# 

# В С Т У П

Милуючись різноманітними куточками природи нашої планети ми, в першу чергу, дивуємося різноманітності рослинного світу. Нас вра- жає чудернацький вигляд рослин окремих видів, широта їх пристосу- вання до тих чи інших, часто екстремальних, умов існування. Впада- ють в очі значні відмінності у зовнішньому вигляді рослин одного ви- ду, що зростають поряд, причаровує різноманітстість форм і кольорів найдрібніших або величезних квітів тощо. В той же час, ми рідко звер- таємо увагу на угруповання рослин. Але саме від їх стійкості залежить як функціонування біосфери, так і життя людини на Землі. Досліджен- ня особливостей пристосування окремих рослин до умов середовища та закономірностей функціонування рослинних угруповань – це науко- ва основа охорони і раціонального використання природи. Саме тому вивчення фітоекології є важливою складовою у підготовці фахівців з напряму “Екологія, охорона навколишнього середовища та збалансо- ване природокористування”. Вирішення глобальних екологічних про- блем неможливе без врахування досягнень фітоекології, а збалансова- не природокористування повинно базуватися на практичному втіленні результатів наукових досліджень в цій галузі.

В навчальному посібнику проаналізовані особливості впливу на рослини та їх угруповання абіотичних, біотичних та антропогенних факторів. Викладено основи геоботаніки та вчення про флору, охарак- теризовано основні типи рослинності у межах фізико-географічних регіонів України. Найбільш розвинутими і функціонально складними вважаються лісові рослинні угруповання. Ліси, з одного боку, спокон- віку інтенсивно експлуатуються людством, з іншого – вимагають ви- вчення, охорони та відтворення. Саме тому в навчальному посібнику лісовим угрупованням приділяється найбільша увага. Автори намага- лись у всіх розділах навчального посібника максимально наводити приклади з використанням лісових угруповань, або розміщувати деякі положення лісознавства та лісівництва у розділах, де висвічувались, скажімо, пристосування рослин до певних екологічних факторів тощо. При написанні навчального посібника широко використовувалися як результати досліджень вітчизняних та зарубіжних вчених, так і влас- ний науковий досвід.

Автори висловлюють надію, що навчальний посібник буде корис- ним не лише при підготовці фахівців-екологів, але й для студентів ін- ших споріднених спеціальностей.

Автори щиро вдячні рецензентам за детальний аналіз рукопису, слушні зауваження та поради.

Видові назви вищих рослин наведені за:

*Доброчаева Д. Н., Котов М. И., Прокудин Ю. Н. и др. Определитель высших растений Украины. – К.: Фитосоциоцентр, 1999. – 548 С.*

Основні поняття та визначення, позначені у тексті цим знач- ком базуються, в основному, на наступних джерелах:

*Екологічна енциклопедія. В 3-х томах. – К.:ТОВ “Центр екологічної освіти та інформації”, 2008;*

*Биология. Большой энциклопедический словарь. – М.: Научное изда- тельство “Большая Российская энциклопедия”, 1999;*

*Українська сільськогосподарська енциклопедія. В 3-х томах. – К.: Го- ловна редакція Української радянської енциклопедії, 1971.*

*.*

# М О Д У Л Ь 1

**А Б І О Т И Ч Н І Ф А К Т О Р И Т А Ї Х В П Л И В Н А Р О С Л И Н И І Ф І Т О Ц Е Н О З И**

**Лекція 1**

**Ф І Т О Е К О Л О Г І Я Я К Н АУ К А.**

**П Р Е Д М Е Т І З АД АЧ І Е К О Л О Г І Ї Р О С Л И Н .**

**З АГ АЛ Ь Н І П Р И Н Ц И П И Т А П О Н Я Т Т Я Ф І Т О Е К О Л О Г І Ї . В И Н И К Н Е Н Н Я Т А Р О З В И Т О К Ф І Т О Е К О Л О Г І Ї**

Після того як Е. Геккель у 1866 р. запропонував термін “екологія” (від грецьких “ойкос” – дім або місце, де проживають, і “логос” – сло- во, вчення), він використовувався в різних аспектах, що включають відношення одного організму до іншого або до навколишнього середо- вища. Тому зараз існують різні визначення екології як науки.

 ***Екологія –*** *наука про взаємозв’язки організмів між со- бою і їх відношення до спільного навколишнього середовища.*

 ***Екологія –*** *наука про взаємодію живих істот між со- бою і з навколишньою неорганічною природою; про зв’язки в*

*надорганізменних системах (популяції, фітоценози, зооценози, біогеоценози), їх структури і функціонування цих систем.*

Останнє формулювання більш повне, точніше, оскільки йде мова

не лише про окремі організми, а й про їх сталі угруповання. Відомо, що саме угруповання живих істот є найбільш стійкими по відношенню до окремих живих істот і факторів навколишнього середовища. Крім того, у природі ми найчастіше маємо справу з угрупованнями.

Поступово, з розвитком досліджень із екологічних питань, нако- пичувався значний науковий матеріал. Його можна було інтегрувати або, навпаки, диференціювати. У екології почали виділятися різні на- прямки досліджень:

* ***за місцезнаходженням на земній кулі*** (за природно- кліматичними зонами);

## за приналежністю живих організмів до тієї чи іншої групи;

* ***за впливом життєдіяльності людини та промисловості***.

У ботанічній літературі термін “екологія” вперше у 1895 р. вико- ристав відомий датський вчений Є. Вармінг для визначення особливо- го напрямку досліджень у географії рослин, який вивчає закони поши- рення останніх на земній кулі. В книзі “Ойкологічна географія рослин” вчений чітко викладає основи екології рослин і формулює її задачі. Він пише: “…вона знайомить нас з тим, яким чином рослини і цілі рос-

линні угруповання співвідносять свій зовнішній вигляд і свої життєві відправлення з діючими на них зовнішніми факторами, наприклад, кількістю тепла, світла, їжі, води тощо”. Рослинність земної кулі Є. Вармінг розділив на чотири основні **екологічні групи**:

* + гідрофіти – рослини, які пристосовані до життя у воді;
  + ксерофіти – рослини, які ростуть на сухих ґрунтах;
  + мезофіти – рослини більш вологих ґрунтів і вологого клімату;
  + галофіти – рослини засолених ґрунтів.

Книжка Є. Вармінга зробила певний поштовх у розробці питань екології рослин у різних країнах. На той час вже був накопичений зна- чний науковий матеріал на різноманітних рослинних об’єктах – ви- щих, нижчих, суходільних, водних, гірських, морських рослинах. Ви- вчалися рослини та їх угрупування у лісах, степах, на луках. Поступо- во виникла необхідність у систематизації отриманих матеріалів і роз- робці загальних положень даного напряму екології. Вже у 1910 році на

ІІІ Ботанічному конгресі у Брюсселі обговорювалася програма еколо- гічних досліджень. На цьому зібранні було поставлено питання про розподіл екології на дві частини: **екологію особин та екологію угру- повань.** За пропозицією швейцарського ботаніка К. Шрьотера екологія особин почала називатися **аутекологія** (від грецького “аутос” – сам), а екологія угруповань – **синекологія** (від грецької приставки “син”, що означає “разом”). До речі, такий розподіл був зроблений і зоологами.

В комплексі різноманітних екологічних наук, звичайно, виникла і **“екологія рослин”** або як зараз її називають **“фітоекологія”** (від гре- цького “фітон” – рослина та “логос” – слово, вчення)**.**

# Фітоекологія – це наука про взаємовідносини рослин і утво- рених ними угруповань між собою та навколишнім середо- вищем.

Як бачимо, дана трактовка досить схожа з визначенням екології, як науки, але стосується рослин і рослинних угруповань.

# Об’єкт фітоекології – закономірності функціонування при- родних і штучних фітоценозів в динамічних екологічних умовах.

Безумовно, що фітоекологія, як наука у системі наук екологічного

напряму, повинна була виникнути, адже основна роль серед живих організмів Землі належить рослинам, і не тільки за їх функціональним призначенням. Скажімо, біомаса тварин на планеті у 10 000 –

100 000 разів менша від біомаси рослин. Основу рослинного покриву складають зелені рослини. Рослинний покрив (разом з тваринами, які від нього залежать) виконує колосальну роботу. Так, організми в про-

цесі обміну приводять у рух і переміщують щорічно величезну кіль-

кість газів, яка у декілька разів перевищує масу атмосфери (остання складає 6 · 1013 т). Сучасний склад атмосфери – це результат життєді- яльності рослин. Вважається, що сучасні викопні запаси енергії (вугіл- ля, газ, нафта тощо) утворилися як результат роботи рослин з акуму- ляції енергії Сонця. Сучасний стан біосфери – це наслідок поступової дії рослин на неживу природу. Так, В. І. Вернадський приблизно ви- значив, що кількість енергії, яка накопичена живою речовиною і пере- творена у потенційну енергію органічних сполук складає 1013 ккал. В цілому біологічна маса зелених рослин суші Землі становить 2,4 · 1012 т або 99,2 % від маси всіх організмів (табл. 1). У світовому океані цей відсоток значно менший – 6,3 % (Базилевич, Родін, Розова, 1971).

# Біомаса організмів Землі

*(за Н. М. Базилевичем та інш., 1971)*

*Таблиця 1.1*

|  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- |
| **Серед ов и ще** | **Група організмів** | **Маса, 1012 т** | **Співвідношення, (%)** |
| Ко нтиненти | Зелені рослини | 2,40 | 99,2 |
| Тварини і мікроорганізми | 0,02 | 0,8 |
| *Всього* | *2,42* | *100,0* |
| Океани | Зелені рослини | 0,0002 | 6,3 |
| Тварини і мікроорганізми | 0,0030 | 93,7 |
| *Всього* | *0,0032* | *100,0* |
| ***Біомаса організмів Землі*** | ***2,4232*** | - |

Зелений покрив нашої планети здійснює просто титанічну роботу: щорічно рослинами засвоюється близько 200 млрд. тон карбону, при цьому утворюється майже 400 млрд. тон органічної маси. Ця робота оцінюється через поняття біологічної продуктивності.

# Продуктивність біологічна – загальна кількість органічної речовини (біомаси), яка виробляється популяцією або угру- пованням за одиницю часу на одиниці площі.

В залежності від того, які енергетичні перетворення відбуваються, розрізняють продуктивність:

* ***первинну*** (біомаса, яка виробляється автотрофними рослинами в процесі фотосинтезу та хемосинтезу за одиницю часу на одиниці площі);
* ***вторинну*** (біомаса, яка виробляється гетеротрофними органі- змами за одиницю часу на одиниці площі).

Відомо, що в залежності від того, які джерела карбону використо- вуються для забезпечення метаболічних процесів, живі організми по- діляють на автотрофні та гетеротрофні. Зазвичай, до перших ми відно-

симо рослини, а до других – тварин. Але, виявляється, цей поділ спра- ведливий і для рослин.

# Автотрофні рослини (від грец. avto – сам, trophos – їжа) – це рослини, які самостійно створюють органічну речовину з вуглекислоти, води і мінеральних солей за рахунок сонячної радіації (фотосинтезу) або хімічних перетворень (хемосинте- зу);

* **Гетеротрофні рослини (від грец. getero – інший, різний, trophos – їжа) – рослини, які не здатні самостійно синтезува- ти органічну речовину, а використовують для живлення го- тові органічні сполуки.**

Перша група рослин є домінуючою. Це більшість рослинних орга-

нізмів на планеті. До другої групи відносять незначну кількість рос- лин-паразитів. Для автотрофних рослин характерна первинна продук- тивність, а для гетеротрофних – вторинна.

Найбільшою первинною продуктивністю характеризуються вологі тропічні ліси (1 000 – 3 500 г/м2 за рік), тропічні сезонні ліси (1 000 – 2 500 г/м2 за рік), болота і марші (800 – 3 500 г/м2 за рік), річкові дель- ти (200 – 3 500 г/м2 за рік) та зарості водоростей і рифи (500 – 4 000 г/м2 за рік) (табл. 2). В той же час, райони тундри, високогір’я, пустель, відкритого океану відрізняються дуже низькою первинною біологічною продуктивністю.

Первинна біологічна продуктивність, в свою чергу, поділяється на:

* ***валову*** – загальна кількість органічної речовини, вироблена рослинами в процесі фотосинтезу, на одиницю площі (г/м2, кг/м2, т/га);
* ***чисту*** – це кількість органічної речовини, рівна тій частині продуктів фотосинтезу, яка визначається як різниця між валовою та тією, що пішла на процес дихання.

Надземна частина зелених рослин має значно більшу сумарну по- верхню, ніж площа поверхні землі, яку займають самі рослини. Це за-

безпечує інтенсивне протікання фотосинтетичних процесів. Скажімо, поверхня листя дерев у зімкнутому березовому лісі складає 4,6 – 8,5 га на 1 гектар, в дубняках – 3,8 – 10,5 га на 1 гектар, сосняках – 6,0 – 9,7 га на 1 гектар, ялинниках – 11,3 га на 1 гектар, смеречниках – 11,7 га на 1 гектар. Навіть невеликі тіньовитривалі рослини лісів (тоб-

то рослини, що ростуть під наметом деревних порід) мають значну

поверхню фотосинтезуючого апарату. Так, скажімо, у ялиновому лісі, в якому шпильки ялини мають площу 7,82 м2 на 1 м2 земної поверхні, площа зеленої поверхні чорниці та брусниці складає 2,0 м2 на 1 м2 ґру- нту.

*Таблиця 1.2*

# Первинна біологічна продуктивність екосистем земної кулі

*(за Р. Х. Уіттекером, 1980)*

|  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- |
| **Типи екосистем** | **Площа, 106 км2** | **Чиста первинна продукція, г/м2 за рік** | | **Загальна чиста**  **продукція, 109 т/рік** |
| **розмах** | **середнє** |
| Вологі тропічні ліси | 17 | 1000 – 3500 | 2200 | 33,7 |
| Тропічні сезонні ліси | 7,5 | 1000 – 2500 | 1600 | 12,0 |
| Вічнозелені ліси помірно-  го поясу | 5,0 | 600 – 2500 | 1300 | 6,5 |
| Листопадні ліси помірно-  го поясу | 7,0 | 600 – 2500 | 1200 | 8,4 |
| Бореальні ліси (тайга) | 12,0 | 400 – 2000 | 800 | 9,6 |
| Лісо-чагарникові угрупо-  вання | 8,5 | 250 – 1200 | 700 | 6,0 |
| Савани | 15,0 | 200 – 2000 | 900 | 13,5 |
| Луки і степи помірного  поясу | 9,0 | 200 – 1500 | 600 | 5,4 |
| Тундра і високогір’я | 8,0 | 10 – 400 | 140 | 1,1 |
| Пустелі і напівпустелі | 18,0 | 10 – 250 | 90 | 1,6 |
| Екстремальні пустелі,  скелі, піски | 24,0 | 0 – 10 | 3 | 0,07 |
| Закультивовані землі | 14,0 | 100 – 3500 | 650 | 9,1 |
| Болота і марші | 2,0 | 800 – 3500 | 2000 | 4,0 |
| Озера і річки | 2,0 | 100 – 1500 | 250 | 0,5 |
| *Материкові екосистеми в*  *цілому* | 149,0 | 0 – 3500 | 773 | 115 |
| Відкритий океан | 332,0 | 2 – 400 | 125 | 41,5 |
| Зони апвелінгу | 0,4 | 400 – 1000 | 500 | 0,2 |
| Континентальний шельф | 26,6 | 200 – 600 | 360 | 9,6 |
| Зарості водоростей і рифи | 0,6 | 500 – 4000 | 2500 | 1,6 |
| Річкові дельти (естуарії) | 1,4 | 200 – 3500 | 1500 | 2,1 |
| *Морські екосистеми в*  *цілому* | 361,0 | 2 – 4000 | 152 | 55 |
| ***Середня і загальна про- дуктивність біосфери*** | 510,0 | 0 – 4000 | 333 | 170 |

Таким чином, враховуючи глобальне значення рослин у біосфері, поява фітоекології як окремого наукового напряму є цілком закономі- рним явищем. Ця наука виникла завдяки накопиченню наукових мате- ріалів про життєздатність і будову рослин і їх угруповань, про їх геог- рафічне поширення, про розмноження, про життєві форми, про фізіо-

логічні потреби та функції тощо. Потужним стимулом для подальшого розвитку фітоекології були **практичні цілі,** які полягали у необхіднос- ті:

* + вирощування тих чи інших видів,
  + визначення ресурсів рослин з метою їх експлуатації,
  + ведення лісового господарства,
  + проведення меліоративних заходів,
  + інтродукції, акліматизації тощо.

Як і екологія взагалі, фітоекологія спочатку розділялася на аутеко- логію та синекологію. В той же час, Ю. Одум (1959) відмічав, що існує тенденція до виділення чотирьох напрямів у екології – екології видів, екології популяцій, екології угруповань і екології екосистем. На сучас- ному етапі розвитку екологічної науки **розрізняють три напрями фі- тоекології:**

# екологія організмів;

* **екологія популяцій;**
* **екологія угруповань (або фітоценологію).**

Виходячи з напрямів досліджень, розрізняють предмети дослі-

джень фітоекології:

# Предметами фітоекології є різні види рослин, рослинні по- пуляції та угруповання, які зростають в різноманітних при- родних зонах в динамічних екологічних умовах.

