величини пагонів. Багаторічна система дерев'янистих пеньків, які залишаються, несе на собі бруньки відновлення, розташовані над землею (хаморофіти, за Раункієром).

Це відбиває специфіку пустельних напівчагарничків, бруньки яких не можуть розміщуватися в ґрунті, котрий влітку занадто перегрівається.

В багаторічних трав'янистих рослин прямостоячі наземні пагони живуть один вегетативний сезон і після цвітіння та плодоношення відмирають до основи. Але на основі, що залишається під землею або на рівні ґрунту, формуються зимуючі бруньки (за Раункієром такі рослини належать до геофітів або гемікриптофітів). У деяких видів трав (розеткових або повзучих), наземні пагони можуть жити кілька років, але за умови, що вони залишаються щільно притиснутими до землі. Підрозділ наземних трав'янистих рослин у системі життєвих форм рослин Г.І. Серебрякова побудовано на принципі моно або полікарпичності, тобто здатності до повторного плодоношення. Більшість багаторічних трав належать до полікарпиків, але трапляються й монокарпіки, які кілька років ростуть, залишаючись у вигляді вегетативної розетки, потім квітуть і після плодоношення відмирають. Такими, наприклад, є багато видів з родин зонтичних (кмин, парізнник, дягель) у помірній зоні та ферули в Середній Азії.

До монокарпиків належать також одно- і дворічники. Багаторічні полікарпіки різняться також формою підземних багаторічних органів (кореневих систем). Звичайно виділяють стрижнекореневі, китицекореневі, кореневищні (довго- та короткокореневищні); кореневищно-кущові (кореневищно-нещільно- та кореневищно-щільнокущові), бульбові та цибулинні багаторічні трави. Окремо стоять водні трави, котрі за своїми фізіологічними ознаками поділяються на занурені (елодія), плаваючі (водяні лілії, глечики, водокрас) та земноводні, або прибережні (частуха, стрілолист, білокрильник).

У ході еволюції рослинного світу життєві форми рослин змінювалися в комплексі з ознаками тієї чи іншої систематичної групи рослин (у процесі динамічного розвитку популяцій).

Однак це не означає, що кожна конкретна родина або рід обов'язково пройшли у ході еволюції весь шлях "соматичної редукції" від високостовбурних дерев до однорічних трав. Деякі родини, мабуть, від самого початку були трав'янистими, а в деяких випадках від трав'янистих предків виникли більш спеціалізовані деревні форми (наприклад, бамбуки в родині злаків).

В екстремальних умовах у ході еволюції формувалися або стланники, або подушки, або цибулинні геофіти і навіть однорічні ефемери. Трави у своєму історичному розвитку також пройшли складний шлях еколого-біоморфологічних перетворень, які характеризуються двома етапами: багаторічні полікарпичні форми і однорічники (терофіти).

Розвиток підземних органів відбувався в такій послідовності: стрижнекореневі — кистьокореневі — з мичкуватою кореневою системою: довгокореневищні та столоноутворюючі рослини — рихлокущові — кореневищно-кущові — щільнокущові трави. В.М. Голубев (1968, 1973) вважає, що повзучі трави виникли незалежно та різночасово в різних напрямках перетворення вегетативної структури рослин як бічні відгалуження на різних етапах формування життєвих форм трав'янистих рослин основного ряду. (Сюди також входять цибулинні та коренепаросткові форми). Дводольні рослини є предковими щодо однодольних. Так первинний корінь злаків стрижневий, він швидко відмирає, а на зміну йому розвивається справжня мичкувата коренева система.

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

Важливе значення має характер екологічних ніш у складних рослинних угрупованнях, а відтак можливість моделювання високопродуктивних та стійких культурних фітоценозів з метою рекультиваци ґрунтів та відтворення рослинності при рекультиваци порушених земель і ландшафтів.

Вчення про біогеоценози та біогеоценологічний покрив

Вступ

У вступній лекції до спецкурсу "Екологія рослин з основами біогеоценології" ми вже розглядали детально завдання та взаємозв'язки таких наук, як екологія рослин, фітоценологія, загальна ботаніка і біогеоценологія.

Тому вступдо цього розділу буде коротким.

Біогеоценологія — наука про комплекси живих і неживих компонентів природи, між якими відбувається причинно-наслідувана взаємодія і які в сукупності утворюють складні біокосні екосистеми — біогеоценози. Отже, біогеоценологія — це наука про біогеоценози та сукупності їх в біосфері, або у біогеоценологічному покриві Землі.

Біогеоценологія як наука про екосистеми (біогеоценози) базується на ідеї цілісності, єдності, тісного взаємозв'язку та взаємозалежності явищ у природі. Її наукові принципи співзвучні з сучасними положеннями кібернетики та системного аналізу, а на її теоретичних розробках ґрунтуються рекомендації щодо раціонального користування та охорони довкілля.

Біогеоценологія як особливий науковий напрямок почала формуватись приблизно 50 років тому, хоча уявлення про взаємозв'язок живої та неживої природи склалося набагато раніше; у загальних рисах це уявлення входить до фундаментальних доктрин матеріалістичної діалектики. Стосовно живої природи ця думка була чітко сформульована В.В. Докучаєвим (1898), який був незадоволений тим, що в той час вивчалися "головним чином окремі тіла — мінерали, гірські породи, рослини, тварини,... але не співвідношення їх та взаємодія, не той генетичний одвічний і завжди закономірний зв'язок, котрий існує між тілами та явищами, між живою й неживою природою, між рослинними, тваринними та мінеральними царствами.". Він радив завжди мати на увазі всю єдину, цілісну та неподільну природу, а не відірвані її частини. Він передбачив народження нової, найцікавішої за його словами дисципліни. Цією наукою ми вважаємо біогеоценологію. Г. Морозов, учень В.В. Докучаєва, у своєму вченні про ліс (1925), розглядав його як складний комплекс живих організмів та фізичного середовища їхнього існування, як географічний індивідуум, або біоценоз.

Важливу роль у становленні біогеоценології відіграли також праці другого відомого геоботаніка Р.І. Аболіна (1914), присвячені, зокрема, болотним екосистемам. Комплексні погляди на природу та її дослідження розвивали такі відомий вчені, як лісознавець Висоцький (1915, 1930), геоботанік — лукознавець Л. Раменський (1938). Найбільш повне відбиття та наукову завершеність ідеї В.В. Докучаєва про цілісну і неподільну природу одержали в працях російського вченого В.М. Сукачова (1915, 1940, 1975, та ін.). Він сформулював основні положення вчен-

ня про біогеоценози, теоретичні та практичні завдання, програму, напрямок і організаційні принципи біогеоценологічних досліджень. Біогеоценоз є елементарною, найдрібнішою однорідною частиною біосфери, межі якого прийнято визначати переважно межами фітоценозу.

За В.М. Сукачовим (1964), біогеоценоз — це сукупність у певному просторі земної поверхні однорідних природних явищ (атмосфери, гірської природи, рослинності, тваринного світу та світу мікроорганізмів, ґрунту і гідрологічних умов), що має свою особливу специфіку взаємодії компонентів, котрі її складають, та певний тип обміну речовиною і енергією з іншими явищами природи і являє собою внутрішньо-суперечливу єдність, яка перебуває в постійному русі, розвитку.