**Екологія організмів** розглядає шляхи впливу середовища на ор-

ганізм; адаптивну здатність організмів, яка проявляється у формі ана- томо-морфологічних і фізіологічних пристосувань, що забезпечують можливість жити і розвиватися у конкретних умовах і входити до біо- ценозів. Екологія рослин вивчає також ритми життя, життєві форми організмів, які є свідоцтвом їх пристосування до комплексної дії еко-

логічних факторів середовища, виявляє функціональну роль життєвих форм організмів у біогеоценозах.

***Організм*** *– будь-яка жива істота, що має подразли- вість, здатність до росту та розмноження, безперервний обмін речовинами з навколишнім середовищем, яке зумовлює самоо- новлення організму. Організм і середовище перебувають у єд- ності та взаємно впливають один на одного. Розрізняють ба- гатоклітинні і одноклітинні організми та неклітинні форми життя (віруси).*

**Екологія популяцій** розглядає структуру і властивості популяцій

рослин, їх участь у біогеоценозах, виявляє характерні для рослинних популяцій кількісні співвідношення вікових груп, вивчає різноманіття форм внутрішньовидових відношень, зв’язки з іншими популяціями та видами. Термін “популяція” був введений в 1903 р. В. Йогансеном для означення неоднорідної в генетичному відношенні групи особин одно- го виду, на відміну від однорідної чистої лінії. Але вже Ч. Дарвін при поясненні походження видів у процесі еволюції спирався на дані про спадкову мінливість та конкуренцію особин в межах їх сукупності, тобто популяції. В фітоекології особливу увагу приділяють вивченню закономірностей коливання чисельності популяцій в біогеоценозах і визначенню шляхів управління цими процесами та заходів прогнозу- вання рівнів чисельності популяцій.

***Популяція (від латинського populus – населення, народ)*** *– це сукупність особин певного виду, що вільно схрещу- ються, населяють певну територію і деякою мірою ізольовані від сусідніх популяцій. Популяції здатні самостійно підтриму- вати чисельність на певному рівні протягом тривалого часу. Це елементарна еволюційна одиниця з характерними екологіч- ними та генетичними структурами, які визначаються співвід- ношенням вікових груп, статей тощо.*

**Екологія угруповань (фітоценозів)** вивчає різноманіття та будо-

ву фітоценозів, взаємовідносини між окремими рослинами та рослин- ними популяціями в цілому, взаємовідносини з навколишнім середо- вищем і його складовими. Екологія угруповань вивчає динаміку фіто- ценозів (виникнення, розвиток, сезонні зміни тощо), просторове роз- міщення та взаємодію з іншими фітоценозами. Особлива увага приді- ляється вивченню ролі фітоценозу у біоценозі та біогеоценозі.

***Фітоценоз (від грецьк. phiton – рослина та kaynos – спільність)*** *– історично складена сукупність видів рослин, що існує на території з більш-менш однотипними кліматични- ми, ґрунтовими та іншими умовами. Фітоценоз характеризується певним видовим складом, структурою та взаємодією ро- слин між собою та навколишнім середовищем. Він постійно зміюється внаслідок еволюції видів, зміни клімату, ґрунтових умов, а також під впливом тварин та діяльності людини.*

***Біоценоз (від грецьк. bios – життя та kaynos – спільність)*** *– історично складена сукупність рослин і тварин, що населяють ділянку суші або водойми з більш-менш подібни- ми умовами існування. У взаємодії з середовищем існування біо- ценоз утворює біогеоценоз.*

***Біогеоценоз (від грецького bios – життя, geya – Земля та kaynos – спільність)*** *– це історично сформований комплекс живих і неживих компонентів певної ділянки земної поверхні, пов’язаних між собою обміном речовин і енергії. Кожному біогеоценозу властиві однорідність структури, складу компо- нентів, а також певний характер матеріально-енергетичного обміну між ними.*

Розрізняють різні рівні організації живої речовини (рис. 1.1). Фіто- екологія вивчає найбільш складні, великі системи організації життя – організми, популяції, угруповання, біогеоценози, біоми. При цьому вивчається не тільки структура та властивості різних біосистем, але й особливості різноманітних середовищ життя, різноманітність місць мешкання в них. Розглядаються також закономірності дії екологічних факторів, їх різноманітність, можливість управління цими факторами. Таким чином, фітоекологія охоплює широке коло питань, для їх вирі- шення залучає знання та методи багатьох суміжних природничих наук, адже й виникла вона з комплексу біологічних наук. Всі відмічені пи- тання складають задачі фітоекології.

Біосфера

Біом

Біоценоз

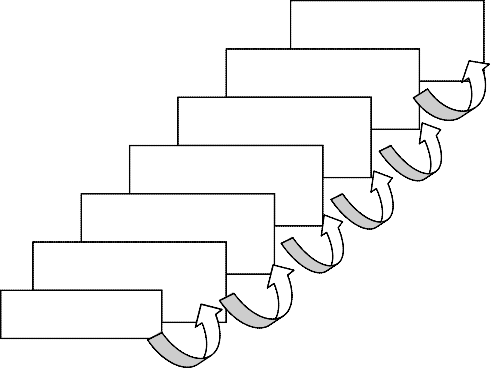
Популяція

Організм

Тканина

Клітина

# Рис. 1.1. Ієрархія систем у біосфері



При проведенні екологічних досліджень використовуються як за- гальноекологічні, так і специфічні **методи досліджень**. Серед останніх варто виділити наступні:

* **метод екологічних рядів** – морфолого-анатомічні, фізіологіч- ні порівняння рослин в природних екологічних рядах їх місцезростан- ня, що відрізняються збільшенням або зменшенням якогось з провід- них факторів (вологи, світла тощо);
* **фенологічний метод** – фенологічні спостереження з враху- ванням метеорологічних умов;
* **експериментальний метод вивчення життєдіяльності рос- лин при довільній зміні і точному обліку факторів середовища** – польовий дослід у рослинництві, вегетаційний дослід тощо;
* **метод фітометрів** – дослідження посіву певного набору сортів сільськогосподарських культур, які висівають у різних географічних умовах, для встановлення значення різних кліматичних факторів тощо.

***Фенологія (від гр. phainomena – явище та logos – вчення)*** *– система знань про сезонні явища природи, стро- ки їх настання і причини, які визначають ці строки. осново- положником фенології вважають Р. Реомюра, який в 1735 р. встановив залежність сезонного розвитку рослин від різ- номанітних метеорологічних факторів.*

Становлення людської цивілізації проходило у тісному контакті з

рослинним світом. Окремі питання екології рослинних організмів ми зустрічаємо у дуже давніх письменах і у Китаї, і в Індії, і в Єгипті. Вважається, що витоки сучасної фітоекології починаються з давньої Греції. В VІ – V столітті до нашої ери давньогрецькі філософи Анак- симандр, Ксенофан, Емпедокл висунули перші теорії про походження рослин і тварин, а також намагалися пояснити процеси живлення та росту живих організмів. У працях багатьох давньогрецьких філософів (Геракліта, Гіппократа, Аристотеля, Теофраста Ерезійського та інших) були повідомлення екологічного характеру.

**Теофраст Ерезійський** (372 – 287 до н.е.), якого називають “бать- ком ботаніки”, описав особливості росту рослин у різних умовах сере- довища, залежність їх форм і особливостей росту від ґрунту та кліма- ту. Він поділив рослини за їх життєвими формами (без визначення да- ного терміну) на дерева, чагарники та трави. В працях Теофраста наве- дено групування рослин за, як ми зараз це називаємо, “екологічними групами”:

* + морські та водні рослини;
  + морські прибережні рослини;
  + рослини глибоких прісних водоймищ;
  + рослини прибережних мілководь та озер;
  + рослини вологих берегів потоків;
  + болотні рослини.

Теофраст приймав участь у походах Олександра Македонського, що дозволило йому спостерігати за змінами зовнішнього вигляду рос- лин під впливом змін умов довкілля. Матеріали своїх спостережень вчений виклав у багатотомних виданнях, які дійшли до нашого часу: “Природна історія рослин” у 10 томах і “Про причини рослин” у 8 то- мах.

Німецький філософ **Альберт Великий** (1193 – 1280) досліджував вплив умов місцезростання дерев на якість деревини та вплив якості ґрунту на життя рослин, намагався виявити причини “зимової спляч- ки” рослин. В енциклопедії вченого у розділах “Про рослини” і “Про

тварин” наводяться детальні описи відомих на той час живих істот, наведені факти селекції культурних рослин, робиться припущення про змінюваність рослин під впливом навколишнього середовища.

Дещо пізніше **Валеріус Кардус** (1515 – 1544) спробував пов’язати поширення рослин з мінеральним складом ґрунту. Перші систематики рослин **А. Чезальпіно** (Цезальпіно) (1519 – 1603) у праці “Про росли- ни”, а також **Д. Рей** (1627 – 1705) і **Ж. Турнефор** (1656 – 1708) у робо- ті “Система рослин” підтверджували залежність життєстійкості рослин від місць їх зростання, умов проростання та вирощування. Французь- кий вчений **Р. Реомюр** (1683 – 1757) вивчав вплив температури повіт- ря на дозрівання зернових. А його співвітчизник **Ж. Бюффон** (1707 – 1788) у праці “Природнича історія” висунув ідею про єдність тварин- ного і рослинного світу та про їх єдність з середовищем проживання.

В цей же період великий шведський натураліст **К. Лінней** (1707 – 1778) у роботі “Система природи” розробив основи наукової система- тики рослин і тварин і, пропонуючи гіпотезу про стабільність видів, визнав ідею про вплив умов середовища на чисельність тваринного і рослинного світу. Одне з найбільших досягнень К. Ліннея – введення бінарної номенклатури, яка донині використовується у систематиці.

Першу цілісну теорію еволюції органічного світу створив францу- зький вчений **Ж. – Б. Ламарк** (1744 – 1829). Він вперше виділив два загальні напрямки еволюції:

* + зростаючий розвиток від простих форм життя до більш склад- них і досконалих;
  + формування у організмів пристосувань в залежності від змін умов навколишнього середовища.

Розвиток у організмів пристосувань в залежності від умов існуван- ня дослідник пояснював тим, що організми не тільки намагаються вдо-

сконалюватися, але й тим, що вони здатні цілеспрямовано реагувати на будь які зміни зовнішніх умов. Так, рослини відчувають зміни умов

існування через обмін речовин з навколишнім середовищем – шляхом отримання із зовні хімічних речовин, води, світла.

Про вплив середовища на організми говорив у загальній формі ще у 1763 р. **М. В. Ломоносов** (1711 – 1765). Цієї ж теми торкався у своїх працях видатний російський агроном **А. Т. Болотов** (1738 – 1838). А в

ботанічному творі “Примітки про трави взагалі і про їх відмінності”

вчений глибоко аналізує взаємовідношення між організмами і наявніс- тю порядку в їх розподілі.

Нині ми можемо віднести ті чи інші матеріали до екологічного на- прямку. Втім, однозначно стверджувати, що екологія загалом та фітое- кологія зокрема зароджувалася як наука у давнину, було б не зовсім

коректним. Напевне, лише у кінці XIX століття екологія (та її складова

* фітоекологія) почала формуватися як наука.

Надзвичайно важливими для становлення фітоекології як науки були праці німецького дослідника початку Х1Х століття **О. Гумбольдта** (1769 – 1859). Він є засновником самостійної гілки ботанічної науки – географії рослин, частина положень якої широко використовується фітоекологами. Так, на основі дуже великого об’єму матеріалу, О. Гумбольдтом були сформульовані положення про широ- тну та висотну зональність рослин, обґрунтований розподіл рослинно- го покриву Землі за поясами у відповідності до кліматичних умов (го- ловним чином за розподілом тепла), виділено 19 життєвих форм рос- лин (за сучасною термінологією).

Значний внесок у розвиток екологічних ідей вніс швейцарський вчений **О. П. Декандоль** (1778 – 1841). У 1855 р. з’явилася його праця “Ботанічна географія”, де була узагальнена вся існуюча на той час на- укова інформація стосовно історичної географії. Стало зрозумілим, що пояснення сучасного поширення рослин лише за рахунок кліматичних факторів, є недостатнім. Необхідно враховувати і умови, що існували

раніше. О. П. Декандолю належить формулювання такого важливого

поняття, як місцезростання виду, класифікація рослин лук і пасовищ, лісів, гір, скель, морських рослин. У своїх лекціях він відмічав вплив зовнішнього середовища на життя та фізіологічні функції рослин. Цей відомий вчений є основоположником порівняльної морфології рослин, ввів у ботаніку поняття плану симетрії, розповсюдив на рослини закон кореляції. Він розрізняв подібність органів рослин за їх функціями (аналогія) та за планом будови (гомологія). Крім того, О. П. Декандоль розробив одну з перших природничих систематик рослин. Протягом 1824 – 1839 рр. він видавав огляд всіх відомих видів покритонасінних

* “Вступ до природничої системи царства рослин” (з 1 по 7 томи). Справу батька продовжив його син – **А. Декандоль** (1806 – 1893). Протягом 1844 – 1874 рр. він завершив видання “Вступ до природни- чої системи царства рослин” (томи 8 – 17). А. Декандоль – один з ос- новоположників географії рослин та вчення про походження культур- них рослин. Для розвитку фітоекології велике значення мали роботи вченого по вивченню закономірностей розселення рослин у зв’язку з умовами середовища та геологічною історією. А. Декандоль відомий тим, що він був ініціатором розробки Міжнародного кодексу ботаніч- ної номенклатури.

Відомий англійський вчений **Ч. Дарвін** (1809 – 1882) зібрав вели- чезний матеріал про мінливість культурних та природних рослин і ро- зробив свою теорію походження видів. В роботі “Походження видів

шляхом природного відбору” (1859) дослідник доводить, що природ- ний відбір виникає в результаті боротьби за існування, під яким Ч. Дарвін розумів сукупність взаємовідносин організмів одного виду один з одним (внутрішньовидова конкуренція), з іншими видами (між- видова конкуренція) і з неживими факторами навколишнього середо- вища. Таким чином, у процесі природного відбору рослини адапту- ються (шляхом розвитку необхідних пристосувань) до умов існування. В результаті конкуренції різних видів, що мають близькі життєві пот- реби, види, що гірше пристосовані, відмирають. Праця Ч. Дарвіна, в якій він обґрунтував теорію природного відбору живих організмів, мала, в подальшому, певне значення для становлення екології взагалі та фітоекології безпосередньо.

Російський вчений **А. М. Бекетов** (1825 – 1902), вивчаючи зако- номірності будови вегетативних органів рослин, підкреслював їх прис- тосованість до умов середовища. Він вказував, що причинами зовніш- ньої будови та всієї сутності організмів є фактори зовнішнього середо- вища. Майже одночасно з виходом у світ праці Ч. Дарвіна, але незале- жно від нього, А. М. Бекетов з природничо-наукових позицій пояснив

доцільність будови органічних форм. Він говорив про мінливість жи-

вих організмів при поступовій зміні умов існування та про повне їх зникнення при радикальній зміні умов. Його праці мають надзвичайно важливе значення для розвитку ідей, які дали поштовх в подальшому для формування екології як науки.

Помітне місце в екологічних дослідженнях займають наукові на- працювання німецьких вчених **Е. Геккеля, Р. Гессе, В. Кюнельта**, англійських дослідників **Ч. Елтона, А. Тенслі**, швейцарського науков- ця **К. Шретера**, росіянини **Г. Ф. Гаузе** (працював у США) та **В. М. Беклемішева**. У становленні екології як науки надзвичайну роль

відіграли праці першого президента Академії наук України

# В. І. Вернадського.

Англійський зоолог **Ч. Елтон** (1900 – 1991) є одним з основополо- жників сучасної екології. У 1958 р. він опублікував широко відому працю “Екологія навали тварин і рослин”, в якій навів багато прикла- дів того, як стійкість угруповання залежить від його складності. Вче- ний доводив, що у прості угруповання, які складаються з невеликої кількості видів, нові види проникають значно легше, ніж у складні, які складаються з більшої кількості видів. Ч. Елтону належить першість у впроваджені таких важливих для екології рослин понять, як **“екологі- чна ніша”, “трофічний ланцюг” “піраміда чисел”**.

 ***Ніша екологічна*** *– функціональне місце виду в екоси- стемі, яке визначається прямими та зворотними зв’язками з*

*іншими видами, що входять в екосистему, та абіотичними фа- кторами середовища.*

На відмінну від місцезнаходження, екологічна ніша включає не

лише місце виду у просторі, але і його функціональну роль в угрупу- ванні. Екологічна ніша може бути зайнята або незайнята видом. Впер- ше поняття “екологічна ніша” було запропоноване Дж. Гриннелом в 1928 р., але його сучасне трактування належить саме Ч. Елтону.