З наведеного визначення випливає, що:

1. Біогеоценоз пов'язаний з певною ділянкою земної поверхні, а відтак є категорією, на відміну від поняття "екосистема", яка не має певних меж розповсюдження (Тенцслі, 1935, Уат, Уйткер, 1981, та ін.);
2. Складовими частинами біогеоценозу є елементарні тіла — живі (рослини, тварини, мікроорганізми) та косні (атмосфера, гірська порода, ґрунт, вода) — вони зветься компонентами біогеоценозу. (Слід пам'ятати, що за Вернадським, ґрунт і вода належать до біокосних компонентів природи);
3. Взаємозв'язок компонентів біогеоценозів ґрунтується на обміні речовин та енергії, як між ними так і з оточуючим зовнішнім середовищем;
4. Біогеоценоз — внутрішньо суперечлива та динамічна біокосна єдність. (рис. 7).

До складу біогеоценозу не входять рельєф, клімат, земне тяжіння, час, оскільки вони не є матеріальними тілами і не беруть участі в біогеоценологічному метаболізмі. Однак вони справляють на біогеоценози різнобічний великий вплив, як прямий, так і опосередкований.

Всі зазначені явища є факторами біогеоценозів, а не компонентами. До факторів біогеоценозів В.М. Сукачов також відносить діяльність людини, яка пов'язана з використанням їхніх компонентів: рослин, тварин, повітря, води тощо.

Біогеоценоз складається зі структурно і функціонально дуже різномірних компонентів живої і косної природи, але він не є механічною сумішшю їх або сумою його складових. Натомість біогеоценоз є дуже складною інтегрованою біокосною системою, що діє і розвивається згідно з особливими закономірностями, які відрізняються від законів, котрі керують поведінкою окремих компонентів. Кожний компонент входить до складу біогеоценозу як його частина, що підпорядкована біогеоценозу як цілісності; скоригована ним у своїх властивостях та функціях із загальною структурно функціональною організацією системи і тому відбиває в кожному конкретному біогеоценозі не тільки свою субстанційну специфіку, але й загальні особливості останнього. Наприклад, атмосферне повітря ялинового біогеоценозу перетворене інакше, ніж у сусідньому березняку або сосновому бору. Біогеоценози в природі дуже різноманітні й різноманітність ця важко обозрима. Відріз-

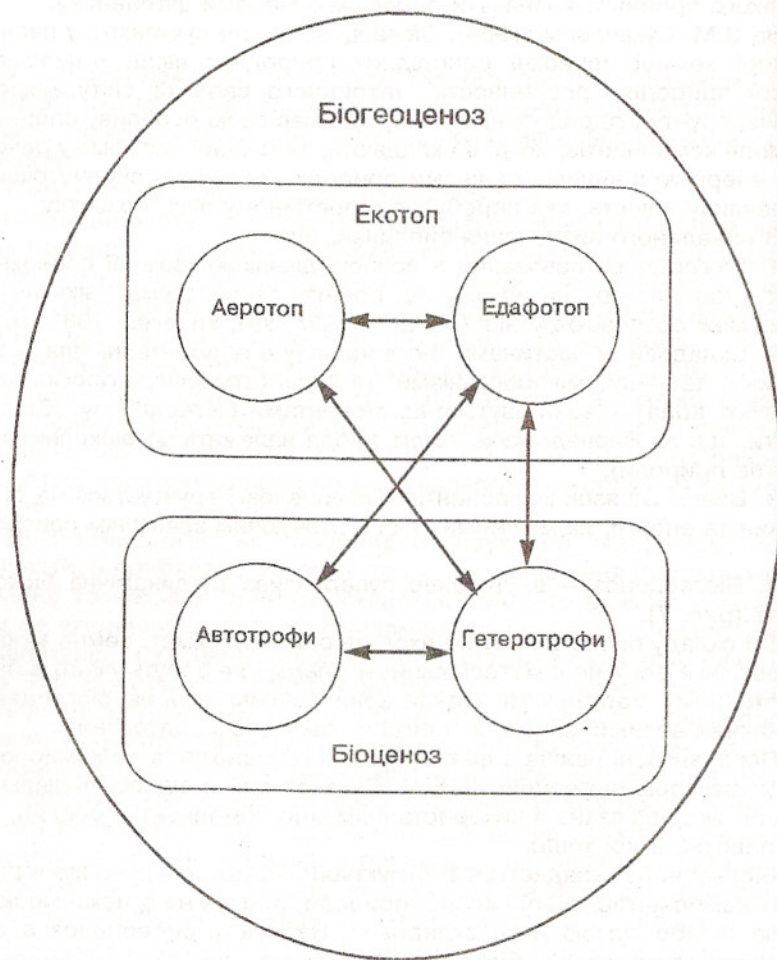


Рис. 7. Структура біогеоценозу

няють багато конкретних біогеоценозів: лісові, болотяні, тундрові, степові, пустельні, прісноводні, морські тощо.

Рослинність у всій системі компонентів біогеоценозів, їхніх зв'язках і діяльності займає вузлове, центральне положення, і зміни в її складі, будові і властивостях тягнуть за собою більш-менш адекватні зміни властивостей та стану компонентів біогеоценозу.

Межі біогеоценозів можуть бути різкими (при порушенні зайнятих ними територій внаслідок господарської діяльності людини), майже лінійними і розмитими, смугастими з поступовим переходом (на незмінених чи малозмінених місцевостях).

Поняття "біогеоценоз" відноситься не тільки до природних екосистем, але й до штучно створених людиною господарських угідь, таких як рілля, сіяні луки, лісові насадження, парки, водойми тощо. Ці біогеоценози мають ряд істотних особливостей у компонентній структурі та матеріально енергетичному метаболізмі, зумовлених специфікою культивованих рослин та проведенням різних культуртехнічних заходів, спрямованих на створення сприятливих умов для вирощування рослин (внесення добрив, поливи, снігозатримання, вапнування, оранка та розпушування ґрунтів, прополювання та проріджування рослин, застосування пестицидів), а також для рекультивациі зруйнованих ґрунтів та ландшафтів, відновлення рослинності на рекультивованих землях (фітомеліорація). За визначенням А.П. Травлеєва (1988), для відновлення господарського потенціалу порушених ґрунтів за умов техногенного ландшафту необхідно формувати стійкий, продуктивний біогеоценозотичний покрив. Науково-технічною основою рекультивациі техногенних ландшафтів є синтетична комплексна наука — біогеоценологія, котра включає знання таких галузей науки, як ботаніка, біогеографія, кліматологія, ґрунтознавство, фітоценологія, зоологія, ландшафтознавство.

Нині біогеоценологія посіла чільне місце серед екологічних і біологічних наук. Вона одержала широке визнання науковців і відіграє важливу роль у поглибленому вивченні природи.

Пристаючи до вивчення основ біогеоценології, слід мати на увазі ще три дуже важливих положення.

1. Біогеоценологія тісно пов'язана з ученням В.І. Вернадського про біосферу та роль живої речовини в біогеохімічній еволюції біосфери. З цього вчення вона запозичує багато принципів положень. (Вернадський, Біосфера. — М., 1965; Химическое строение биосферы Земли и ее окружения. — М., 1991; та ін.).

2. В науковій літературі, особливо зарубіжній, замість поняття "біогеоценоз" вживається поняття "екосистема" (Тенцслі, 1935; Одум, 1986, Уіттекер, 1980 та ін.). Зокрема, Тенцслі розглядає екосистему як одну з фізичних систем, в котру входить комплекс організмів, або увесь комплекс фізичних факторів, що складають середовище біому, причому організми і фактори неорганічного середовища є рівноправними та нерозривно пов'язаними частинами екосистеми. За визначенням К. Віллі та Детьє (М. 1974), екосистема — це природна одиниця, котра

складається з ряду живих і не живих елементів, і внаслідок взаємодії цих елементів створюється стабільна система, між живими та неживими компонентами якої постійно відбувається кругообіг речовин”.

Таким чином, екосистемою можна назвати лише таку природну єдність, котра складається з чотирьох основних компонентів: неживої частини (абіотичні речовини), продуцентів (P), консументів (K) та редуцентів (R). Це стосується екосистем усіх рангів, незалежно від їхніх розмірів, у тому числі й біогеоценозу та біосфери.

Отже, біогеоценологією має називається наука про біогеоценози та інші екосистеми Землі; про їхню будову, функціонування (трансформацію в них речовин та енергії), просторове розташування, а також біогеоценологічний покрив планети, як основну функціональну одиницю біосфери. Вона вивчає біогеоценоз як неподільні структурно функціональні єдності біоценозу та біотопу. Головною ланкою тут є рослинність, або рослинний (біогеоценологічний) покрив планети Земля.

За загальною ідеєю та духом поняття “екосистема” дуже близьке (майже однакове) до поняття “біогеоценоз”. Різниця між ними полягає в тому, що екосистема не має певних меж або об’єму, вона може охоплювати простір будь-якої протяжності та об’єму — від краплі ставкової води до Світового океану. Термін “екосистема” не є хірологічним поняттям, він має універсальне значення. Наприклад, екосистемою планети Земля є біосфера і лісове угруповання є лісовим біогеоценозом. Отже, виходить, що біогеоценоз — це конкретна елементарна одиниця загальної екосистеми планети — біосфери. За виразом німецького ботаніка Е. Троля (1937), терміни “біогеоценологія” та “ландшафтна екологія” є синонімами. Насправді ж біогеоценози — це в першу чергу екологічні одиниці ландшафтів. Цю відмінність можна визначити так: біогеоценоз — це екосистема в межах фітоценозу, а поняття “екосистема” збігається з поняттям “біогеоценоз” на рівні рослинного угруповання і не збігається на нижчому та вищому рівнях.

3. У зарубіжній літературі паралельно з терміном “екосистема” користуються й іншими термінами. Біосистема — як одиниця живого світу в місці її існування (Thineman, 1939); біохора — як система, складена з живого населення і оточуючого середовища (Friderich, 1948); сайт — за аналогією до лісових екосистем (Rowe, 1969); екоптощо.

3 географічних термінів ближче всього за об’ємом до біогеоценозу стоїть фація, під якою розуміється найпростіший природний територіальний комплекс з однаковим складом поверхневих гірських порід і характером природних умов.

В.Б. Сочова (відомий біогеограф) та інші вважають поняття “фація” та “біогеоценоз” синонімами, що розгядються з різних точок зору: фація — з географічної, а біогеоценоз — з енергетичної. Фактично ж у багатьох випадках фація і біогеоценоз територіально не співпадають: біогеоценоз дрібніший, однорідніший, ніж фація.

На відміну від біогеоценозів фації можуть бути нежиттєвими, їх можна виділяти та досліджувати не тільки на Землі але й на Місяці. Біогеоценози нерозривно пов’язані з роботою живої речовини, з тери-

торіями, що зайняті угрупованнями організмів рослин, тварин, мікроорганізмів.

Географи у свій час закидали В.М. Сукачова, що він змістом терміну “біогеоценоз” відняв у них визначення терміна “ландшафт”, але коли звернути увагу на виділення В.М. Сукачовим, з одного боку, біогеоценозу, а з другого факторів, то це дорікання не витримує критики.

Біогеоценологічний покрив

Історичний аспект

Думка про виділення на поверхні Землі певних шарів, насичених живими організмами, з’явилася на початку ХХ ст. Вперше про це написав Ф. Аболін (1914), котрий назвав такий шар епігенемою. Однак розвиток і глибоке наукове обґрунтування ця ідея одержала в працях В.І. Вернадського, присвячених біосфері (1967). Він вказував, що атмосфера не є самостійною областю життя. Населеним є нижній тонкий шар атмосфери (завтовшки десятки метрів), однак лише разом з прилеглими до нього шарами гідросфери і літосфери вона утворює згущення або плівку життя. Життя покриває Землю суцільною плівкою. Його прояви відзначаються на льодовиках і снігах, у пустелях і на вершинах гір. Плівкою життя повністю укритий Світовий океан. На думку В.І. Вернадського (1967), навряд чи можна говорити про безжиттєвість на поверхні суші, можна говорити тільки про тимчасову безжиттєвість, про розрідженість життя, котре в тій чи іншій формі проявляється всюди. В океані В.І. Вернадський виділяє “чотири статичних згущення життя: дві плівки планктонну і донну та два згущення — прибережне (морське) і Саргасове море.

Крім того, виділяються згущення рифове, апвелінгове (на ділянках підйому вод, збагачених фосфором і азотом) і агсисальні рифтові (на ділянках виходу на океанічне дно глибинного сірководню) (Лапо, 1979).

Плівками і згущеннями життя зайнято, як вважав В.І. Вернадський, не більше 2% об’єму океану, а на решті його життя розсіяне.

Плівка життя на суші менша, ніж в океані. Вона досягає декількох десятків метрів у лісах і зменшується до декількох метрів у трав’янистих типах рослинності. Особливим видом є плівка життя в прісноводних водоймах, на суші, в котрих у зв’язку з невеликою глибиною їх, вона не диференційована, а представлена одним прісноводним згущенням. Всі згущення і плівки життя тісно пов’язані між собою. У складі земної плівки життя перебуває також людина, однак питання про те, чи є людина компонентом біогеоценозу, є дискусійним.

Людина є компонентом вищої форми руху матерії і, в усіх випадках відносно біотичних систем усіх рівнів організації живого вона може розглядатися як зовнішній збуджуючий вплив (фактор біогеоценозу). На думку М.А. Голубця (1988), людину можна вважати компонентом біогеоценологічного покриву лише в одному випадку, коли вона розглядається як біотичний вид “*Homo sapiens*”. “Як соціальний утвір він не

підлягає біотичним законам розвитку і є компонентом суспільних структурно-функціональних систем" (Дубинин, 1977, 1981; Голубець, 1980). Є.М. Лавренко (1949) називає цю плівку життя фітогеосферою (фітостромою). Верхню межу фітосфери він проводить дещо вище верхнього пологю рослинного покриву (Лавренко, 1962). Фітогеосфера розчленовується на біогеоценози. Поняття "біогеоценотичний покрив" Землі введено в літературу засновником біогеоценології В.М. Сукачовим (1964). Воно є синонімом плівки життя за В.І. Вернадським і фітосфери за Є.М. Лавренком та дорівнює їм.