***Трофічний ланцюг*** *– ряд видів організмів, пов’язаних один з одним харчовими відносинами, що створюють певну по- слідовність у передачі речовин та енергії.*

Трофічні ланцюги відображають основні етапи біогенного кругоо-

бігу речовин у природі, об’єднують види в угруповання. Основою трофічного ланцюга є рослинна органічна речовина, яку асимілює на- ступна ланка. Енергія, яка отримується від попередньої ланки організ- мів, використовується організмом у різних процесах життєдіяльності, йде на побудову речовин тіла наступної ланки та, згідно законів тер- модинаміки, частково перетворюється на тепло, що розсіюється. В результаті втрати енергії кількість (маса) органічної речовини, що утворюється на кожному наступному рівні, пропорційно зменшується (**правило екологічної піраміди**). Трофічні ланцюги формувалися у процесі історичного розвитку органічного світу і є однією з характери- стик взаємного пристосування організмів у природі. Порушення умов існування відбивається на стані та чисельності одного (або декількох) видів, що призводить до змін у всьому трофічному ланцюзі.

***Піраміда чисел*** *– це співвідношення між продуцента- ми, консументами та редуцентами в екосистемі, виражене че- рез їх кількість у вигляді графічної моделі.*

Піраміда чисел Елтона – це лише одна з можливих форм виражен-

ня закономірностей розподілу біомаси в екосистемі. В наземних еко- системах графічна модель має вигляд піраміди з широкою основою, яка відповідає чисельності продуцентів. В деяких водних екосистемах піраміда чисел може бути оберненою.

Російський еколог **Г. Ф. Гаузе** (1910 – 1986) опублікував у 1934 р.

в США книжку “Боротьба за існування”, в якій сформульовано прин- цип конкурентного виключення. Згідно нього, два види, які займають одну екологічну нішу, не можуть стійко співіснувати в одному місці. Стало зрозумілим, що міжвидова конкуренція грає надзвичайну роль в процесі видоутворення і розходження екологічних ніш близьких видів.

Видатний російський зоолог-паразитолог **В. М. Беклемішев** (1890 – 1962), відомий своїм вченням про малярійні ландшафти, не лише заснував наукові школи паразитологів та медичних ентомологів, але і вніс значний внесок у розвиток екології. У працях “Основні по-

няття біоценології у відношенні до тваринних компонентів наземних угруповань” (1931) та “Про класифікацію біоценологічних (симфізіо- логічних) зв’язків” (1951) розроблені теоретичні методи організації та проведення біоценотичних досліджень. Ці підходи знайшли своє місце і у фітоекології.

Ідеї **В. І. Вернадського** (1863 – 1945) відіграли значну роль не ли- ше у розвитку екології, але і у становленні сучасної наукової картини

світу. В центрі його природничо-наукових та філософських інтересів – розробка цілісного вчення про **біосферу** (рис.1.2.)**, живу речовину і**

**еволюцію біосфери у ноосферу**. В. І. Вернадський стверджував, що розум і діяльність людини, наукова думка стають визначальним фак- тором, потужною силою, яка порівняна за своїм впливом на природу з

геологічними процесами.

***Біосфера (від грецьк. bios – життя та sphera – шар, оболонка)*** *– частина земної кори, атмосфери і гідросфе- ри, склад, структура та енергетика якої в істотних рисах зу- мовлені минулою і сучасною діяльністю живих організмів. Її структура неоднорідна в біогеохімічному плані, що є наслідком кругообігу речовини та перетворення енергії, спричинених дія- льністю живих істот. В біосфері відбувається перетворення сонячної енергії та нагромадження її в органічній речовині.*

***Речовина жива*** *– це сукупність тіл живих організмів, що населяють Землю, незалежно від їх систематичної прина- лежності. Загальна маса живої речовини в даний час оцінюєть- ся величиною (2,4 – 3,6) · 1012 тон.*

В. І. Вернадський не однократно вказував на те, що жива речовина

невіддільна від біосфери, є її функцією та, одночасно, є “однією з са- мих потужних геохімічних сил нашої планети” (Вернадський В. І. “Хі- мічна будова біосфери Землі та її оточення”).

***Ноосфера*** *(буквально “оболонка, що мислить”) – сфера розуму, в межах якої розумова діяльність людини стає головним чинником розвитку природи. Ноосфера, за Вернадсь- ким, є новою, вищою стадією біосфери.*

Вчення В. І. Вернадського про взаємодію природи і суспільства

найістотнішим чином вплинуло на формування сучасного екологічно- го мислення.

Як вже зазначалося раніше, становлення і розвиток фітоекології ті- сно переплітається з становленням і розвитком екології взагалі. Знач- ний вклад у формування цього наукового напряму внесли німецькі вчені – фізіолог **Ю. Сакс** (1832 – 1897), агрохімік **Ю. Лібіх** (1803 – 1873) та ботанік **А. А. Грізенбах** (1814 – 1879). Перший встановив ряд закономірностей життєвих процесів рослин в залежності від темпера- тури, освітленості та інших зовнішніх умов. Другий – розробив теорію

мінерального живлення рослин, сформулював **“закон мінімуму”**, від- повідно до якого витривалість організмів визначається самою слабкою частиною ланцюга його екологічних потреб. Третій – зробив першу спробу опису рослинного покриву Землі у зв’язку з кліматичними умовами.

літосфера

**БІОСФЕРА**

ґрунт суші

жива речовина

світи

гірські породи

мінерали

атмосфера

гази

профіль ґрунту

ґрунтові горизонти

гумус, органо- мінеральні комплекси

гідросфе ра

розчи- ни

біоми

біогеоценози

популяції

організми

хімічні сполуки

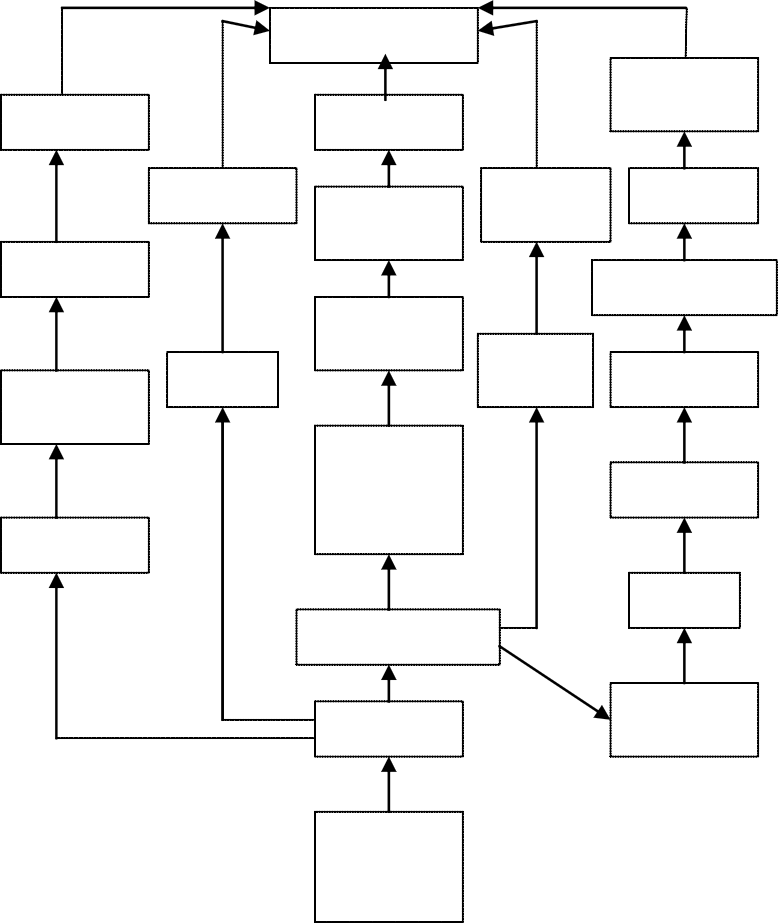
органи

молекули

клітини органів

атоми хімічних елементів

# Рис. 1.2. Рівні організації біосфери



Широкі екологічні дослідження проводилися в Росії в Казансько- му університеті. Ще у 1868 р. професором цього університету **М. Ф. Леваковським** (1828 – 1893) була опублікована докторська ди-

сертація на тему “Про вплив деяких зовнішніх умов на форму корін- ня”, яка вважається першою російською науковою працею з приклад- ної фітоекології. У цьому ж навчальному закладі екологічні дослі- дження проводив **Е. А. Еверсман** (1794 – 1860). У відомій праці “При- родна історія Оренбурзького краю” є немало сторінок, які присвячених виявленню впливу кліматичних умов на організми та впливу живих організмів на клімат.

Становлення фіто екології, як окремої наукової галузі екології, пов’язують з іменами російських вчених **В. В. Докучаєва**, **Г. Ф. Морозова**, **В. М. Сукачова** і **Л. Г. Раменського** та українських дослідників **Г. М. Висоцького** і **П. С. Погребняка**. Їх діяльність пов’язана з вивченням ґрунтів, лісових, степових та лучних екосистем.

Наукові ідеї російського ґрунтознавця **В. В. Докучаєва** (1846 – 1903) розширили наші уявлення про біосферу (термін “біосфера” в той час не вживався) та внесли певний вклад у розвиток фітоекології. Вчений стверджував, що:

* + навколишній органічний світ неможливо вивчати окремо від середовища, яке його породило та живить;
  + утворені елементи живої та неживої природи і природні ком- плекси знаходяться у стані постійного розвитку, що дозволяє вста- новити їхній генезис і прогнозувати майбутнє;
  + всі природні комплекси закономірно розташовані на земній поверхні і утворюють широтні природно-історичні зони.

В. В. Докучаєв встановив, що ґрунти є проміжним компонентом

між органічним і неорганічним світом. Вони відбивають і втілюють в собі всі зміни, які в них проходять. Ґрунти найбільш чутливі до зона- льності. В класичній праці В. В. Докучаєва “Російський чорно- зем”(1883) закладені основи генетичного ґрунтознавства. Дослідник створив вчення про географічні зони, які охоплюють всі елементи зем- ної поверхні, а також розвив уявлення про взаємозв’язок між рослина- ми, тваринами та мінералами. Ідеї В. В. Докучаєва вплинули на розви- ток фітоекології, лісівництва, фізичної географії тощо.

Велике значення в пізнанні рослинних угруповань зіграли праці відомого російського лісівника **Г. Ф. Морозова** (1867 – 1920). В нау- ковій діяльності вченого головною була розробка вчення про ліс, до якого він прийшов поступово, після проведення широких досліджень з біології лісових порід, біології насаджень, ґрунтознавства. Він розро- бив вчення про типи насаджень і зміни деревних порід. Г. Ф. Морозов писав: “…природа лісу складається з природи порід, природи їх поєд- нань, природи умов місцезростання”. За Г. Ф. Морозовим, тип наса- дження – це поняття лісівничо-географічне. Тип насадження зв’язаний,

в першу чергу, з певною кліматичною зоною, а потім – з типом рельє- фу і ґрунтово-геологічними умовами. Наукові роботи вченого мали значний вплив на розвиток геоботаніки і фітоценології.

Важливу роль в подальшому розвитку фітоекології та географічної концепції біосфери відіграли праці російського вченого В. М. Сукачова (1880 – 1967). Він є корифеєм вітчизняної геоботаніч- ної школи. В. М. Сукачов – один з основоположників **біогеоценології** та вчення про **фітоценоз**. До сучасної концепції біосфери вчений прийшов від свого вчення про фітоценози, які він розглядав як динамі- чні системи, що знаходяться в стані постійних змін і розвитку.

 ***Біогеоценологія*** *– галузь науки, що досліджує зако- номірності формування і розвитку біогеоценозів.*

В. М. Сукачов сформулював і розвинув поняття **“біогеоценоз”**, як

найменшої частинки біосфери. “Біогеоценоз, – писав він, – являє со- бою будь яку ділянку земної поверхні, де на певному відрізку біоценоз і відповідна йому частина атмосфери, літосфери, гідросфери та педос- фери зостаються однаковими, з однорідним характером взаємодії між собою, і тому в сукупності утворюють єдиний внутрішній взаємообу- мовлений комплекс”.

Значним внеском В. М. Сукачова у розвиток фітоекології була ро- зроблена ним **класифікація рослинних угруповань**, в основу якої покладено види, що переважають в кожному конкретному випадку. Скажімо, в Українському Поліссі часто зустрічаються наступні угру- повання:

* + сосняк – чорничник – лісове угруповання з переважанням у деревному ярусі сосни звичайної та поширенням під деревним на- метом чорниці;
  + сосняк – зеленомоховий – це угруповання з переважанням со- сни звичайної, але під її наметом створюють покрив зелені мохи (дікранум, плеуроцій Шредера);
  + сосняк – біломоховий – це угруповання, що характеризується поширенням у надґрунтовому покриві лишайника (оленячий мох), який розвивається під деревним наметом з сосни.

Теоретичні і методичні питання геоботаніки розробляв відомий російський вчений Л. Г. Раменський (1884 – 1953). Вже у 1910 р. він сформулював основні положення вчення про безперервність рослин- ного покриву. Вчений постійно пропагував ідею про необхідність пе- реходу від описових, і тому досить суб’єктивних методів у геоботаніці, до кількісних методів аналізу рослинного покриву. Л. Г. Раменський створив оригінальний метод стандартних екологічних шкал для об’єктивного виявлення потреб рослин у факторах і режимах умов се-

редовища (рис. 1.3.). Цілий ряд робіт дослідника присвячений питан- ням вивчення і використання природних сінокосів і пасовищ, екологі- чній оцінці площ, що використовуються. Л. Г. Раменський – один з основоположників вчення про морфологію географічного ландшафту.

Надзвичайна широта наукових інтересів відзначає наукову діяль- ність українського вченого Г. М. Висоцького (1865 – 1940). Його праці є класичними для лісівництва, агролісомеліорації, геоботаніки, ґрунто- знавства, гідрології, кліматології, метеорології, фізичної географії. Він поглиблено вивчав вплив комплексу факторів, які обумовлюють життя лісу у степу, досліджував особливості ґрунтів степової зони. Він впер- ше розробив шкалу лісовідповідності для степових ґрунтів, обґрунту- вав шляхи підвищення стійкості степових лісових насаджень. Важли- вим для становлення фітоекології є те, що Г. М. Висоцький одним з перших звернув увагу на процеси зміни рослинного покриву внаслідок безсистемного випасу худоби. Іменем Г. М. Висоцького названий Ук- раїнський науково-дослідний інститут лісового господарства та агро- лісомеліорації.

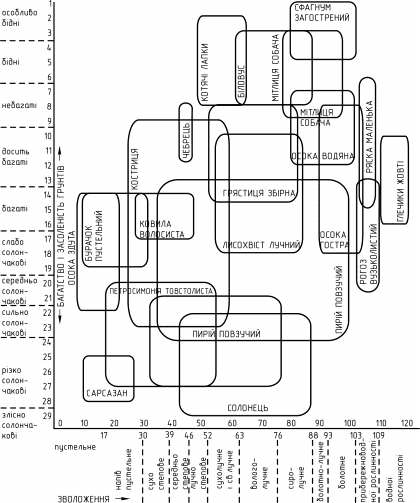
Значний вклад в розробку основної лісотипологічної концепції та створення класифікаційної моделі типів лісу (пізніше названої **едафіч- ною сіткою**) вніс український вчений П. С. Погребняк (1900 – 1976). Він узагальнив матеріали і створив класифікаційну систему лісів в ко- ординатах багатства і вологозабезпеченості лісових місцезростань (рис. 1.4). Едафічною сіткою Погребняка користуються не лише в лісі- вництві, але і в фітоекології та інших галузях.

Надзвичайно велике значення для формування фітоекології мають дослідження **М. І. Вавілова** (1887 – 1947), який зібрав унікальну коле- кцію зернових рослин із багатьох континентів. Вивчаючи мінливість

ознак у видів та родів злакових та інших родин, М. І. Вавілов в 1920 р.

сформулював **закон спадкової мінливості гомологічних рядів:**

* види і роди, що генетично близькі між собою, характеризу- ються тотожними рядами спадкової мінливості з такою подібністю, що знаючи ряд форм для одного виду, можна передбачити знаходження тотожних форм інших видів і рядів;
* чим ближче генетично розташовані роди, тим повніше тотож- ність їх мінливості;
* цілі родини рослин загалом характеризуються певним циклом мінливості, який проходить через всі роди, що утворюють родини.



# Рис. 1.3. Екологічна шкала Л. Г. Раменського з ареалами для різних видів рослин в залежності від їх вибагливості до багатства ґрунту і вологості

|  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- |
| **Типи вологості – гідротопи** | **Типи багатства – трофотопи** | | | |
| А – бори (бідні) | В – субори (відносно  бідні) | С – сугруди (відносно  багаті) | D – груди (багаті) |
| 0 – дуже сухі | **A0** | **B0** | **C0** | **D0** |
| 1 – сухі | **A1** | **B1** | **C1** | **D1** |
| 2 – свіжі | **A2** | **B2** | **C2** | **D2** |
| 3 – вологі | **A3** | **B3** | **C3** | **D3** |
| 4 – сирі | **A4** | **B4** | **C4** | **D4** |
| 5 – мокрі | **A5** | **B5** | **C5** | **D5** |

**Рис. 1.4. Едафічна сітка П. С. Погребняка**

Незважаючи на те, що закон Вавилова стосувався рослин, його можна застосовувати і до тварин. Цей закон базується на уявленнях про єдність проходження видів шляхом дивергенції під дією природ- ного добору. Закон гомологічних рядів, відображаючи загальну зако- номірність мутаційного процесу та формотворення організмів, є біоло- гічною основою методів цілеспрямованого одержання потрібних спад- кових ознак. Він показує селекціонерам, як писав М. І. Вавілов, “що потрібно шукати”. Шляхи пошуку можуть бути різними – від знахо- дження потрібних форм в природі до індукування мутацій мутагенами.