Під біогеоценотичним покривом Землі В.М. Сукачов розумів сукупність усіх біогеоценозів на земній поверхні. Біогеоценози є всюди, де існують рослинні та тваринні організми, незалежно від того, покриті та поверхня водою чи ні.

Верхня і нижня межа біогеоценотичного покриву визначається верхньою і нижньою межею рослинного покриву, верхнім шаром гірської породи, що знаходиться під значним впливом рослинності. До біогеоценотичного покриву включаються природні і штучні (створені людиною) біогеоценози.

У зв'язку з тим, що В.М. Сукачов розробляв основні поняття лісової біогеоценології та визначення біогеоценотичного покриву базував головним чином на ознаках корінних і похідних лісових та лучних біогеоценозів, а В.І. Вернадський, не включаючи людину до числа компонентів біогеоценозів, а вважав лише, що людина є потужним фактором впливу на їхню структурно-функціональну організацію і здатна створювати нові лісові та лучні культурбіогеоценози. М.В. Диліс (1964, 1978), розвиваючи вчення про біогеоценотичний покрив, назвав його біогеосферою, котра є однією з оболонок Землі, її поверхневим шаром, в якому зосереджено життя рослин, тварин і людини. Ця оболонка розміщується на стику газової, літогенної і водної оболонок Землі, займає придонну частину повітряного океану, поверхневий шар кори вивітрювання і акваторій планети. Товщина шару біогеосфери коливається від кількох метрів на скелях, у тундрі, степах, пустелях до десятків і сотень метрів у районах поширення лісових насаджень, особливо високих.

Для практичного розчленування біогеосфери на біогеоценози рекомендується брати до уваги не всю товщу, а зовні найбільш чітко окреслену її частину — рослинний покрив і ґрунт.

Т.О. Работнов (1976), виходячи з того, що для визначення меж біогеоценозу використовуються межі фітоценозу, вважає, що вертикальні його межі можна встановлювати таким же чином, тобто за максимальною висотою фототрофів і максимальною глибиною проникнення їхніх коренів.

Синонімом біогеосфери є вітасфера (Тюрюканов, Александрова, 1969). Велику увагу визначенню структури параметрів і деяких функцій насиченого життям поверхневого шару Землі приділяли також географи. Вони запропонували для його позначення терміни: "фізико-гео-

графічна оболонка" (Григорьев, 1956), "ландшафтна геосфера" (Мільков, 1967), "біогеосфера" (Забелін, 1963, Диліс, 1978) та ін.

Однак у цих випадках потужність таких оболонок значно перевищує потужність біогеоценотичного покриву у визначенні В.М. Сукачова, і за структурно-функціональною організацією вони значно відрізняються від нього. Біогеоценотичний покрив є особливим утвором на планеті. Як шар, в якому зосереджено життя рослин, тварин, мікроорганізмів і людини, або (за В.І. Вернадським) жива речовина планети, він являє собою структурний утвір всередині біосфери, її енергетичний блок, у якому здійснюються всі основні процеси перетворення сонячної енергії, синтезу органічної речовини її накопичення, переміщення по трофічних ланцюгах і ресинтезу, еволюції життєвих форм, а також виникнення і розвитку людини як біотичного виду (Голубець, 1982). Саме цей шар протягом усієї історії людства був основним об'єктом господарського використання і перетворення, від його стану в майбутньому багато в чому залежатиме склад і динамічні тенденції біосфери, її біотична продуктивність, рівень забезпечення продовольством населення земної кулі та умови існування людства на Землі. Основним функціональним показником вважається наявність більш-менш тісного взаємозв'язку між структурними компонентами, що забезпечує матеріально-енергетичну трансформацію (кругообіг речовин, трансформацію сонячної енергії).

За Дилісом біогеоценозами є також міські парки, але їх немає на територіях, зайнятих будівлями, шляхами тощо). Однак це визначення не точне. В містах є багато рослин за межами парків (у тому числі зелені насадження на території житлових масивів), декоративні рослини, на горищах будинків поселяються голуби, горобці, кажани, у підвалах — гризуни, крім того, поруч з людиною живуть собаки, коти, деякі інші тварини; дахи та стіни будинків вкриті нижчими рослинами тощо. Отже, кожне місто насичене життям, у ньому складаються своєрідні умови для існування живих істот, специфічні взаємовідносини між усіма компонентами, свій характер біотичного кругообігу (Детрі, 1973; Одум, 1975, Андрієвський, 1975, Голубець, 1978; Ількун, 1978; та ін.) Це специфічна структурно-функціональна організація, керована людиною.

Одум (1975) вважає міста паразитами біосфери. В них людина повинна замислитись над урегулюванням конфліктів, спричинених її двоюкою роллю — розподілвача і частини екосистеми (або компонента). Для позначення антропогенних утворень типу населених пунктів, промислових комплексів тощо, вживають терміни урбанізовані (або культур) біогеоценози та техногенні ландшафти. В цілому міська екосистема називається урбоекосистемою, а наука, що її вивчає, — урбоекотологією. Між містами і прилеглими до них наземними і водними природними біогеоценозами існують тісні функціональні взаємозв'язки (Голубець, 1978). Кожне залишене людиною місто підпадає під руйнівні сили природи, а на його місці під впливом природних факторів може відновитися зональний тип біогеоценозів та зональних ландшафтів. Отже, урбанізовані екосистеми, безсумнівно, покриті однією і тією ж планетарною плівкою життя та є компонентами біогеоценотичного покрит-

ву. Таким чином, характерними рисами останнього, як і всієї біосфери, є його виняткове різноманіття (в його складці виділяється велика кількість біогеоценозів, які різняться видовим складом, структурою, радіальною потужністю, походженням та роллю у загальному енергетичному балансі біосфери) і абсолютна асиметрія. Біогеоценотичний покрив — утвір такий же древній, як біосфера, він дуже динамічний у часі та просторі, і вивчення його має базуватись також на історичному, еволюційному підході. Адаже відомо, наприклад, що великі площі, які нині вкриті вічними снігами або низькопродуктивними тундрами, в третинному періоді характеризувались пишним арктотретичним рослинним покривом (Криштофович, 1957).

Прилегли до біогеоценотичного покриву зверху шари атмосфери, а знизу — шари кори вивітрювання та морських глибин є, з одного боку, компонентами більших, ніж біогеоценоз, екосистем (наприклад, лісових, степових, тундрових, материкових або морських), вони охоплені їхньою структурною організацією та матеріально-енергетичним обміном, а з другого боку, в межах біосфери, вони поряд з біогеоценотичним покривом, як шаром концентрації життя, можуть вважатися шарами, (субсферами) розсіювання (розпилення) життя, тобто радіальними компонентами цієї глобальної екосистеми. Біогеоценотичний покрив слід розглядати як важливий об'єкт екологічних, зокрема біогеоценологічних, досліджень.