Таким чином, до середини ХХ століття було зроблено досить бага- то відкриттів та спостережень стосовно екології рослинних угруповань (фітоценозів). Дещо менше відомостей було накопичено з іншого на- пряму фітоекології – екології популяцій. Все це дозволило чітко сфор- мулювати предмет і завдання фітоекології. У фітоекології широко ви- користовуються методи, поняття та досягнення біологічних і географі- чних наук, а також математики, фізики, хімії тощо. Але частина про- блем, понять, законів властиві виключно цій науці.

Особливо велике значення фітоекологія набуває у наш час. Це пов’язано з виснаженням рослинних ресурсів і забрудненням середо- вища відходами господарської діяльності. Фітоекологічні дослідження

– це основа збалансованого природокористування.

## Контрольні питання:

1. *Охарактеризуйте предмет, об’єкт та завдання фітоекології.*
2. *Поясніть чому фітоекологію можна розглядати як самостій- ну науку.*
3. *Назвіть основні етапи становлення фітоекології як науки.*
4. *Яку роль у становленні фітоекології відіграли давні та серед- ньовічні вчені?*
5. *Які аспекти праць вчених-еволюціоністів Карла Ліннея, Жа- на–Батіста Ламарка та Чарльза Дарвіна сприяли становленню фітоекології як науки?*
6. *Охарактеризуйте вклад науковців ХVІІІ – ХІХ століть у ста- новлення та розвиток фітоекології.*
7. *Визначне основні досягнення російських та українських вчених, які стали віхами у формуванні фітоекологі якї науки.*

# Лекція 2

**С Е Р Е Д О В И Щ Е . Е К О Л О Г І Ч Н І Ф АК Т О Р И І С Н У В АН Н Я Р О С Л И Н ( З АГ АЛ Ь Н І П О Л О Ж Е Н Н Я )**

Існує декілька визначень терміну “середовище”, трактування яких залежить від того наскільки повно ми його розуміємо і від наших уяв- лень про світ. Так, в літературі зустрічаються вирази: “навколишнє середовище”, “природне середовище”, “середовище абіотичне”, “сере- довище антропогенне”, “середовище біотичне”, “середовище природ- но-антропогенне” тощо. Найбільш повне розуміння терміну “середо- вища” як природного явища вкладене у вираз “**навколишнє середо- вище”.**

# Навколишнє середовище – це сукупність матеріальних тіл, явищ і енергії, які впливають на живі організми.

Тобто, все, що оточує організм і прямо чи опосередковано впливає

на нього є навколишнім середовищем. Однак до деяких характеристик навколишнього середовища рослини або мало чутливі, або зовсім на них не реагують. Скажімо, рослини практично нечутливі до вмісту у повітрі інертних газів. В той же час, не слід забувати, що зовсім недав- но до таких же малозначимих факторів середовища ми відносили маг- нітне поле Землі, сильний шум та деякі інші. Але сучасні дані свідчать, що такий вплив є.

***Природне середовище*** *– те ж, що й навколишнє се- редовище, але поза залежності від прямого або опосеред- кованого впливу людини.*

***Середовище абіотичне*** *– всі сили та явища приро- ди, походження яких прямо не зв’язане з життєдіяльністю*

*нині живучих організмів.*

***Середовище антропогенне*** *– це природне середо- вище, яке прямо або опосередковано змінене людиною.*

***Середовище біотичне*** *– сили і явища природи, які*

*завдячують своєму походженню життєдіяльності нині жи- вучих живих організмів.*

Сучасна біосфера склалася історично під впливом органічного сві-

ту нашої планети. Газовий склад атмосфери, сольовий режим вод, ха- рактер ґрунтового покриву – все це результат кругообігу речовин у природі, в якому суттєву роль відіграють рослини, гриби та тварини. Однак, для кожного організму зокрема і біоценозу загалом інші органі- зми і біоценози, а також неживі природні тіла (гірські породи, вода, повітря) – це також середовище. Деякі дослідники розрізняють зовні- шнє середовище (те, що оточує організм або біоценоз) і внутрішнє се- редовище (те, знаходиться всередині організму або біоценозу, але не є

його частиною – гази у міжклітниках організму, біотоп, який зв’язаний з тим чи іншим біоценозом тощо).

Таким чином, розглядаючи відмічені вище поняття, ми поступово розуміємо, що будь-які організми або угруповання знаходяться в ото- ченні і під впливом абіотичного та біотичного середовищ, що будь- який компонент середовища не є ізольованим, що між ними існують складні, взаємодіючі зв’язки. Все це утворює своєрідну систему. Розрі- зняють наступні ієрархічні екологічні системи:

# моноцен,

* **демоцен,**
* **плеоцен**.

Найпростішою екологічною системою є **моноцен.** Така система складається з окремого організму, а також його безпосереднього ото- чення або середовища. В межах даної екологічної системи реалізується перший тип екологічної залежності – дія і реакція. Кожний організм використовує середовище для отримання поживних речовин і енергії (з повітря – вуглекислий газ, кисень і вологу, з ґрунту – хімічні елементи та воду, від Сонця – сонячну радіацію). В той же час, організм впливає на середовище шляхом виділення продуктів життєдіяльності.

Наступною ієрархічною одиницею екологічних систем є **демоцен.** Це екологічна система, яка складається з популяції та середовища на- вколо неї. Популяції, як і організми, використовують енергетичні та харчові можливості середовища та, в той же час, активно впливають на нього. На зміни середовища популяції реагують зміною чисельності, співвідношенням статей, зміною вікової структури тощо.

Головною екологічною одиницею є **плеоцен**, до складу якого вхо- дять усі популяції в межах певного місцеперебування. Подібні угрупу- вання називаються **біогеоценозами або екосистемами**.

Класичне визначення біогеоценозу дав у 1940 р. В. М. Сукачов (див. розд. 1). У визначенні В. М. Сукачова підкреслюється наявність у біогеоценозі особливого типу обміну речовин і енергії, а також діалек- тична єдність компонентів. Крім того, біогеоценоз представлений як географічне поняття. Більш коротко біогеоценоз можна визначити як біоценоз з його біотопом. Інші дослідники відмічають, що характер- ною особливістю біогеоценозу є те, що через територію або акваторію, яку він займає, не проходить жодна суттєва біоценотична, ґрунтово- геохімічна, геоморфологічна і мікрокліматична межа (Тимофєєв – Ресовський, Тюрюканов, 1966). Ця особливість і визначає однорід- ність біогеоценозу. Вчені підкреслюють, що біогеоценоз є елементар- ною одиницею біосфери.

# Біогеоценоз – це найменша одиниця, в якій здійснюється в біосфері біогеохімічна робота і речовинний та енергетичний кругообіг. В жодні з частин біогеоценозу ці явища повною мірою не можуть здійснитися окремо.

Дещо раніше, в 1935 р. англійський дослідник А. Тенслі запропо-

нував наступне тлумачення терміну “екосистема”:

# Екосистема – це сукупність різних видів організмів, що проживають разом, та умов їх існування, що знаходяться в закономірному взаємозв’язку один з одним.

Цей термін набув поширення у закордонній, особливо англомов-

ній, літературі. Термін “екосистема”, не зважаючи на заперечення час- тини дослідників, часто використовують як синонім терміну “біогео- ценоз”. Але поняття “екосистема” ширше і вживається також по від- ношенню до штучно створених комплексів живих організмів та абіо- тичних компонентів. Крім того, екосистеми можуть мати довільні межі (від краплини води до біосфери), а біогеоценози завжди займають ви- значену територію в межах конкретних угрупувань. Крім того, загаль- на особливість біогеоценозів – менша сумарна біомаса тварин у порів- нянні з біомасою рослин, у той же час, у водних екосистемах перева- жає зворотна залежність. Таким чином, розрізняють:

* **мікроекосистему** (наприклад, стовбур дерева, що гниє);
* **мезоекосистему** (наприклад, ліс або озеро);
* **макроекосистему** (наприклад, континент або океан);
* **глобальну екосистему** (біосфера Землі).

Ю. Одум у класичному підручнику “Екологія” (переклад з англ. – М.: Мир, 1986) виділяє три групи природних екосистем (рис.2.1):

# наземні екосистеми (біоми);

* **прісноводні екосистеми;**
* **морські екосистеми.**

***Біом (від грецьк. bios – життя та лат. закінчення***

***oma, що означає сукупність)*** *– сукупність різних груп ор- ганізмів та середовища їх поселення в певній ландшафтно- географічній зоні.*

У зв’язку з поділом екосистем на групи виділяються більш конк-

ретні **напрями фітоекології**:

* + фітоекологія наземних екосистем;
  + фітоекологія прісноводних екосистем;
  + фітоекологія морських екосистем.

**ЕКОСИСТЕМИ**

**Наземні (біоми)**

**Прісноводні Морські**

Тундра Тайга

Широколистяні ліси

Степи Пустелі Савани

Гілеї тощо

Лотичні (річки, струмки тощо)

Лентичні (озера, ставки, водосховища)

Заболочені угіддя (болота, болотисті ліси)

Відкритий океан Води

прибережного шельфу

Район апвелінгу Естуарії Глибоководні рифтові зони

# Рис. 2.1. Поділ природних екосистем на групи

*(за Ю. Одумом, 1986)*

Поява подібних напрямів пов’язана з різною природою організмів, що населяють ті чи інші середовища; необхідністю застосування різ- них методів досліджень; накопиченням значного дослідницького мате- ріалу, який вимагає систематизації тощо. Можливий також більш де- тальний поділ фітоекології на розділи та напрями:

* + фітоекологія тундри і арктичних пустель;
  + фітоекологія бореальних і тропічних лісів;
  + фітоекологія степу, сухого степу та лісостепу;
  + фітоекологія глинистих і піщаних пустель;
  + фітоекологія гір;
  + фітоекологія островів;
  + фітоекологія океанів;
  + фітоекологія морських узбереж, лиманів і естуаріїв.

Таким чином, на рослинні та інші живі організми в межах будь якого середовища впливає комплекс умов (матеріальних тіл, явищ, енергії). Подібний комплекс умов складається з факторів, які в тій чи іншій мірі можуть впливати на рослинні організми. До деяких з них

останні можуть бути не чутливі. В той же час, ті фактори, які вплива- ють на організми називаються екологічними факторами.

# Екологічний фактор – це будь-який елемент середовища, здатний виявити прямий вплив на живі організми навіть протягом однієї фази їх розвитку.

***Фаза розвитку рослин*** *– це зміни зовнішніх ознак ро- слин під час їх росту. Морфологічні прояви етапів онтоге-*

*незу зв’язані з проявом і розвитком окремих органів. Розріз- няють* ***фенологічні фази*** *і* ***фази формування*** *зародкових органів в апікальній меристемі стебла.*

Системні екологічні фактори поділяються на дві великі групи –

**абіотичні та біотичні** (pис. 2.2). До абіотичних відносяться прояви неживої природи, до біотичних – живої, в тому числі і людини. Кожна з двох зазначених груп екологічних факторів також містить певні підг- рупи.

Фітогенні (вплив рослин)

Зоогенні

(вплив тварин)

**БІОТИЧНІ**

Антропогенні (пов’язані з діяльністю людини)

**ЕКОЛОГІЧНІ ФАКТОРИ**

Кліматичні (сонячна радіація, температура, волога, повітря, вітер)

**АБІОТИЧНІ**

Хімічні (газовий склад повітря, сольовий склад води)

Едафічні (механічний і хімічний склад ґрунту, вологоємкість, повітря

проникливість, колір)

Орографічні (рельєф, експозиція)

# Рис. 2.2. Класифікація екологічних факторів

Дана класифікація практично стала класичною, але й вона має свої вади. Так, деякі фактори, які віднесені до абіотичних, можна віднести й до біотичних і навпаки. Скажімо, температура повітря – це абіотич- ний фактор. Та вона у бджолиному вулику чи під наметом зімкнутого деревного ярусу інша, ніж на відкритому просторі. Це є результатом дії біотичних факторів – рухів бджіл у першому випадку та захисній дії високих дерев у другому. Але одним з основних положень сучасної екології є твердження про первинність абіотичного середовища по від- ношенню до рослинності. Ще понад сто років тому відомий лісівник Г. Ф. Морозов говорив: “Не організми створюють географічне середо- вище, не зважаючи на те, що вони впливають на нього, а навпаки, се- редовище створює, при участі соціальних факторів боротьби і відбору, певні типи організмів. Середовище, створюючи певний склад лісу, ви- значає потім взаємні співвідношення організмів, які складають ліс...”.

Така неоднозначність класифікації екологічних факторів змушує дослідників розробляти нові підходи. Існує класифікація Ніколсона – Швердтфегера, в якій фактори розділені на матеріальні (вода, енерге- тична сировина) та умовні (забезпечують діяльність окремих елементів організму). У класифікації Мончадського враховується реакція живих організмів на ті чи інші фактори, а останні розподіляються на первинні (ті, яким властива правильна періодичність), вторинні (ті, що зміню- ються після зміни первинних), неперіодичні (ті, які в нормальних умо- вах не існують, а виникають раптово). У класифікації Дажо екологічні фактори поділяються на наступні групи: кліматичні, фізичні (едафічні, некліматичні фактори водного середовища), кормові, біотичні. Класи- фікація Андерварта – Берга також об’єднує чотири групи: фізичні умо- ви життя (клімат, погода), корм, інші організми, місцеперебування. До найбільш повних класифікацій екологічних факторів відноситься кла- сифікація, яку наводить відомий вчений Н. Ф. Реймерс у словнику- довіднику “Природокористування” (1990) (табл. 2.1). Ця класифікація досить детальна, але через деталізацію вона не дуже зручна у користу- ванні. Безумовно, будь-які наукові розробки мають право на існування, але класифікація, наведена на рис. 2.2, набула найбільшого поширен- ня, оскільки вона все ж таки має менше вад, ніж інші.

У фітоекології, серед комплексу екологічних факторів, слід особ- ливо виділити кліматичні умови, оскільки вони не лише безпосередньо впливають на рослини, але і є визначальними для формування інших факторів – едафічних, біотичних, орографічних тощо.

# Класифікація екологічних факторів

*(за Н. Ф. Реймерсом, 1990)*

*Таблиця 2.1*

|  |  |
| --- | --- |
| **Група** | **Фактори** |
| За часом | Еволюційний |
| Історичний |
| Діючий |
| За періодичністю | Періодичний |
| Неперіодичний |
| За черговістю виникнення | Первинний |
| Вторинний |
| За походженням | Космічний |
| Абіотичний (абіогенний) |
| Біогенний |
| Біотичний |
| Природно-антропогенний |
| Антропогенний (в тому числі, технологенний,  забруднення середовища) |
| Антропічний (в тому числі, турбування) |
| За середовищем виникнення | Атмосферний |
| Водний (вологість) |
| Геоморфологічний |
| Едафічний |
| Фізіологічний |
| Генетичний |
| Популяційний |
| Біоценотичний |
| Екосистемний |
| Біосферний |
| За характером | Інформаційний |
| Речовинно-енергетичний |
| Фізичний (солоність, кислотність) |
| Біогенний (біотичний) |
| Комплексний (системоутворюючий, географі-  чний, еволюційний, кліматичний) |
| За об’єктом впливу | Індивідуальний |
| Груповий (етологічний, соціально-  психологічний, соціальний, соціально- економічний, видовий) |
| За умовами дії | Залежний від щільності |
| Не залежний від щільності |

|  |  |
| --- | --- |
| За ступенем дії | Летальний |
| Екстремальний |
| Лімітуючий (обмежуючий) |
| Турбуючий |
| Мутагенний |
| Тератогенний |

***Клімат (від грецьк. klimatos – нахил (земної повер- хні до сонячних променів))*** *– багаторічний режим погоди в даній місцевості, що визначається географічними умовами (широтою, висотою над рівнем моря, віддаленістю від оке- анів, рельєфом суші, характером підстильної поверхні), а також антропогенним впливом та іншими факторами.*

Клімат – це складне інтегральне поняття. Світло, тепло, опади, ві-

тер, вологість повітря, тумани – всі ці компоненти клімату мають ве- личезний вплив на рослинність. Саме вони створюють умови не лише для росту, розвитку та формування рослинного організму, але і для їх існування загалом. Інформація щодо впливу клімату на рослини нако- пичувалася тисячоліттями, але наукове пояснення відомим фактам було зроблене такими відомими ботаніками та географами як О. Гумбольт, О. П. Декандоль, А. Декандоль, Є. Вармінг та іншими. Вони показали тісний зв’язок між складом і продуктивністю рослин- них угрупувань та кліматом.