Структурно-функціональна організація біогеоценозів

Структурно-функціональна організація біогеоценотичних систем та її аналіз

Як будь-яка функціонуюча фізична система, біогеоценоз має певний ступінь організованості або впорядкованості у зв'язках і роботі матеріальних компонентів.

Біогеоценоз — це справжня природна лабораторія, де одночасно відбуваються тисячі різних процесів і реакцій, з яких найбільш загальне і суттєве значення для біосфери мають процеси обміну речовиною та енергією як між компонентами біогеоценозу, так і між біогеоценозом та його найближчим оточенням. В.М. Сукачов називав цей процес "основним біогеоценотичним процесом" і вважав його вивчення першорядним завданням біогеоценології.

Розшифровка та оцінка цього процесу має давати вичерпну характеристику потоків речовини та енергії.

Організованість біогеоценозу проявляється у вигляді певного порядку в розміщенні та групуванні взаємопов'язаних між собою своєю діяльністю мас живих і косних тіл, котрий надає можливість усій системі біогеоценозу здійснювати генеральну функцію — матеріально-енергетичний обмін між складовими біогеоценозу та між біогеоценозом і оточуючим середовищем.

Звичайно виділяють три напрямки в організації біогеоценотичних систем: структурно-фізичний, котрий характеризує просторове групування та розміщення мас живих і косних тіл; функціональний, що відбиває їхні взаємозв'язки і діяльність; часовий, який фіксує динаміку їхньої будови і діяльності.

Всі ці напрямки органічно пов'язані між собою і в біогеоценотичних системах проявляються як різні сторони одного явища. За В.М. Сукачовим (1964), біогеоценози на поверхні Землі існують там, де є рослини і тваринні організми, котрі в сукупності з абіотичними факторами складають її біогеоценотичний покрив.

Поняття "біогеоценоз" сформувалося на базі поняття "тип лісу", а наукові основи лісової біогеоценології, такі ж як лісової геоботаніки. Формуючи поняття "біогеоценоз" на базі поняття "тип лісу", В.М. Сукачов, безсумнівно, перебував під враженням меж окремих ділянок лісу і тому визначив біогеоценоз, як хорологічну одиницю, межі поширення якої, як правило, визначаються межами фітоценозу.

Взаємодії рослин, тварин та живих організмів здійснюються в основному через харчові ланцюги. Одні пов'язані з поїданням живих рослин травоядними тваринами, другі — з вживанням різними детритними формами, більш-менш розкладених речовин рослинного походження. Звичайно виділяють такі групи організмів:

1. Продуценти — зелені нижчі та вищі автотрофні рослини і хемотрофні незелені бактерії, здатні синтезувати органічну речовину внаслідок реакції окислення;

2. Первинні консументи — організм, що живляться автотрофними продуцентами. До цієї групи відносяться переважно травоядні тварини та паразитуючі на зелених рослинах безхлорофільні рослини (наприклад, повитиця, вовчок тощо);

3. Вторинні консументи — м'ясоїдні тварини, що харчуються травоядними (первинні хижаки).

4. Третинні консументи — м'ясоїдні організми, які харчуються вторинними консументами (вторинні і третинні хижаки).

5. Деструктори, або редуценти, що розкладають органічні речовини та перетворюють їх у мінеральні сполуки (кінцева ланка трофічного ланцюга). До них відносяться різні мікроорганізми — головним чином бактерії, дощові та сапрофітні гриби тощо, а також форми, що руйнують трупи й екскременти (Даждо, 1975). Поїдаючи рослини цілком або частково (окремі їхні органи), впливаючи на ґрунт або видозмінюючи ландшафт, тварини великою мірою впливають на рослинний покрив тундр, лісів, степів, пустель. Так, великі лісові тварини (олени, косулі, кабани, ведмеді, бобр) та дрібні (зайці, білки, бурундуки, мишовидні гризуни), а також птахи (рябчики, фазани, тетеруки тощо), поїдаючи певні трав'яні та деревні рослини і залишаючи інші, створюють мозаїчність рослинного та ґрунтового покриву. Наприклад, на Кольському півострові восени один лось за добу об'їдає 120–200, а взимку 60–100 молодих пагонів сосни (Воронов, 1973). У хвойних лісах величезної шкоди сосні завдають пильщики та інші комахи, які живляться хвою. У листяних лісах золотозубка, непарний, кільчастий та сибірський шовкопряди, різні листовійки, п'ядениці поїдаючи листя, послаблюють дерева, знижують їхню життєздатність. Масове розповсюдження цих шкідників може інколи спричинити загибель корінних хвойних та широколистяних лісів і заміну їх на дрібнолисті ліси з берези та осики, заростей чагарників або метериковими луками. Мишовидні гризуни та інші тварини, поїдаючи насіння і плоди деревних порід, впливають на процес відновлення лісу. Є тварини, які відіграють важливу позитивну роль у житті рослин, оскільки вони сприяють запиленню рослин (особливо комахи) та розповсюдженню насіння і плодів, удобрюють ґрунт екскрементами, залишками їжі, своїми трупами тощо.

Разом з тим біогеоценози, у свою чергу, великою мірою впливають на життя і чисельність тварин. Як правило, за сприятливих ґрунтово-кліматичних умов розвиваються складні, багатоярусні та високопродуктивні біогеоценози, в яких поселяються переважно тварини. Особливо багато тварин є в змішаних лісах.

М.Г. Висоцький (1975) показав, що під впливом випасу тварин ґрунт ущільнюється та висушується, внаслідок чого природний, найбільш врожайний покрив (ковилловий, типчакково-ковилловий, типчакково-ромашковий та полиново-типчакковий) змінюється спочатку полинниками, потім рогачем піщаним, спорішем лежачим, ехітопсилюном очітко-

подібним та іншими бур'яновими рослинами, характерними для вибитих худобою місцях (процес пасторальної дегресії).

Потоки енергії та продуктивність екосистем усіх рівнів

В процесі еволюції постійно вдосконалювалась адаптація організмів до умов існування, при цьому відбувалося не тільки адаптація живих організмів до абіотичних факторів, але й до інших організмів, з якими вони разом існують.

Для вивчення економічної оцінки екосистем різних рівнів важливе значення мають дані про потік енергії та їхню продуктивність. Така оцінка дасть можливість скласти прогноз щодо здатності Ця проблема пов'язана з ростом населення земної кулі та здатністю біосфери продукувати необхідну кількість біомаси для задоволення все зростаючих потреб людства в продовольстві тощо.

Біомасою називається загальна маса особин даного виду, групи видів або угруповання в цілому (рослини, тварини, мікроорганізми) на одиницю поверхні або об'єму місцеіснування. Найчастіше її вимірюють у масі сирої або сухої речовини (г/м², кг/га, г/м³ тощо). Продуктивність екосистеми — це швидкість продукування біомаси за одиницю часу на даній площі.

Первинною продуктивністю (P₁) називають швидкість, з якою продуценти (зелені рослини) в процесі фотосинтезу зв'язують енергію Сонця та запасують її у формі органічної речовини, котра використовується рослиноїдними тваринами (консументами) як їжа.

Первинна валова продуктивність (P_v) — це сумарна продукція фотосинтезу (сумарна асиміляція), котра включає й речовину, яка витрачається на дихання, за період спостереження.

Чиста первинна продуктивність (P_ч), або видимий фотосинтез, — це швидкість накопичення створюваної органічної речовини, крім витрат на дихання. Це органічна речовина, яку можна зважити при збиранні врожаю.

Вторинна продуктивність (P₂) — це біомаса, що продукується консументами, або розкладаючими організмами, тобто біоредуцентами — споживачами мертвої органічної речовини.

Потік енергії, що проходить крізь трофічний рівень, являє собою сумарну акумуляцію на цьому рівні (або суму продукованої біомаси, яка продукована) та речовин, витрачених у процесі продукування на дихання.

Таким чином, P_ч = P_v - D₁, (де D₁ — втрати на дихання). Потік енергії, що проходить крізь три рівні простого ланцюга харчування поданий на рис. 8.

Значення P_ч (фактично продукована біомаса за період дослідження) легко визначається за кількістю CO₂ (D₁). Отже, сумарну асиміляцію продуцентів, або їхню валову продукцію, можна представити в такому вигляді:

P_v = P_ч + D₁ — потік енергії, що проходить крізь рівень продукування. Частина створеної органічної речовини служить кормом (K) для

травоїдних, а решта лишається невикористаною (Н); у кінцевому підсумку вона відмирає і стає їжею біоредукентів. З усього К, спожитого травоїдними, деяка кількість асимілюється (A_2), а частина викидається у формі виділень та екскрементів (Е). З асимільованого корму A_2 лише частина використовується для утворення біомаси травоїдних тварин. Для її утворення також витрачається енергія, що виділяється при диханні, і частина асимільованого корму. Отже, вторинна продукція (на рівні травоїдних): $P_2 = A_2 - D_2$.

Потік енергії, що проходить крізь цей (перший) рівень споживання, позначають таким чином: $A_2 = P_2 + D_2$.

У хижаків частина спожитої та асимільованої речовини використовується на створення біомаси даного рівня, а частина витрачається на дихання. Потік енергії, що проходить крізь трофічний рівень хижаків визначається за формулою: $A_3 = P_3 + D_3$.

Продукцію, або потік енергії, можна відобразити в масі сухої речовини (Г), створеної або асимільованої за одиницю часу. Але однакові масові кількості різних біологічних речовин неоднакові за своїми енергетичними показниками, тому для вимірювання потоку енергії, яка проходить крізь екосистему у формі асимільованих органічних речовин (кількість останніх відбивають в однакових одиницях — калоріях або джоулях). Звичайно, приймають такі співвідношення для переведення масових одиниць (1г) в енергетичні: вуглеводні — 4 ккал., протеїди — 4, ліпіди — 9, стовбурна деревина 4,5, живе листя — 4,7, лісова підстилка — 4,5 ккал. Джоуль — це кількість теплоти, що потрібна для нагрівання 1 л води на 1° стоградусної шкали (1ккал = 4,1868 Дж); кілокалорія (ккал) = 1 000 кал або 1486,8 Дж.

Живі істоти дуже неефективно трансформують енергію. Наприклад, консументи першого рівня асимілюють біля 10% вживаної ними біомаси продуцентів і так приблизно на подальших рівнях. Показники первинної продуктивності біосфери такі: 53 млрд. т органічної маси утворюється на материках, а 30 млрд. т — у морях та океанах. На материках більшу частину продукції дають ліси, в океанах найбільш продуктивні зони під'йому глибинних вод (так звані апвелінги) та материкові відмілі холодних морів.

Нині на земній кулі живе 6,0 млрд. чоловік. Для підтримки біомаси однієї людини в середньому потрібно 1,1 млн. ккал на рік. Для 6 млрд. чол. необхідно біля $6,6 \times 10^{15}$ Ккал біомаси. У біосфері щороку утворюється $6,7 \times 10^{15}$ Ккал біомаси. Однак біля 40% біомаси складає деревина, котра в основному використовується на будівництво та опалення. Крім того, біля 1/4 частини енергії втрачається при збиранні, транспортуванні та переробці. Тому людство вже зараз відчуває значну нестачу у продуктах харчування. Зараз тільки 20–25% населення земної кулі харчується більш-менш добре, а від 75–80% — харчується недостатньо, причому їхній раціон не збалансований по білках та незамінних амінокислотах, вітамінах, жирах, а 20% періодично голодує.

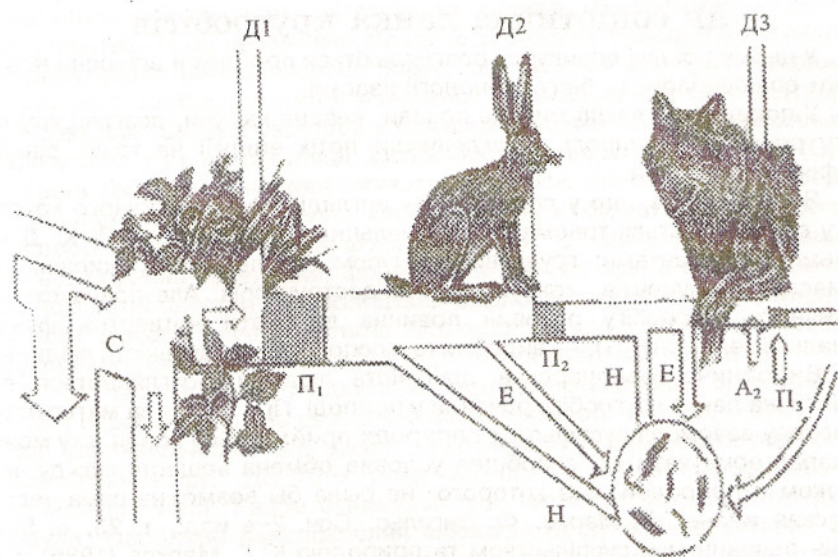


Рис. 8.

Потік енергії, що проходить крізь три рівні простого ланцюга харчування

Біотичний та геологічний кругообіги у біосфері. Діяльність людини як соціотична ланка кругообігів

У цьому розділі спецкурсу розглядаються проблеми відносно нової науки соціоекології та біогеоценології взагалі.

У попередній лекції ми вже почали, власне кажучи, розгляд кругообігу речовин у природі, розглянувши потік енергії на трьох рівнях трофічного ланцюга.

З того слідує, що у спрощеному вигляді схема біотичного кругообігу обумовлюється трьома функціональними елементами: П, К, Д та п'ятьма інгредієнтами: ґрунтовим гумусом, вуглекиснем, киснем та біомасою продуцентів, консументів та деструкторів. Але повна схема біотичного кругообігу речовин повинна включати четвертий функціональний елемент (G), — виробничо-господарську діяльність людини.

Виробничо-господарська діяльність людини розглядається як соціотична ланка кругообігу речовин у природі. При цьому за матеріальну основу взаємодії суспільства і природи приймається праця, яку можна характеризувати як "всеобщее условие обмена веществ между человеком и природой" без которого "не была бы возможна сама человеческая жизнь" (К. Маркс, Ф. Энгельс, Соч. 2-е изд., т. 23, с. 51). Обмін речовин між суспільством та природою Ю.Г. Марков (1986) називає "соціальним метаболізмом".