Екологічні фактори впливають на всі процеси життєдіяльності ор- ганізму, в першу чергу, на обмін речовин. Дія факторів може бути прямою або опосередкованою, але досить часто той чи інший екологі- чний фактор може мати одночасно і пряму, і опосередковану дію. Скажімо, температура повітря відноситься до прямих факторів, але, в той же час, може мати опосередковану дію через підвищення темпера- тури ґрунту, активізацію мікробіологічних процесів, створення кращих умов ґрунтового живлення рослин.

Вплив екологічних факторів залежить не тільки від характеру їх дії, але й від їх дозування. При недостатньому та надмірному впливі екологічного фактору відбувається пригнічення життєдіяльності рос- лин. Це добре простежується на прикладі впливу вмісту мікроелемен- тів у ґрунті. Наприклад, відомо, що бор приймає активну участь у вуг-

леводному обміні рослин, регулює відтік та переміщення продуктів

обміну, прискорює біосинтез білків. У випадку його нестачі спостері- гається пригнічення точки росту, відмирання камбію. У рослин опадає зав’язь і з’являються пустоцвіти, знижується врожайність насіння, ро- слини хворіють. В той же час, при високих концентраціях у ґрунті бо- ру у рослин спостерігається масове галоутворення (патологічні нарос-

ти) на листках рослин. Таким чином, найбільш ефективна дія фактору проявляється не при мінімальних або максимальних його значеннях, а при деяких величинах, які є оптимальними для даного організму. Оп- тимальне значення екологічного фактору не є постійним для конкрет- ного виду рослин. Його величина залежить від багатьох інших факто- рів:

* + період життя організму;
  + стадії його розвитку;
  + дії інших факторів.

Оптимум дії одного і того ж фактора різний у різних видів. Але, незалежно від виду, спочатку спостерігається посилення розвитку рос- лин до якоїсь величини (порогу), а потім зниження. Величина діапазо- ну дії фактору, особливо поблизу оптимуму, дозволяє робити висновок про витривалість виду по відношенню до нього. В залежності від ши- рини діапазону пристосування виду до коливань значення екологічно- го фактору розрізняють:

* **еврибіонти (від грецьк. tbro – широкий, всякий та biovtos – той що живе)** – види, які мають широкий діапазон пристосування до екологічних умов;
* **стенобіонти (від грецьк. steno – вузький, обмежений)** – ви- ди, які мають вузький діапазон пристосування до екологічних умов.

Серед двох поширених у наших лісах видів деревних порід – сосна звичайна та вільха чорна – перша є еврибіонтом, а друга – стенобіон- том. Сосна зростає як на бідних піщаних, так і на досить багатих суг- линистих ґрунтах, в дуже сухих умовах піщаних дюн і на болотах. Ві- льха чорна росте на перезволожених, багатих і відносно багатих ґрун- тах з проточною водою. В лісах Полісся України поширені ягідні види

* журавлина та брусниця. Перша зростає на оліготрофних і мезотроф- них болотах, тобто є стенобіонтом. Друга має широкий діапазон прис- тосування і до сухих умов, і до вологих, і до боліт. Це еврибіонтний вид.

Як серед еврибіонтів, так і серед стенобіонтів існують види, у яких оптимум відповідає не середньому значенню показника, а зміщений в той чи інший бік. У відповідності до цього існують, наприклад, різні ступені холодостійкості, теплолюбності, тіньовитривалості, світлолю- бності тощо. Прояв зони оптимуму залежить також від дії інших фак- торів, адже в природі на будь-який організм, популяцію або фітоценоз одночасно діє багато факторів. Тому дія середовища – це не проста сума дії окремих факторів, а складаний комплекс умов існування. На- приклад, в Одесі та на західних берегах Ірландії спостерігаються бли- зькі величини середньої річної температури повітря, але інші екологіч-

ні фактори дуже різняться. Відповідно, і реакція організмів та й самі рослини будуть різними. Або, скажімо, сухий, жаркий і тривалий веге- таційний період у нашій місцевості буде сприятливим для дозрівання плодів теплолюбних рослин (виноград, томати) і обмежувати розвиток вологолюбних.

Таким чином, рослинні організми завжди пристосовуються до комплексу умов, а не до одного екологічного фактору. Але у цьому комплексі дія конкретних факторів нерівнозначна**.** Серед них можна виділити провідні (головні) та другорядні.

# Провідними екологічними факторами називаються ті фак- тори, які особливо потрібні рослинам.

Провідні фактори не є чимось, заданим назавжди. Навіть у рослин,

які зростають в одному місці вони можуть бути неоднаковими, зміню- ючись в різні періоди розвитку. Прикладом може бути ранньовесняна рослина лісів нашого краю медунка (*Pulmonaria obscura*). В період появи квітів провідним фактором для неї є сонячне світло, а після зни- кнення квітів – волога та поживні речовини ґрунту. В житті багатьох злакових рослин в період проростання насіння провідним фактором є

температура, в період цвітіння та появи колосків – ґрунтова волога, в

період дозрівання насіння – поживні речовини ґрунту та вологість по- вітря. Ці особливості екології рослин мають велике значення у сільсь- кому господарстві.

Провідні фактори не слід ототожнювати з факторами, що ліміту- ють, останні можуть бути і провідними, і другорядними.

# Фактор, що лімітує, лімітуючий або обмежувальний фактор

**– це екологічний фактор, що обмежує розвиток і можливості нормального існування організму або популяції, перевищу- ючи в більший або менший бік допустимі для виду межі.**

Значення лімітуючого фактору у навколишньому середовищі най-

більш далеко відійшло від норми, воно знаходяться за межами звичай- ного діапазону. Прикладом лімітуючого фактору для рослин може бу- ти засоленість ґрунту. Ґрунти, які мають у верхніх горизонтах не мен- ше 1 % солей (сульфатів, хлоридів, іноді нітратів та карбонатів), нази- ваються солонцями. Вони зустрічаються у степовій зоні нашої держа- ви. На засолених ґрунтах зростає специфічна рослинність, склад якої

залежить від ступеню засоленості і якісного складу солей. Але в на-

шому випадку важливо те, що сама засоленість є фактором, що лімітує розвиток для більшої частини рослин, оскільки вміст солей вийшов далеко від норми (ґрунт вважається незасоленим, якщо вміст легко- розчинних солей не перевищує 0,25 %, але зустрічаються ґрунти які містять до 10 % солей).

Будь-який рослинний організм складається з великої кількості хі- мічних елементів. Вони входять до складу сполук, з яких побудований організм та які приймають участь у метаболізмі. Всі ці хімічні елемен- ти надзвичайно важливі, оскільки виконують у біохімічних процесах чітко визначену роль. Серед них є такі, вміст яких у навколишньому середовищі практично не буває недостатнім, є хімічні елементи, які можуть бути заміщені іншими, а є незамінні елементи. Недостача од- ного з них не може бути компенсована іншим. Тому у природі досить часто розповсюдження та розвиток рослин обмежується нестачею од- ного або декількох хімічних елементів. Наприклад, розвиток фітоплан- ктону в морях і озерах ніколи не обмежується вмістом у воді Карбону, але обмежується при недостачі Нітрогену та Фосфору. Як було сказано вище, Ю. Лібіх висунув принцип, за яким “речовиною, що є в мініму- мі, керується врожай і визначається величина і стійкість останнього в часі”. **Принцип Лібіха** має велике значення у вивченні особливостей екології рослин.

Дію одного екологічного фактору неможливо замінити дією іншо- го, але один і той же біологічний ефект можна отримати від різних екологічних факторів. Так, наприклад, нестачу тепла неможливо замі- нити світлом, але при нестачі світла інтенсивність фотосинтезу у рос- лин знижується, що можна компенсувати збільшенням вмісту у повітрі вуглекислого газу. До речі, цей факт враховується у сільськогосподар- ському виробництві при вирощуванні рослин у теплицях.

Екологічні фактори не лише впливають на організми, але і самі во- ни є результатом дії організмів. Практично всі живі істоти існують в умовах, які були якимсь чином змінені живими організмами. При цьо- му роль рослин в утворенні середовища надзвичайно велика. Скажімо, у лісі завжди спостерігається особливий режим температури, освітлен- ня, вологості. Ці зміни спричиняють самі рослини (разом з тваринами).

Крім того, наявність лісів призводить до зміни метеорологічних фак-

торів на просторі, який прилягає до них. Інший приклад – поява рос- лин-піонерів на бідних піщаних або кам’янистих ґрунтах. Утворюючи гумус, піонерні види поступово створюють умови для освоєння цих площ іншими, більш вибагливими до ґрунтових умов рослинами. Мо- жна навести ще значну кількість прикладів впливу фітоценозів на на- вколишнє середовище. Рослинні угрупування впливають на світло, на вітер, на вміст вуглекислого газу та кисню у повітрі, на вміст фітонци- дів, на температурний режим, на вологу та опади, на ґрунт, на рельєф, на розповсюдження тварин і інших живих організмів тощо. Проте, по- трібно пам’ятати, що одночасно екологічні фактори впливають на фі- зіологічні процеси в рослинних організмах, обмін речовин у клітинах,

формоутворюючі процеси, швидкість росту та розвитку, тривалість життя, інтенсивність плодоношення тощо.

Таким чином, у природі завжди існує комплексний характер дії екологічних факторів, але комплексність не виключає специфічності дії окремого фактору. Це досить добре можна прослідкувати на прик- ладі екотопів.

# Екотоп (від еко-… та грецьк. topos – місце) – постійне місце- перебування певного біотичного угрупування, що охоплює сукупність умов та факторів екологічного середовища.

Рослинні екотипи виділяються в залежності від ступеню вологості

ґрунту, інтенсивності світла, температури або за іншим екологічним чинниками. Кожний з компонентів комплексу екологічних факторів надає йому специфічності. Якщо дана специфічність досить сильна і дієва, то поступово, через обмін речовин і відбір, вона стає формую- чою і провідною для тієї чи іншої ознаки або властивості рослини. Це відноситься як до зовнішніх факторів (тих, що формуються за межами фітоценозу), так і до внутрішніх факторів (тих, що формуються в сере- дині фітоценозу). При формуванні кожної ознаки або властивості рос- лин у складному комплексі життєвих умов провідну роль завжди відіг- рають декілька факторів, шляхом створення певних особливостей для існування. В процесі розвитку і відбору краще виживали ті рослини (види), які змінювалися в напряму пристосування до умов, що створи- лися. Пристосування може відображатися у використанні нового фак- тору, якщо він носить позитивний характер, або в його нейтралізації чи вироблені захисних функцій, якщо він діє негативно. У випадку неможливості пристосування до нових умов і дії нового екологічного фактору рослина (вид) гине. Процес пристосування і відбору має ево- люційний характер, він відбувався протягом сотень тисяч років. На даному етапі розвитку біосфери на Землі майже не залишилось приро- дних факторів, на які рослини не могли б реагувати направлено, у ви- падку, якщо фактор, що діє, не знищує особини і не порушує умов її розмноження. Пристосувальні зміни закріплюються у нащадках і по- силюються, у випадку збереження фактору, що діє, і, навпаки, слаб- нуть, якщо фактор перестає діяти або дія його слабне. Таким чином, навколишнє середовище, яке є комплексом екологічних факторів, впливає на живі організми та є, в певному розумінні, результатом їх впливу.

## Контрольні питання:

1. *Порівняйте сутність різних визначень поняття “середови-*

*ще” по відношенню до рослинного організму.*

1. *Визначте спільне та відмінне у поняттях “моноцен”, “демо- цен”, “плеоцен”. Чому плеоцен є головною екологічною одиницею?*
2. *Порівняйте поняття “біогеоценоз” та “екосистема” з пози- цій тотожності та відмінності.*
3. *Охарактеризуйте різні способи класифікацій екологічних фа- кторів.*
4. *В чому відмінність між провідними екологічними факторами*

*та екологічними факторами, що лімітують існування організмів в екосистемі?*

1. *Чому кліматичні фактори можна вважати провідними абіо-*

*тичними факторами для рослин?*

1. *В чому полягають особливості дії екологічних факторів?*
2. *Чим відрізняються еврибіонти та стенобіонти?*
3. *У чому полягає взаємний вплив живих організмів та екологіч- них факторів?*
4. *Яким чином екотоп відображає комплексну дію екологічних*

*факторів?*

1. *Доведіть, що дія екологічних факторів на угрупування органі- змів може мати еволюційний характер.*

# Лекція 3

**С В І Т Л О Я К Е К О Л О Г І Ч Н И Й Ф АК Т О Р**

Екологічні фактори, які впливають на живі організми, їх угрупо- вання та на саме середовище, досить різноманітні. Іноді їх штучно по- діляють на головні та другорядні. Це не зовсім вірно, оскільки в пев- них умовах, на перший погляд другорядний фактор стає головним, і навіть таким, що лімітує. В останньому випадку екологічний фактор може перешкоджати більшому поширенню виду, обмежувати його чисельність на певній території чи скорочувати ареал тощо. Але, без сумніву, для рослинних угруповань провідними екологічними факто- рами є кліматичні. Серед кліматичних факторів чільне місце посідає світло, оскільки без нього неможливий фотосинтез, який забезпечує первинну продуктивність зелених рослин. Таким чином, характер і кількість сонячної радіації, що надходить на поверхню Землі, буде впливати на розвиток рослин та їх поширення.

***Фотосинтез (від гр. photos – світло та synhesis – з’єднання, складання)*** *– утворення з простих неорганічних сполук (наприклад, вуглекислого газу і води) складних орга- нічних речовин зеленими рослинами, водоростями та де- якими бактеріями з використанням енергії сонячного світ- ла, яка поглинається хлорофілом та іншими фотосинте- тично активними пігментами.*

Очевидно, що фотосинтез, який є фотохімічною реакцією і спосте-

рігається тільки при наявності світла, буде залежати від його кількості та якості. Крім того, фактор світла може й іншими шляхами впливати на структуру, ріст і виживання окремих рослин та рослинних угрупо- вань. Велике значення в розвитку окремих рослин та у формуванні видового складу рослинного угруповання має відносна тривалість денного та нічного часу. Нарешті, саме сонячна радіація визначає тер- мічні умови існування рослинного організму, що впливає на поширен- ня та зростання рослин, формування фітоценозів як безпосередньо, так і опосередковано, через визначення інтенсивності та напрямків повіт- ряних потоків (вітру).

# . Х а р а к т е р и с ти к а с о н я ч н о ї р а д і а ц і ї

Сонце – це єдина зірка нашої Сонячної системи, яка належить до жовтих карликів спектрального класу G2V. Температура поверхні Со- нця близько 6000°С, а центральної його частини – 14000 – 18000 тис.°С. Завдяки термоядерним процесам, які у ньому проходять,

Сонце випромінює у космічний простір електромагнітне і корпускуля- рне випромінювання, яке має різноманітний склад та різні фізичні ха- рактеристики. Щорічно на поверхню Землі надходить від Сонця біля 5,338 · 1024 Дж (1,275 · 1024 кал) променевої енергії. Повна кількість енергії, яка випромінюється світилом за одну хвилину, складає 22,257 · 1027 Дж (5,316 · 1027 кал). Лише одна двомільярдна частина цієї енергії досягає межі земної атмосфери. Вона частково витрачаєть- ся на нагрівання атмосфери, суші та океанів, а близько третини – роз- сіюється. Але навіть тієї відносно незначної частини енергії сонячної радіації виявляється достатньо для функціонування такої відкритої енергетичної системи, якою є біосфера.

Електромагнітне випромінювання, яке досягає поверхні Землі, має різний спектральний склад:

* + інфрачервоне випромінювання – 46,5 %;
  + видиме світло – 46,8 %;
  + ультрафіолетове випромінювання – 6,7 %.

Видима частина спектра розділяється на вісім частин (табл.3.1). Саме частина видимого спектру забезпечує протікання фотосинтезу. Лише 0,1 – 0,2 % променевої енергії, що надходить до Землі від Сонця, використовується зеленими рослинами.