Включаючись у кругообіг речовин, суспільство приводить в рух абіотичні компоненти природи, ускладнює систему абіотичних кругообігів. Поряд із рухом вуглецю, азоту, фосфору, калію та інших т. зв. біогенних елементів, починається міграція заліза, цинку, свинцю, ртуті, кадмію, хлору та багатьох інших абіогенних елементів. У процесі соціального метаболізму спостерігається його низька економічна ефективність, що проявляється в марнотратстві по відношенню до природних ресурсів (у одержанні та витратах енергії, витратах палива, води, кисню, корисних копалин і т. ін.).

Специфічні особливості соц. метаболізму проявляються також у властивостях одержуваних відходів виробничо-трудова діяльності:

1) навіть незначні об'єми відходів okazуються причинами обширних забруднень. Напр.: 1 м³ CO₂ здатний забруднити 10 тис. м³ повітря; 1 м³ сірчаного газу (одержується під час спалення вугілля та нафти на ТЕЦ — 200–500 тис. м³ повітря; м³ нафти забруднює 10 тис. м³ морської води).

Для розбавлення 1 м³ промстоків витрачається всередньому 20–30 м³ чистої річкової води

2). Багато які відходи виробництва тривалий час не розкладаються у природному середовищі, а накопичуються в ньому. Механізми самоочищення природи від таких відходів, як целофанова та пластмасова тара, бите скло тощо, виявляється малоефективним.

Все виразніше проявляються ознаки отруєння "соціального організму", тобто людського суспільства, результатами його діяльності.

Взаємовідносини природи і суспільства складаються незалежно від волі та свідомості окремих людей. Вони визначаються рівнем розвитку продуктивних сил та характером виробничих відносин, структурою соціально-економічних зв'язків та рівнем екологічної свідомості суспільства. Тому незалежно від нашого бажання доводиться думати як перебувати неповноцінний обмін, що склався між суспільством та природою, щоб гармонічно "вписатися" у загальний процес відтворення довкілля, що відбувається у біосфері завдяки складним механізмам кругообігів та саморегуляції. Особливість четвертого елемента (G) полягає в тому, що він може вживати практично всі ресурси біосфери, в тому числі ґрунтовий гумус, кисень, а також біомасу тварин, рослин, мікроорганізмів. Унаслідок функціонування "G" здійснюється розширене відтворення населення, формується техносфера, а також виникають різноманітні викиди виробництва. Водночас дуже скорочується або зовсім зникає значна частина біоресурсів нашої планети (особливо відзначається зведення лісів та порушення (дегресія) ґрунтів).

За час існування людства на Землі було вирубано 50% усіх лісів, а для окремих регіонів цей показник наближається до 80–90%. Площа, яка вивільнювалась від лісів, в основному використовувалась під сільгоспкультури. До 70-х років ХХ ст. на землі залишилось біля 40 млн. км² лісів. Разом з ними із суші витискується дика (природна) фауна. Особливе занепокоєння викликає нестримне зростання втрат ґрунтових ресурсів унаслідок прискорення ерозійних процесів та виснаження ґрунтів. Якщо нині розорані ґрунти становлять 10% суші, то в ХХІ ст. на них припадатиме біля 30%, і, на превеликий жаль, це відбувається в основному за рахунок зменшення площі лісів (у перспективі вони займатимуть 10–15 млн. км²). Якщо до цього додати очікуване зростання відчуження земель для потреб промисловості, рекреації у зв'язку з урбанізацією тощо, то видається цілком реальною перспектива суцільного зведення природних лісів на Землі.

Як показують дослідження, сільськогосподарське освоєння земель призводить до прискорення швидкості ерозії ґрунтів щонайменше в 10 разів. Необхідність забезпечення населення Землі їжею примушує скрізь заміщувати природні біогеоценози штучними агроценозами.

Найбільш напружене становище склалося у виробництві вторинної (тваринної) продукції. Відомо, що людина повинна вживати щоденно не менше 30 г тваринного білка. В той же час вся продукція тваринництва разом з продукцією, яку одержують від промислів, забезпечує лише 50% потреби сучасного населення в тваринному білку (Чернова, Бильова, 1981). Подальший розвиток тваринництва пов'язаний знову ж таки зі збільшенням площ під кормовими культурами.

В даний час врожай біомаси розподіляється таким чином: майже половина йде на харчування людей, а решта витрачається на корм сільськогосподарських тварин і як сировина для промисловості та витрачається у вигляді відходів виробництва і транспорту. Якщо врахувати, що при переході до різних рівнів харчових ланцюгів витрачається до 90% енергії, накопиченої зеленими рослинами, стає зрозумілим, якою важ-

кою проблемою є забезпечення постійно зростаючого населення Землі тваринними продуктами харчування.

Потреби в кисні для одержання тепла (крім витрат на дихання) нині становлять 14 мрд. т/рік, а на сьогодні вони значно зросли. За цих умов зелені рослини вже не зможуть компенсувати його витрачання. При таких тенденціях зростання витрат кисню вже через 100 років його вміст в атмосфері з 21% може зменшитися до 8% (Черняєва, Былова, 1981), що буде супроводжуватись відповідним збільшенням вмісту CO₂.

Функціонування соціотичної ланки в системі кругообігу речовин спричиняється до підвищення вмісту CO₂ приблизно на 8% від його природного рівня. За розрахунками дослідників, до 2030 р. вміст CO₂ в атмосфері подвоїться, внаслідок чого температура приземного шару повітря підвищиться на 1,5–3 °C (за рахунок так званого парникового ефекту). Причому найбільше підвищення температури очікується в приполярних широтах, а біля полюсів воно становитиме 7–10 °C.

Як відзначалося на конференції в Торонто (Канада, 1979 р.), людство має не більше 15 років для вирішення проблем викидів CO₂. Щоправда, нині вчені вважають, що для оптимізації довкілля людству залишилось 30–40 років. Таким чином, функціонування елемента G в системі кругообігу призводить до різкого порушення балансу біотичного кругообігу та зменшенню всіх типів його інгредієнтів, які підтримують існування самого елемента G. Відбувається нібито поступове відчуження самого елемента G з системи кругообігу.

Головні особливості процесів, що відбуваються у біосфері та спричинені існуванням елемента G, такі:

1. Якщо в системі кругообігів, коли функціонують три елементи (П, К, Д), має місце відновлення умов для існування кожного з них, то в системі з чотирьох елементів (+G) еволюція явно спрямована на те, щоб "виключити" елемент G з системи або різко обмежити середовище його дії.

2. Відбувається своєрідна реакція відторгнення з організму біосфери елемента, який різко відрізняється від інших за своїми функціональними властивостями.

3. Щоб цього не було, виробничу діяльність суспільства слід доповнити ще одним елементом — ПФ (природоформуюча діяльність, або природорегулююча функція, людини).

Основне призначення цього нового елемента — забезпечити відновлення природних ресурсів, які витрачаються в процесі виробничої діяльності людини (природорегулююча функція). Цей п'ятий елемент у системі кругообігів повинен збалансувати "вихід" елемента G з "входами" елементів П, К, Д. Тільки таким чином можуть бути забезпечені умови замкнутості в глобальній екосистемі — біосфері.