*Таблиця 3.1*

# Довжина хвиль видимої частини спектру сонячної радіації

|  |  |  |
| --- | --- | --- |
| **Колір** | **Інтервал довжини хвилі, мкм** | **Типова довжина хвилі, мкм** |
| Фіолетовий | 0,390 – 0,455 | 0,430 |
| Синій | 0,456 – 0,485 | 0,470 |
| Блакитний | 0,486 – 0,505 | 0,495 |
| Зелений | 0,506 – 0,550 | 0,530 |
| Жовто-зелений | 0,551 – 0,575 | 0,560 |
| Жовтий | 0,576 – 0,585 | 0,580 |
| Оранжевий | 0,586 – 0,620 | 0,600 |
| Червоний | 0,621 – 0,750 | 0,640 |

 ***Довжина хвилі вимірюється****:*

*1 нм (нанометр, мілімікрон) = 10 – 9 метра;*

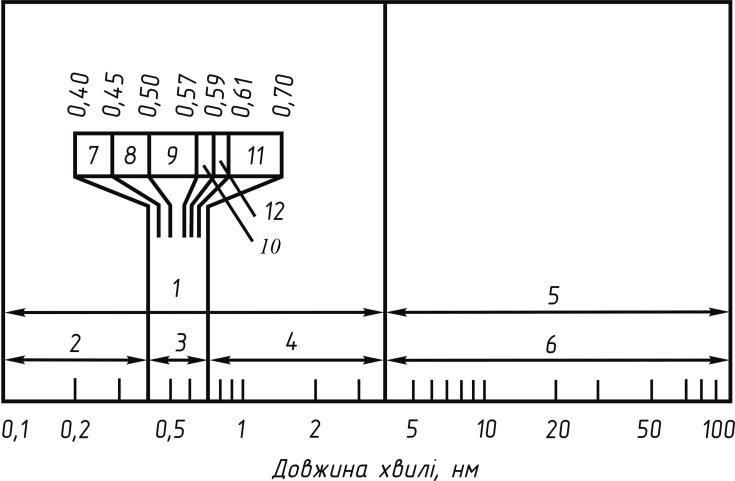
*1 мкм (мікрометр, мікрон) = 10 - 6 метра.*

Для рослин важливим є оранжево-червоне (650 – 680 нм) і синьо- фіолетове (400 – 500 нм) світло. Значно менше поглинаються жовто-

зелені промені (500 – 600 нм) і майже не поглинаються інфрачервоні.

Лише частина інфрачервоних променів (довжина хвиль понад 760 нм) приймає участь в теплообміні рослин, який відбувається шляхом пог- линання рослинною води. При високих температурах це спричиняє

перегрів рослин. Ультрафіолетові промені (довжина хвиль – менше 390 нм) згубні для живих організмів, вони частково затримуються озо- новим шаром атмосфери (рис. 3. 1). Та частина ультрафіолетових про- менів, яка доходить до поверхні Землі, може стимулювати ріст і розм- ноження клітин, синтез високоактивних біологічних сполук, збільшує стійкість рослин, підвищує вміст в них вітамінів, антибіотиків тощо.



# Рис. 3.1. Довжина хвиль сонячної і земної радіації та ширина спектрів

*(за Reifsnyder, Lull, 1965)*

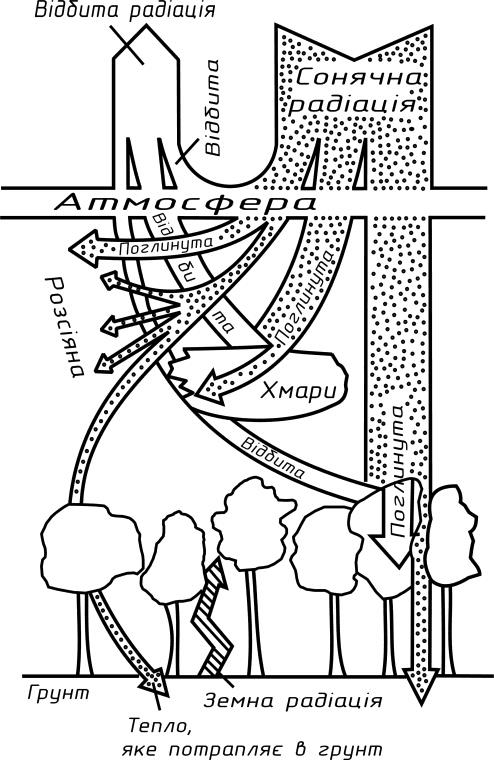
|  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- |
| 1 | – сонячна радіація | 7 | – фіолетовий; |
| 2 – ультрафіолетові хвилі 8 – синій | | | |
| 3 – видима радіація 9 – зелений | | | |
| 4 – інфрачервоні хвилі (ближні) 10 – червоний | | | |
| 5 – природний радіаційний фон Землі 11 – жовтий | | | |
| 6 – інфрачервоні хвилі (дальні) 12 – оранжевий | | | |

* **Фотосинтетично (фізіологічно) активна радіація (ФАР) – частина енергії сонячної радіації (в діапазоні довжини хвиль 380 – 750 нм), яка може використовуватися для фотосинтезу.** Таким чином, лише частина сонячного випромінювання, яка зна-

ходиться в діапазоні видимого світла, має фізіологічне значення для зелених рослин і може використовуватися для забезпечення фотосин- тезу. ФАР становить близько 50 % сумарної енергії сонячного випро- мінювання.

Сонячна радіація, що надходить до верхньої межі атмосфери, пе- ред тим як досягти поверхні Землі, зазнає значних змін (рис. 3.2). Час- тина її розсіюється молекулами повітря, твердими та рідкими доміш-

ками, що містяться в атмосфері. До основних газів, які поглинають сонячну радіацію, відносяться як змінні, так і постійні складові атмос- фери – водяний пар, озон, вуглекислий газ, кисень. Азот – нейтральний газ, який не приймає участі в поглинанні. В результаті цих процесів сонячна енергія перетворюється в інші види енергії – головним чином, в теплову та, завдяки процесам іонізації, в електричну. Сам процес поглинання сонячної радіації носить селективний характер.



# Рис. 3.2. Схема поширення сонячної радіації

(ширина ліній приблизно відповідає кількості енергії)

*(за Geiger, 1950)*

Як свідчать спостереження, сонячна радіація, що надходить до зе- мної поверхні, начебто обривається на довжині хвиль близько 300 нм. Таке різке ослаблення в частині ультрафіолетового спектра поясню- ється інтенсивним поглинанням озоновим шаром атмосфери випромі- нювання з довжиною хвилі, коротшою за 300 нм. Крім того, відміча- ються лінії інтенсивного поглинання сонячної радіації озоном в інфра-

червоній частині спектру з максимумами 4 750, 9 600 і 14 100 нм, з яких полоса поглинання при 9 600 нм найсильніша. Основна смуга поглинання киснем повітря припадає на далеку ультрафіолетову час- тину спектру – 130 – 240 нм. Водяний пар і вуглекислий газ мають досить складний спектр і смуги поглинання, які розміщуються у види- мій та інфрачервоній частинах спектру. Головні смуги поглинання во- дяним паром припадають на частини спектру з центром у 720, 810, 940, 1 100, 1 380, 1 870, 2 700 і 3 200 нм, а вуглекислим газом – 1 440,

1. 600, 2 020, 2 700, і 4 310 нм. Сонячну радіацію поглинають також тверді атмосферні домішки (пил), а також хмари і тумани. При силь- ному забруднені атмосфери (особливо в містах) або хмарному небі це поглинання може бути дуже значним. В цілому в результаті поглинан- ня сонячна радіація знижується в атмосфері в середньому на 17 – 25 %.

Окрім поглинання, в атмосфері відбувається розсіювання сонячної радіації. Розсіювання на молекулах або комплексах молекул назива- ється молекулярним, а на аерозольних частках – аерозольним. Кіль- кість сонячної радіації, яка відбивається у космічний простір, може досягати 1/3 від тієї, що надходить до Землі. Молекули повітря най- більш інтенсивно розсіюють сонячні промені частини спектру, до якої відносяться блакитні, сині та фіолетові кольори. Саме завдяки цьому небо для людського ока набуває блакитного кольору. Зростання в ат- мосфері кількості різних домішок збільшує розсіювання у довгохви- льовій частині спектру, від чого колір неба стає світлішим. Особливо часто це спостерігається під час вторгнення в середні широти арктич- ного холодного повітря, яке насичене парами та пилом. Небо стає світ- ло-блакитним, а повітря – прозорим. Під час надходження вологих повітряних мас із заходу чи з півдня на небокраї з’являється поволока, а при заході сонця з’являються червоні та оранжеві відтінки.

Частина сонячної радіації, яка поглинається хмарами, земною по- верхнею і рослинністю, випромінюється повторно. У похмурі дні бі- льша частина цього випромінювання затримується хмарами. У відпо- відності до фізичних законів довжина хвилі відбитого випромінювання довша, ніж того, що падає на відбиваючу поверхню. Таким чином, час- тина видимого світла перетворюється у інфрачервоне (теплове) ви- промінювання. Саме тому у похмурі дні буває відносно тепло. Це явище пов’язане також з “парниковим ефектом”.

Рослинні угруповання, як і інші об’єкти земної поверхні, здатні відбивати сонячну радіацію (табл. 3.2). Це явище пов’язане, головним чином, з оптичними властивостями листової поверхні. Здатність рос- линного покриву відбивати сонячне проміння залежить від фенологіч-

ного стану та проективного покриття рослин, видового складу угрупо- вання, умов надходження опромінення.

***Альбедо (від лат. albus – білий)*** *– відношення кіль- кості відбитої променистої сонячної енергії до кількості енергії, яка падає на об’єкт, що вивчається (виражається у відсотках).*

*Таблиця 3.2.*

# Здатність відбивати та поглинати сонячну радіацію різними поверхнями

|  |  |  |
| --- | --- | --- |
| **Вид поверхні** | **Альбедо, %** | **Поглинаюча здатність, %** |
| Чорнозем вологий | 6 – 10 | 91 – 93 |
| Чорнозем сухий | 13 – 15 | 85 – 87 |
| Темний ґрунт | 10 – 15 | 90 – 85 |
| Трава суха | 18 – 20 | 80 – 82 |
| Трава зелена | 25 – 27 | 73 – 75 |
| Верхівки молодих дубів і ялин | 17 – 19 | 81 – 83 |
| Світлий ґрунт | 22 – 32 | 78 – 68 |
| Ліс ялиновий і сосновий | 10 – 18 | 90 – 82 |
| Ліс ялиновий і листяний | 13 – 17 | 87 – 83 |
| Свіжий сніг | 75 – 90 | 25 – 10 |
| Водна поверхня | 2 – 70 | 98 – 30 |

Відбиваюча здатність зелених рослин залежить від щільності лис- тяного покриву. Очевидно, що вона влітку та навесні має бути біль- шою, ніж взимку та пізньої осені. Величина альбедо лісових фітоцено- зів збільшується із зростанням відносної повноти насадження до 0,5. При подальшому зростанні повноти насадження альбедо має практич- но однакову величину. Величина відбивання сонячної енергії для угруповань з домінуванням чорниці, брусниці, буяхів, вересу, зелених мохів в межах ФАР не перевищує 4 – 6 %, а в ближній інфрачервоній зоні досягає 20 – 30 %. Кладонія відбиває у видимій частині спектру 10

– 15 %, в ближній інфрачервоній – 20 – 30 %. Мезофільні трави і папо- роті з близьким до горизонтального розташуванням листків мають найбільшу відбиваючу здатність в ближній інфрачервоній зоні – 60 – 80 %, а в межах ФАР – 5 – 10 %.

***Повнота деревостану (насадження)*** *– це показник щільності стояння стовбурів на одиниці площі. Є однією з таксаційних характеристик деревостану. Абсолютна пов- нота деревостану виражається у м² через суму площ попе- речних перетинів стовбурів даного насадження на одиницю площі га. Відносна повнота деревостану виражається в одиниці і її долях, це відношення суми площ поперечних пе-*

*ретинів стовбурів даного насадження до суми площ попе- речних перетинів нормального насадження.*

Кількість сонячного світла, яке досягає листової поверхні зелених

рослин, залежить від місця світила по відношенню до горизонту. По мірі виходу Сонця з зеніту збільшується кут проникнення сонячної радіації в атмосферу, а її загальна величина зменшується. Так, під ку- том 20º відносно зеніту додаткове поглинання складає 6 % у порівнян- ні з положенням Сонця в зеніті; при 40º – втрати сонячної радіації складають на 30 % більше, ніж в зеніті; при 60º – втрати подвоюються, а при 88º – збільшуються у 20 разів. Сила світла змінюється протягом дня, в різні періоди росту, в залежності від широти місця знаходження, розташування над рівнем моря. Чим вище сонце над горизонтом, тим інтенсивніше надходить сонячна радіація до фітоценозів. Чим нижче Сонце над горизонтом, тим більша довжина сонячних променів, тим сильніше вони розсіюються і поглинаються компонентами повітря. Загальна кількість освітлення зменшується від низьких географічних широт до високих. Сума ФАР від Далекої Півночі до Кавказу збільшу- ється в 5 разів. За даними деяких вчених сумарна ФАР при середньо- добовій температурі + 10 оС в Архангельську дорівнювала 16,9 ккал/см2, а у Сочі – 43,2 ккал/см2, тобто на півдні була у 3 рази більша.

Листки рослин добре адаптуються до сонячного випромінювання, або поглинаючи, або відбиваючи, або пропускаючи його. Наприклад, криві спектрального розподілу поглинаючої, відбиваючої і пропускної здатності листків тополі дельтовидної показують, що для ультрафіоле- тових хвиль та для видимої частини спектру спостерігається висока поглинаюча здатність. Для ближніх інфрачервоних хвиль (в межах 700

* 1500 нм), активних у відношенні теплової енергії, має місце дуже низька поглинаюча здатність. Для далеких інфрачервоних хвиль, част- ка яких у сонячному випромінюванні дуже низька, спостерігається висока поглинаюча здатність. Експерименти свідчать що такий харак- тер взаємодії з різними частинами спектру сонячного випромінювання є однаковим для багатьох видів рослин. Це вказує на подібність меха- нізмів взаємодії сонячної радіації та рослинного організму.

# 2 . Р е а к ц і я р о с л и н н а с о н я ч н у р а д і а ц і ю

Сонячне світло – важливий чинник, який впливає на різноманітні метаболічні процеси, що протікають у рослинному організмі. Сонячні промені, проходячи через густу мережу листя, багато разів відбива- ються, заломлюються, поглинаються (рис. 3.3).

Тепло 35%

Відбиття 10%

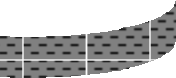
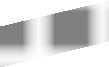
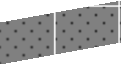
Фотосинтез 2%

Пропускання 10%

Випаровування вологи

43%

# Рис. 3.3. Енергетичний баланс листка



*(за М. М Мусієнком, 2005)*

Різні складові сонячного спектру по різному впливають на процеси росту та розвитку рослин. Зокрема, інфрачервоні промені прискорю- ють процеси розтягування клітин, сприяють збільшенню лінійних роз- мірів стебла, але, разом з тим, пригнічують процеси диференціації клі- тин і формування листків. Промені з короткою довжиною хвилі (сині і фіолетові) стимулюють процеси поділу клітин, але затримують прохо- дження фази її розтягування. Під впливом червоних променів, навпа- ки, затримуються процеси поділу клітин і прискорюється фаза її розтя- гування. Саме більшим поглинанням короткохвильової частини спект- ру склом пояснюється те, що при вирощуванні рослин в оранжереях та теплицях, вони витягуються в довжину. При додатковому освітлені цих рослин короткохвильовими променями вони перестають витягува- тися. Високо в горах рослини набувають карликових форм і розмірів внаслідок своєрідних умов високогір’я, а саме, наявності великої кіль- кості короткохвильових променів і впливу знижених температур. Крім того, фізіологічна радіація синьо-фіолетової частини спектру активізує утворення білків, червоно-оранжевої – вуглеводів. До речі, спектраль- ний склад сонячного проміння змінюється із зміною розміщення Сон- ця над горизонтом. При низькому розміщенні Сонця зникають майже

всі фіолетові та блакитні промені, але зостається багато червоних. Це впливає на особливості протікання метаболічних процесів у рослин.

Фотосинтетично (фізіологічно) активна радіація (ФАР) обмежу- ється довжиною хвилі в 380 до 710 нм, але навіть у цих межах вона використовується не вся і не однаково. Цікаво, що в прямих сонячних променях міститься лише 35 % ФАР, а у розсіяних – близько 70 %. Це пов’язано з переважанням у розсіяному світлі жовто-червоних проме- нів (50 – 60 %). Хлорофіли, каротиноїди, антоціани та інші рослинні пігменти вибірково поглинають електромагнітні хвилі певної довжини, тому різні рослини мають різні спектральні характеристики поглиненої ФАР. Поглинена хлоропластами сонячна радіація витрачається на процес фотосинтезу. Спектри поглинання у різних груп хлорофілів різні, що пов’язано з особливостями будови цих хімічних речовин. Так, бактеріохлорофіл *а* має спектр поглинання з максимумами 400, 600 та 700 нм, спектри поглинання хлорофілу *а* – 420 та 662 нм, а хло- рофілу *b* – 455 та 644 нм. Крім того, виявлені форми хлорофілів, які поглинають світло з довжиною хвилі 700, 710 і навіть 720 нм. Незва- жаючи на різноманітність спектрів поглинання хлорофілів, завжди чітко вирізняються два максимуми поглинання – в області коротких та в області довгих хвиль.

Лісові фітоценози спроможні затримувати значну кількість соняч- ного світла. В деяких з них дерева та чагарники затримують до 90 – 95 % променів. В умовах листяного лісу, в якому відсутнє листя, від- носна освітленість біля земної поверхні може сягати 50 – 80 % від за- гальної освітленості відкритого місця. Під зрідженим сосновим наса- дженням цей показник складає 10 – 15 %, під широколистяним – у ме- жах 1 – 5 %. У тропічних лісах він коливається від 25 до 2 %. До най- більш густих насаджень помірного клімату відносяться чисті наса- дження ялини європейської. Під наметом цих насаджень можуть зрос- тати лише поодинокі рослини окремих видів.

Через листя верхніх ярусів до нижніх надходять найчастіше зелені та жовті промені, а активні – червоні та оранжеві – поглинаються. То- му рослини, що зростають біля поверхні ґрунту, мають різноманітні анатомо-морфологічні, фізіологічні та біохімічні пристосування до умов слабкої освітленості. Особливі пристосування спостерігаються і у рослин, які зростають на відкритих місцях, в умовах інтенсивної освіт- леності. По відношенню до світла рослини розділяються на три групи:

# світлолюбні (геліофіти);

* **тіньовитривалі (факультативні геліофіти).**
* **тіньолюбні (сціофіти).**

Світлолюбні та тіньолюбні рослини мають ряд чітко виражених характерних анатомо-морфологічних ознак, які зумовлені особливос- тями протікання метаболічних процесів в умовах різної освітленос- ті (рис. 3.4).

Геліофіти Сціофіти

* + сильно розгалужена коренева система
  + відстань між вузлами на стеблі невелика
  + листові пластинки дрібні, іноді товсті, жорсткі, вкриті добре розвинутими покривними тканинами
  + клітини листка добре диференційовані на стовбчасту та губчасту паренхіму
  + велика кількість дрібних продихів на листках
  + велика кількість жилок на листках
  + листя розташовані під кутом до променів, що падають
  + колір листя світлий
  + дрібні щільні хлоропласти
  + листя вкрите волосками
  + коренева система розвинута менше
  + відстань між вузлами у стеблі велика
  + листові пластинки великі, темні, м’які
  + клітини листка слабо диференційовані на стовбчасту та губчасту паренхіму
  + відносно мало продихів на лисках
  + жилок на листках значно менше
  + процес дихання проходить дуже швидко
  + листя

розташоване у вигляді листової мозаїки для збільшення освітленості кожного окремого листка

# Рис. 3.4. Характеристика світлолюбних та тіньолюбних рослин

До **світлолюбних (геліофітів)** можна віднести такі рослини, як модрина європейська (*Larix europaea*), сосна звичайна (*Pinus*

*sylvestris*), береза повисла (*Betula pendula*), кульбаба лікарська (*Taraxa- cum officinale*), різні види злаків. Останні, як відомо, інтенсивно розм- ножуються на сільськогосподарських землях та на відкритих ділянках після вирубки лісу. Практично всі рослини степу – це геліофіти, ска- жімо, відома всім ковила (*Stipa*). До цієї групи рослин слід віднести й ефемероїдів та ефемерів наших лісів – підсніжник звичайний (Galantus nivalis), крупку весняну (Erophila verna), проліску дволисту (*Scilla bifo- lia*) тощо. Ці рослини ростуть у нижньому ярусі, але їх розвиток при- падає на ранню весну, ще до появи листя.

***Ефемери (від грец. ephemeros – одноденний, ко- роткочасний)*** *– однорічні трав’янисті рослини з дуже ко- ротким, як правило, весняним вегетативним періодом.*

***Ефемероїди (від грецьк. ephemerosda – одноден- ний, короткочасний)*** *– багаторічні трав’янисті рослини,*

*для яких характерна осінньо-зимово-весняна вегетація.*

*Квітнуть ранньої весни, влітку надземні пагони повністю відмирають, залишаються лише підземні пагони з бруньками.*

**Тіньолюбні (сціофіти)** рослини розвиваються за умови недостат-

нього освітлення і не переносять яскравого світла. До них відносять рослини нижнього ярусу фітоценозів, а також рослини печер, скель, водних глибин тощо. До тіньолюбних належать квасениця (*Oxalis*), копитняк (*Asarum*), липа (*Tilia*), ялина (*Picea*), чорниця (*Vaccinium*), черемха (*Padus*). Особливо багато сціофітів зустрічається у надґрунто- вому покриві хвойних і широколистяних лісів. Це веснівка дволиста (*Majanthemum bifolium*), вороняче око (*Paris*), плющ (*Hedera*) тощо.

У **тіньовитривалих** рослин, в залежності від умов зростання, про- являються риси властиві як геліофітам, так і сціофітам. Навіть в різних частинах однієї рослини (в залежності від того знаходиться ця частина на світлі чи в тіні) можуть проявлятися ознаки властиві різним еколо- гічним групам по відношенню до світла. Прикладом такої рослини є бук (*Fagus*). Слід також відмітити, що тіньовитривалі рослини мають специфічні пристосування, направлені на адаптацію до недостатнього освітлення. Вони здатні дуже швидко використовувати сонячну радіа- цію у ті невеликі проміжки часу, коли вона безпосередньо надходить до листка. Так, наприклад, сходи клена цукрового (*Azer saccharinum*) і ясена (*Fraxinus*), що з’являються під наметом лісу, здатні при освіт- ленні швидко відкривати продихи і повільно їх закривати.

Чітка означеність світлолюбності та тіньолюбності властива, влас- не, лише **видам які мають вузьке пристосування до світла (сте- нотопам).**

***Стено- (від грец. stenos – вузький, тісний)*** *– час- тина складних слів, що означає: вузький, обмежений, дріб- ний, бідний, слабкий.*

***Стенобіонти (стенотопи)*** *– живі організми, що мо- жуть мешкати лише в певних умовах середовища, за не-*

*значних коливань освітлення, температури, вологості,*

*тиску, солоності, кислотності тощо.*

Більшість рослин набувають тих чи інших морфологічних ознак в

залежності від рівня освітлення. Досліди, які були проведені з світло- любними рослинами, що зростають на відкритих площах, показали, що зменшення інтенсивності сонячного опромінення призводить до змін анатомічної структури, впливає на оптичний апарат та оптичні власти- вості листка (табл. 3.3, 3.4, 3.5).

*Таблиця 3.3.*

# Вплив інтенсивності сонячного опромінення на анатомічну структуру листка Raphanus sativus (редька посівна)

**(% від значення показника для повного опромінення)**

*(за І. О. Шульгіним, 1973)*

|  |  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| **Опромінення** | **Товщина** | | **Кількість клітин** | | **Маса**  **1 см3 сухої маси листка** | **Вміст води** |
| **листок** | **стовбчаста тканина** | **листок** | **стовбчаста тканина** |
| 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 |
| 75 | 90 | 86 | 63 | 64 | 90 | 106 |
| 50 | 80 | 63 | 50 | 50 | 65 | 112 |
| 25 | 54 | 45 | 44 | 45 | 48 | 121 |

В листках редьки посівної при незначному затіненні (зменшенні освітлення на 25 %) майже на 40 % зменшується кількість клітин, осо- бливо за рахунок стовбчастої паренхіми, але товщина листка зміню- ється значно менше. Це вказує на зростання розмірів клітин. Кількість хлоропластів у клітинах також зменшується, але при цьому збільшу- ються їх відносні розміри та вміст у них хлорофілу. Це є свідченням адаптації рослини до умов неповного освітлення. Зменшення освітлен- ня вдвічі призводить до аналогічного зменшення кількості клітин, зро- стання в середньому на 50 % розмірів хлоропластів та зменшення їх кількості майже на 60 %. Зниження освітленості до 25 % від початко- вого рівня призводить до зменшення чисельності хлоропластів на 1 см2 поверхні листка на 70 %. Закономірним є те, що кількість пластид у

клітинах стовбчастої паренхіми зменшується більше, ніж у клітинах губчастої паренхіми. Проявом адаптації рослин до затінення є зрос- тання вмісту хлорофілу в хлоропластах більш ніж вдвічі та збільшення розмірів хлоропластів майже в півтора рази. Відношення площі повер- хні хлоропластів до площі поверхні листка скорочується майже на 60 % у порівнянні з повним опроміненням.

*Таблиця 3.4.*

# Вплив інтенсивності сонячного опромінення на оптичний апарат листка Raphanus sativus (редька посівна)

**(% від значення показника для повного опромінення)**

*(за І. О. Шульгіним, 1973)*

|  |  |  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| **Опромінення** | **Розміри хлоропластів** | | **Кількість хлоропластів**  **у клітині** | | **Кількість хлоропластів на 1 см2 листка** | | |
| **довжина** | **ширина** | **стовбчаста**  **хлоренхіма** | **губчаста**  **хлоренхіма** | **стовбчаста**  **хлоренхіма** | **губчаста**  **хлоренхіма** | **листок** |
| 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 |
| 75 | 121 | 130 | 90 | 88 | 57 | 58 | 57 |
| 50 | 142 | 170 | 82 | 88 | 41 | 45 | 42 |
| 25 | 137 | 162 | 65 | 82 | 29 | 37 | 31 |

Таким чином, загальною реакцією рослин на зменшення рівня освітлення у порівнянні з оптимальним, є зменшення кількості клітин та числа хлоропластів у клітинах. Компенсацією таких негативних змін зі сторони фотосинтетичного апарату є зростання вмісту хлорофі- лу в окремій пластиді. Воно визначається більшою стійкістю пігмент- ної системи у порівнянні з анатомічною.

Дослідження залежності концентрації хлорофілу по відношенню до площі поверхні листка або на одиницю його маси свідчать, що при зниженні освітленості листка вміст хлорофілу зменшується (табл. 3.5). Тобто, зростання вмісту хлорофілу у хлоропластах не компенсує зме- ншення пластид у клітинах та зменшення кількості клітин у листку. Порівняння концентрації хлорофілу у різних за ступенем освітленості листках рослин різних видів вказує на те, що зменшення концентрації хлорофілу у листках – це закономірна адаптаційна відповідь рослин на рівень сонячного опромінення (рис. 3.5). Вона свідчить про наявність природних механізмів, які направлені на оптимізацію фотосинтезу.

*Таблиця 3.5.*

# Вплив інтенсивності сонячного опромінення на оптичні властивості листка Raphanus sativus (редька посівна)

**(% від значення показника для повного опромінення)**

*(за І. О. Шульгіним, 1973)*

|  |  |  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| **Опромінення** | **Відношення площі поверхні хлоропластів до площі поверхні ли-**  **стка** | **Вміст хлорофілу a + b** | | | **Поглинання в області дов- жини хвилі** | | |
| **в 1 дм2** | **в 1 г сухої речовини** | **в хлоропластах (х109)** | **660 – 670 нм** | **540 – 550 нм** | **400 – 700 нм** |
| 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 |
| 75 | 68 | 89 | 115 | 157 | 100 | 93 | 95 |
| 50 | 60 | 74 | 120 | 185 | 93 | 83 | 90 |
| 25 | 43 | 66 | 135 | 214 | 89 | 71 | 76 |

|  |  |  |
| --- | --- | --- |
| **4,3 4,2**  **мг / дм2** 4,5 **3,8**  4 **3,5 3,3**  3,5 **2,9**  3  **2,1 2,1 2,2**  2,5  2  1,5  1  0,5  0  Tilia parviflora Ehrh. Alnus incana (L.) Acer platanoides L. (Липа дрібноквіткова) Moench. (Вільха сіра) (Клен гостролистий) | | |
|  | Тіньовий листок Затінений листок Освітлений листок |  |

# Рис. 3.5. Кількість хлорофілу в листках різних видів рослин в залежності від освітлення



*(за І. О. Шульгіним, 1973)*

Розмах пристосувальної здатності до зміни інтенсивності освіт- лення у рослин коливається в широких межах. Відомий російський вчений М. К. Турський розробив шкалу, за якою розмістив деревні породи по мірі зменшення їх вибагливості до сонячної радіації:

*модрина* *береза* *сосна звичайна* 

*осика (тополя тремтяча)* *верба* *дуб* *ясен*

*клен* *вільха сіра* *ільмові (в’яз)*

*сосна кримська* *вільха чорна* *липа*

*граб* *ялина* *бук* *ялиця.*

Світло відіграє провідну роль у формуванні листків – фотосинте- зуючого апарату рослин. Так, для рослин відкритих місць зростання в умовах високої інсоляції характерний високий вміст пігментів і ксеро- морфність листової структури. Остання проявляється у наступних ана- томо-морфологічних ознаках листка:

* чітко виражена стовбчаста тканина;
* потовщені стінки епідермісу;
* товста листова пластинка;
* дрібні розміри клітин.

***Інсоляція (від лат. insolo – виставляю на сонце)*** *– опромінення земної поверхні сонячною радіацією, яке зале- жить від висоти стояння Сонця над горизонтом, висоти місцевості над рівнем моря, її експозиції. Виражається у кі- лькості сонячної радіації на одиницю площі земної поверхні.*

***Ксероморфність (від грец. xeros – сухий)*** *– сукуп- ність морфологічних і анатомічних ознак, характерних для*

*рослин посушливих умов зростання.*

В той же час, в регіонах з меншою інсоляцією відмічається мезо-

морфний тип структури листка:

* тонка листова пластинка з відносно слаборозвинутою стовпча- стою тканиною;
* великі розміри клітин;
* невелика кількість пластид і вмісту пігментів на одиницю по- верхні листка.

***Мезоморфність (від грец. mesos – середній, про- міжний)*** *– сукупність морфологічних і анатомічних ознак, характерних для рослин, що займають проміжне положення між посушливими та перезволоженими умовами зростання.*

Підтвердженням цих закономірностей є результати визначення вмісту хлорофілу у 760 видів рослин, які ростуть в різних фізико-

географічних зонах (рис. 3.6, табл. 3.6). Дослідженнями встановлено закономірне збільшення концентрації хлорофілу в листках рослин при

переході від зон з меншою до зон з більшою інсоляцією. Так, у різних

видів рослин тундрової зони Кольського півострову (низька інсоляція) листки мають різну будову, але, незалежно від виду, вони характери- зуються мезоморфністю. З переміщенням на південь спостерігається поступова перебудова листового апарату в напряму ксероморфних ознак. Найчіткіше ці ознаки проявляються у рослин степів, напівпус- тель і високогір’я. В сухих саванах Західної Африки рослини зазвичай мають товсті (0,2 – 0,3 мм) листки з товстим, багатошаровим (5 – 10 шарів) мезофілом, високим вмістом стовпчастої тканини. У 80 % рослин цієї зони кількість клітин нижньої епідерми варіює від 1500 до 3000 і більше клітин на 1 мм2. Рослини характеризуються мікрофільні- стю (утворення дрібних листків) та збільшенням розсіченості листових пластинок.



**г хлорофілу на кг** 8

**сирих листків**

7

6

5

4

3

2

1

0

**60º півн.ш. 45º півн.ш. 6º півд.ш.**

|  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- |
|  | 60º півн.ш. | 45º півн.ш. | 6º півд.ш. |
| Мінімум | 0,96 | 1 | 0,86 |
| Середне | 2,36 | 2,52 | 2,66 |
| Максимум | 3,8 | 4,8 | 7,9 |

# Рис. 3.6. Кількість хлорофілу в листках рослин різних широт

*(за І. О. Шульгіним, 1973)*

Втім, не буває правил без виключень. У лісах помірної зони досить поширені такі рослини як копитняк європейський (*Asarum europaeum*), грушанка круглолиста (*Pyrola rotundifolia*), брусниця (*Vaccinium vitis- idaea*), чорниця (*Vaccinium myrtillus*), буяхи (*Vaccinium ulignosum*), му- чниця (*Arctostaphylos uva-ursi*). Вони належать до тіньовитривалих

рослин але, в той же час, їх листки мають ознаки, характерні для світ- лолюбних видів – товсті шкіряні листові пластинки, значну кількість пігментів (3 – 7 мг/дм2). Вважається, що ці види походять з субтропіч- них районів і, напевно, в процесі свого подальшого розселення на пів- ніч, зберегли окремі ознаки своїх пращурів. В той же час, в процесі адаптації, вони набули і рис, характерних для тіньовитривалих та ті- ньолюбних рослин.

*Таблиця 3.6.*

# Розподіл видів за кількістю хлорофілу в листках рослин різних широт

*(за І. О. Шульгіним, 1973)*

|  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- |
| **Кількість хлорофілу, г/кг свіжих листків** | **Число видів рослин, %** | | |
| **60º північної широти** | **45º північної широти** | **6º південної широти** |
| 0,8 – 1,0 | 1,3 | 0,7 | 2,5 |
| 1,1 – 2,0 | 15,5 | 26,5 | 36,0 |
| 2,1 – 3,0 | 77,5 | 50,5 | 27,5 |
| 3,1 – 4,0 | 5,7 | 16,5 | 16,0 |
| 4,1 – 5,0 | 0 | 5,8 | 13,0 |
| 5,1 – 6,0 | 0 | 0 | 4,0 |
| 6,1 – 7,0 | 0 | 0 | 1,0 |

Умови освітлення істотно відрізняються також в різних поясах гірських систем. Надходження сонячної радіації на одиницю поверхні в горах істотно вища, ніж на рівнинах. Крім того, в гірській місцевості інтенсивність світла на південних схилах більша, ніж на північних. Збільшення освітленості на висоті пояснюється зменшенням дії забру- дненості повітря. Зниження температури повітря з висотою компенсу- ється для рослин збільшенням інфрачервоних променів, які поглина- ються водою рослин і нагрівають листя. Високогірна рослинність і рослини альпійської флори зазнають впливу значних рівнів сонячної радіації і, в першу чергу, значно більших доз ультрафіолетового опро- мінення різної довжини. Внаслідок цього у них виробилися специфічні фізіологічні та морфологічні пристосування до зростання в таких умо- вах. Відомо, що ультрафіолетова радіація вибірково поглинається рос- линними пігментами, нуклеїновими кислотами, білками та іншими сполуками. Це спричиняє певні цитоморфологічні, фізіологічні та біо- хімічні зміни у рослин (табл. 3.7). В той же час встановлено, що під дією ультрафіолетового опромінення підсилюється проростання на- сіння, покращуються їх характеристики. Рослини, що розвиваються з такого насіння, краще ростуть.