Якщо елемент G реалізує функцію природокористування, то елемент ПФ повинен реалізувати функцію природоформування, тобто відновлення природних ресурсів. Цей тип діяльності людства й визначає формування ноосфери В.І. Вернадського.

Відновлення мінеральних ресурсів, котрі практично є невідновлюваними ресурсами біосфери (нафта, вугілля тощо), — завдання майже безнадійне. Тут треба вишукувати нетрадиційні джерела енергії. Крім того, слід мати на увазі, що цілеспрямоване формування природи потребує значних затрат енергії та розширення техносфери, а отже, відповідних затрат ресурсів, які природно не відновлюються. Великомасштабний перерозподіл вологи, рекультивация земель і трансформація ландшафтів, вплив на погоду та мікроклімат — все це не можливе без великих енергозатрат.

На сьогодні наше суспільство ще не готове для того, щоб здійснити принципову реконструкцію своєї енергетичної бази. Разом з тим, суспільство ще не може раціонально розпорядитись додатковими джерелами енергії (про це свідчать, зокрема, катастрофи на Чорнобильській та Челябінській АЕС). Слід відзначити, що *ідея ноосфери В.І. Вернадського має ще подолати консерватизм, егоїзм та інерцію в людській свідомості*. Додаткова енергія потрібна перш за все для нарощування елемента ПФ, щоб природоформуюча діяльність за своєю інтенсивністю вийшла на рівень, що забезпечує розширене відтворення природних ресурсів, який є умовно відновлювальними (біоресурси). Людина має повною мірою зберегти різноманітність рослинного і тваринного світу, а також неповторну красу ландшафтів, у котрих будуть оптимально поєднуватися природні та соціальні фактори. Вплив на кругообіг у відповідних його ланках, що веде, наприклад, до природної зміни ландшафтів у бажаному напрямку, — це один з основних шляхів оптимізації останніх, а не тільки пряма реконструкція їх, як вважалося донедавна, бо кругообіг речовин та енергії в біосфері є своєрідним механізмом збереження і відтворення життя на Землі.

Обмін речовин (зумовлений працею) між суспільством і природою визначає включення соціальної системи в кругообіг у формі соціотичної ланки "Соціотичний організм", що виникає в межах біосфери. Він повинен активно діяти в кругообігу речовин та енергії, щоб існувати самому. Згодом "Соціальний метаболізм" буде посилювати свої стабілізуючі функції в біосфері. Для цього треба буде значно вдосконалити сам процес "Соціального метаболізму", звести до мінімуму розпорошення енергії та природних ресурсів, забезпечити максимальну нешкідливість відходів, що викидаються в довкілля. (Вся площа суші = 149 млн. км², з яких біля 40 млн. км² зайнято льодовиками та пустелями. Очікується, що в XXI ст. сільськогосподарські угіддя займуть до 80 млн. км², а площа для інших економічних і соціальних потреб становитиме близько 20 млн км². Це означає, що близько 100 млн. км², або близько 67% усієї суші буде радикально перетворено людиною.)

Завдання полягає в тому, щоб надати антропогенному перетворенню природи такого спрямування, за якого безперервно зростатиме кількість оточуючого середовища (К). Інакше кажучи, елемент ПФ має здійснити керівну функцію щодо біосфери під час переходу та становлення нового її стану — ноосфери (Вернадський, 1965; 1991 та ін.).

На думку В.І. Вернадського, ноосфера — це не просто сфера розуму, що охоплює планету подібно до атмосфери, а це — закономірний процес (етап) еволюції самої біосфери, тобто сама біосфера, охоплена розумовою діяльністю людини. Економічна небезпека для людини іде від господарської діяльності, а особливо — від військової.

В даний час передбачається три основних напрямки міжнародної діяльності для створення системи екологічної безпеки:

1. Заходи по збереженню та захисту природи від нераціональної діяльності людини, що включають обмеження на забруднення довкілля, використання природних ресурсів, а також створення природоохоронних зон та заповідників, збереження біологічної різноманітності.

2. Радикальні зміни характеру природокористування та господарської діяльності, які є основним джерелом негативних глобальних змін.

Перехід до стійкого соціально-економічного розвитку є центральною ланкою у цьому напрямку.

3. Тепер стало ясно, що техносфера, ця "друга природа", що створена людиною, стала крихкою, тому неможливо недооцінювати небезпеку господарської діяльності людини. З нею пов'язані два види небезпеки — аварії інженерно-технічних систем з негативними трансграничними наслідками та кумулятивний ефект негативних екологічних наслідків.

Тому потрібна міжнародна програма вивчення впливу діяльності людини на глобальні зміни у природі (нагадати про комісію на чолі з Харлі Бругланд та їх доповідь "Наше общее будущее". Рішення міжнародної конвенції в Ріо-де-Жанейро, 1992 р.).

Е.К. Федоров (1980), кажучи про перехід у ноосферу, справедливо відмічає, що людство не володіє зараз достатньо розвинутою наукою про те, як повинен бути збудований цей "новий дім", тобто немає ані "архітектурного проекту", ані "технології будівництва". Зараз постало завдання сформулювати інше довкілля, реалізувати новий стан біосфери, де буде панувати гармонія між соціальними і природними умовами буття. Необхідний перехід від описання до проектування та оптимізації природи.

Відношення між людиною і оточуючим середовищем різко відрізняється від відносин між біологічними системами організмів та середовищем. Зараз назріла необхідність цілеспрямованого формування природних умов існування людини для різних рівнів соціальної спільноти формування ноосфери. Для визначення якості оточуючого середовища застосовують такі позначення:

W_0 — біомаса еталонної екосистеми в середньому, а W — екологічний показник для регіона, що досліджується. Відношення — $W = W/W_0$, не буде перевищувати одиниці. Інше відношення: $h = N/N_0$, де через N і N_0 позначена видова різноманітність, відповідно для еталонної системи та тієї, що досліджується. Це відношення, як правило, також не буде перевищувати одиниці. Тоді критерії якості оточуючого середовища можна визначити добутком $K = hW$. При цьому для еталонних екосис-

тем K очевидно буде дорівнювати одиниці, а в регіоні, де знищено майже все живе, величина K буде близька до нуля.

При вирішенні завдань перспективного формування навколишнього середовища, можна планувати приріст якості навколишнього середовища у вигляді різниці $DK = K^* - K$, де K — поточне, а K^* — перспективне значення якості середовища у регіоні, що нас цікавить. Однак, для цього треба буде визначити вартісні характеристики якості навколишнього середовища у вигляді відношення приросту DK до необхідних для одержання його капітальних затрат.

Стосовно до міського середовища показник W можна трактувати, як біомасу зелених насаджень на одиницю площі, або як долю території міста, покриту насадженнями, тобто озелененість території, що відображається у %.

Нормативні значення W_0 і N_0 можуть бути одержані на основі накопиченого досвіду озеленення з урахуванням географічного положення, кількості пожилців, характеру та рівня промислового розвитку міста. За основу можна також прийняти W_0 і N_0 по аналогії з сусідніми заповідниками, заказниками тощо. Крім того, на підставі вивчення стану здоров'я населення тощо.