Як відомо, однією з найважливіших функцій зелених рослин є тра- нспірація.

***Транспірація (від лат. trans – через, spiro – дихаю, видихаю) –*** *фізіологічне випаровування води рослинами, яке забезпечує неперервний потік води від коренів до листків, об’єднуючи всі органи рослини в єдине ціле.*

*Таблиця 3.7.*

# Порівняльна чутливість клітинних структур епідермісу цибулі до дії ультрафіолетової радіації

*(за О. П. Дубовим, 1963)*

|  |  |  |
| --- | --- | --- |
| Структури клітини | Величини доз ультрафіолетової радіації, ерг/см2·х 106 | |
| Початок змін | Кінець змін (порогова доза) |
| Мітохондрії | 1,0 | 3,0 |
| Ядро | 2,0 | 4,0 |
| Цитоплазма | 3,0 | 6,0 |
| Лейкопласти | 3,0 | 6,0 |

Інтенсивність світла впливає на інтенсивність транспірації, синтез хлорофілу, обмін речовин, розкриття продихів, і тим самим, на ріст, розміри і будову листя та пагонів. Транспірація найбільш активно про- ходить під впливом променів всього видимого спектру.

# 3 . О с о б л и в і с т ь п р о т і к а н н я фо т о с и н т е з у в з а л е ж н о с т і в і д о с в і т л е н н я

Фотосинтез – унікальний процес, наслідком якого є акумуляція енергії Сонця живою речовиною. Сонячне випромінювання є основ- ним абіотичним фактором, який визначає особливості протікання фо- тосинтезу у рослин. На підставі досліджень К. А. Тімірязєва та інших вчених встановлена залежність активності фотосинтезу від інтенсив- ності сонячної радіації (рис. 3.7).

Дослідження інтенсивності фотосинтезу в залежності від величини освітлення для сіянців різних порід свідчать, що ця залежність досить складна та своєрідна для різних видів рослин (рис. 3.8). Процес фото- синтезу розпочинається з певного порогового значення.

# Світловим порогом фотосинтезу називається мінімальна інтенсивність сонячної радіації, при якій починається фото- синтез.

Виявлено, що значення світлового порогу наступає при дуже неве-

ликій освітленості – 15 – 20 лк.

 ***Одиниці вимірювання освітлення в системі СІ:***

***Кандела*** *(кл) – одиниця вимірювання сили світла, що відповідає випромінюванню з площі поверхні в 1/600 000 м2 перетину повного випромінювача в перпендикулярному до нього напрямі за температури затвердіння платини (2042оК) і тиску 101 325 ньютона на 1 м2. 1 кл = 1 св (свічка).*

***Люмен*** *(лм) – одиниця вимірювання світлового пото- ку, що визначається як енергія світла, випромінюваного за*

*1 с всередині просторового кута в 1 стерадіан однорідним*

*джерелом світла силою в 1 кл. 1 лм = 1 кл х 1 ср.*

***Люкс*** *(лк) – одиниця вимірювання освітленості, що визначається як освітленість світловим потоком в 1 лм, який припадає на 1 м2 перпендикулярно до розташування площини. 1 лк = 1 лм х 1 м-2.*

100

80

60

40

20

0 0,2 0,4 0,6 0,8 1

0

# Рис. 3.7. Залежність інтенсивності фотосинтезу від величини сонячної радіації

*(за К. А. Тімірязєвим, 1889*)

Примітка:

на осі абсцис – величина сонячної радіації в частинах від освітленості відкритого місця; на осі ординат – інтенсивність фотосинтезу у відсотках до максимальної величини.

Збільшення інтенсивності освітлення вище порогового призводить до інтенсифікації фотосинтезу. Встановлено, що в межах від 1 % до 15 % від повної освітленості інтенсивність фотосинтезу зростає прямо

пропорційно кількості сонячній радіації (при всіх інших рівних еколо- гічних умовах). При подальшому збільшенні освітлення інтенсивність фотосинтезу продовжує зростати, але більш повільними темпами. По- тім, по досягненню певного рівня (різного для різних видів рослин), стабілізується і може, навіть, знижуватися. Причинами уповільнення фотосинтезу можуть бути різні особливості життєдіяльності рослин, наприклад, інтенсивність дихання, передчасне закриття продихів (осо- бливо при нестачі води), надмірне накопичення продуктів асиміляції у листі тощо.

100 1 2

90

Фотосинтез в % від наявного максимуму

80

3

70

4

60

50

40

30

20

10

0

0 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10

Інт енсив ніст ь св іт ла, т ис. фут о-св ічок

# Рис. 3. 8. Вплив інтенсивності сонячної радіації на фотосинтез у сіянців сосни і листяних порід (при 30ºС).

* 1. – дуб двоквітковий; 3 – корнелієве дерево;
  2. – дуб червоний; 4 – сосна скипидарна.

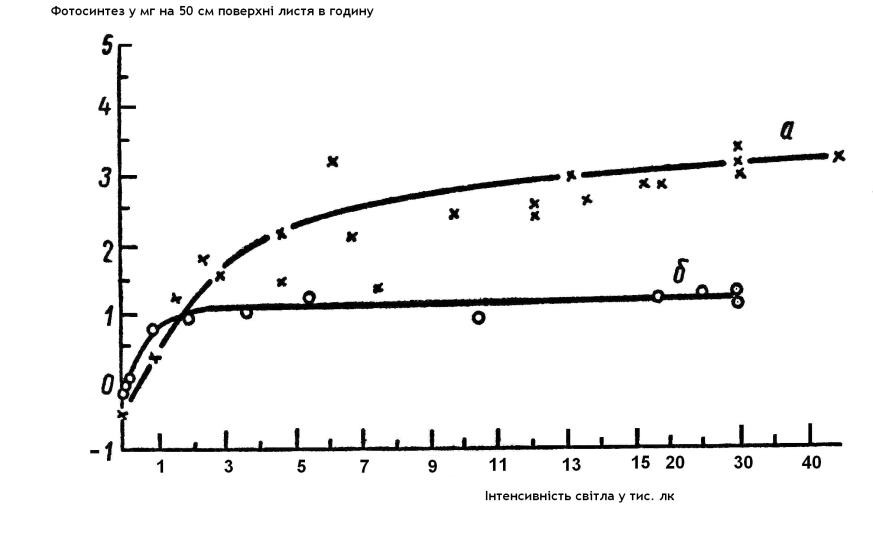
# Точка світлового насичення – це значення інтенсивності освітлення, при якому наступає стабілізація фотосинтезу.

У тіньовитривалих рослин точка світлового насичення настає при

силі світла близько 200 ккал/м2 на годину, а у світлолюбних – при 300 – 400 ккал/м2 на годину (рис. 3. 9). Таким чином, фотосинтез у ті-

ньового листя досягає точки світлового насичення при більш низькій

інтенсивності світла, ніж у світлового. Але слід пам’ятати, що світлове насичення фотосинтезу залежить від інших екологічних факторів (те- мператури повітря та ґрунту, вмісту СО2 у повітрі тощо).



# Рис. 3. 9. Інтенсивність фотосинтезу у світлового (а) та тіньового (б) листя бука європейського при різній інтенсивності світла

*(за Bohning, 1949)*

Інтенсивність фотосинтезу дуже тісно пов’язана з інтенсивністю росту рослин. Інтенсивність фотосинтезу можна виміряти в контро- льованих умовах за кількістю використаного рослиною діоксиду Кар- бону. Виявилося, що при дужу низькому рівні освітлення фотосинтез проходить повільно, тому рослина поглинає в процесі фотосинтезу менше СО2, ніж виділяє його при диханні. В даному випадку в атмос- феру виділяється не кисень, а вуглекислий газ. При збільшенні освіт- лення інтенсивність фотосинтезу зростає, що призводить до підвищен- ня виділення кисню рослиною. Враховуючи те, що результатом фото- синтезу є утворення органічних речовин, а наслідком дихання – їх роз- пад, співвідношення між інтенсивністю протікання цих двох процесів має велике значення для характеристики життєдіяльності рослинного організму.

# Світлова компенсаційна точка – це той рівень фотосинтезу, при якому кількість СО2, яка виділяється рослинами при диханні, дорівнює його кількості, що поглинається в процесі фотосинтезу.

Величина світлової компенсаційної точки значно варіює у різних видів рослин. Так, в експериментальних дослідженнях з 14 видами деревних рослин американський дослідник А. Бернес (1923) виявив, що сосна жовта і сосна звичайна потребують для досягнення величини світлової компенсаційної точки втричі більше світла, ніж їх родичка сосна веймутова.

Життєдіяльність рослин можлива також при рівні освітлення, ни- жчому за значення світлової компенсаційної точки. В цьому випадку важливе значення мають розміри плодів, з яких розвиваються дані ро-

слини. Чим більший плід та чим більший в ньому запас поживних ре- човин, тим краще і тим довше розвивається рослина. Після вичерпу- вання запасу поживних речовин при недостатньому освітленні рослина

гине. Наприклад, під наметом лісу є велика кількість рослин деревних

порід однорічного та дворічного віку. Через недостатню освітленість їх розвиток залежить від запасу поживних речовин у плодах. Підтвер- дженням цього є те, що більш життєздатними є рослини з більшими розмірами плодів. Але до старшого віку більшість з цих дерев зазвичай не доживає через нестачу поживних речовин.

# 4 . Ф о то п е р і о д и з м

На рослини впливають не тільки сила та якість світла, але і трива- лість та періодичність освітлення. Цілком очевидно, що кількість світ- ла періодично змінюється в залежності від зміни пори року та протя- гом доби. З такими періодичними змінами пов’язані сезонний і добо- вий ритми активності рослин.

Відомо, що рослини, у відповідності до сезону, проходять різні фази розвитку – фенологічні фази, що приурочені до певних фенологі- чних дат. Основоположником фенології вважають Р. Реомюра, який в 1735 р. встановив залежність розвитку рослин від сезонних змін. При фенологічних дослідженнях реєструють настання таких фенофаз, як набухання та розкриття бруньок, початок та закінчення цвітіння, повне дозрівання плодів тощо. Ці спостереження мають велике практичне значення, тому ще в 1748 р. К. Лінней запропонував створити систему фенологічних спостережних пунктів. Фенологічні зміни рослин – це результат дії комплексу метеорологічних умов, серед яких чільне міс- це посідають умови освітлення. Експериментально встановлено, що для досягнення тієї чи іншої фенологічної дати кожному виду рослин необхідна певна кількість сонячної радіації (рис. 3.10).

Для означення впливу на розвиток рослин змін освітлення протя- гом доби У. У. Гарнером і Х. А. Аллардом (1920, 1932) було запропо- новано термін “фотоперіодизм”.

# Фотоперіодизм (від грец. photos – світло та periodos – круго- обертання, обхід) – це реакція рослин на співвідношення тривалості дня і ночі, що відображається на процесах росту і розвитку та пов’язана з пристосуванням рослин в онтогенезі до сезонних змін зовнішніх умов.



**Сумарна**

**освітленість, лк**

8000

7000

6000

5000

4000

3000

2000

1000

0

Горох Ячмінь Пшениця Квасоля Тютюн Редька Кукурудза

# Рис. 3.10. Значення сумарної освітленості, необхідне для досягнення фази плодоношення для рослин різних видів

У. У. Гарнер і Х. А. Аллард виконали величезну кількість дослі- джень, які показали, що вегетативний розвиток і початок процесів плодоношення значно залежать від відносної тривалості дня і ночі. Але ще Ч. Дарвін (1880), досліджуючи рухи рослин, встановив, що вплив зовнішнього фактора (при фототропізмі – світла) викликає под- разнення в точках росту, а реакція (згинання пагона) виникає нижче – в зоні розтягання. Дослідження багатьох вчених, зокрема О. Г. Шенкеля (1904, 1928), свідчать про те, що тропізми залежать не лише від ростових речовин. Встановлено, що під впливом світла від- бувається нерівномірний розподіл цитоплазми. Це призводить до інте- нсифікації фізіологічних процесів в певній частині клітини, до якої

інтенсивніше надходять ростові речовини, які викликають її розтяган- ня. Крім нерівномірного розподілу цитоплазми, існують й інші факто- ри, що дозволяють рослинам розвиватися у напрямі кращого освітлен- ня.

Дослідниками встановлено, що сезонна ритмічність життєвих процесів рослин визначається поступовим скороченням світлої части- ни доби восени та збільшенням навесні. У відповідності до цього орга- нізми виробили механізм реагування на **фотоперіоди** (тривалість дня) та **ніктоперіоди** (тривалість ночі). У процесі філогенезу рослини прис- тосувалися до певної тривалості дня і ночі в межах свого ареалу. Ця властивість закріплена спадково. Зменшення довжини світлого дня (фотоперіоду) наприкінці літа призводить до зменшення інтенсивності росту рослин, стимулює відкладення запасних поживних речовин і перехід до стану покою. Збільшення фотоперіоду в кінці зими – на початку весни, визначає терміни цвітіння рослин (вільхи, ліщини, ма- ти-і-мачухи тощо).

Відомо, що тривалість щоденного освітлення змінюється в залеж- ності від географічної широти місцевості і сезону року (табл. 3.8). На півдні літом світлові дні більш коротші, ніж на півночі. Тому розріз- няють два **типи фотоперіодизму**:

* + короткоденний;
  + довгоденний.

*Таблиця 3.8.*

# Залежність фотоперіоду від сезону року і географічної широти

|  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- |
| Місяць | Тривалість освітлення (години і хвилини) на широті (град.) | | | |
| 0о | 30о | 50о | 70о |
| Січень | 12,54 | 11,19 | 9,49 | 5,44 |
| Березень | 12,51 | 12,48 | 12,57 | 13,36 |
| Червень | 12,53 | 15,02 | 17,50 | 24,00 |
| Вересень | 12,50 | 13,02 | 13,46 | 15,38 |
| Грудень | 12,53 | 10,09 | 9,26 | 4,16 |

За спадково-стійкою фотоперіодичною реакцією на фазу цвітіння рослини розділяють (Шульгін, 1973) на декілька груп:

* + **нейтральні рослини**, розвиток яких йде практично однаково при будь-якій довжині дня;
  + **короткоденні рослини**, розвиток яких затримується при по- довжені (понад 10 – 12 год.) дня і скороченні ночі;
  + **довгоденні рослини**, розвиток яких проходить найбільш шви- дко при 22 – 24-годинному дні і затримується із скороченням дня і

збільшенням ночі.

Крім того, виділяють ще декілька проміжних груп:

* **проміжні (стенофотоперіодичні), або вузькоспеціалізовані рослини**, які здатні до розвитку тільки у вузькому діапазоні дов- жини фотоперіоду (10 – 12 або 12 – 15 годин);
* **двоїсті (амбіфотоперіодичні) рослини**, які зацвітають при короткому (6 – 10 год.) або довгому (понад 18 год.) фотоперіодах, але не зацвітають при проміжній (14 – 16 год.) довжині дня;
* **короткодовгоденні рослини**, які потребують спочатку корот- ких, а потім довгих днів;
* **довгокороткоденні рослини**, які потребують спочатку дов- гих, а потім коротких днів.

Короткоденні рослини ростуть, в основному, у низьких широтах, а довгоденні – у помірних і високих. Для видів, які мають широкі ареа- ли, що простягаються з півночі на південь, рослини з півночі будуть мати інші ритми життя, ніж ті, що зростають на півдні. Це слід пам’ятати при використанні насіння у сільському та лісовому госпо- дарстві. Так, у білої акації при короткому дні зникають колючки і по- товщується корінь. При додатковому освітлені цієї рослини протягом 14 місяців вчені отримали 3 річні кільця деревини, а у модрини приріст збільшився за цей же період у 15 разів. Виявилося, що ялина із змен- шенням сили світла від 6000 до 4000 лк не знижує приросту, а сосна, береза і модрина його уповільнюють. Штучне продовження світового періоду може привести до того, що рослини не будуть готові до стану зимового спокою.

Реакція рослин на світло зумовлена наявністю світлочутливого ре- цепторного білка **фітохрому**. Він був знайдений в усіх органах рослин. Це зв’язаний з мембранами хромопротеїд, який під дією світла змінює свою форму та максимум світопоглинання. Фітохром синтезується у фізіологічно неактивній формі, яка під дією червоного світла перехо- дить у фізіологічно активну форму. В темряві процес проходить у зво- ротному напрямі. Таким чином, фітохром діє як біологічний вимикач, контролюючи процеси фотоморфогенезу такі, як гальмування подов- ження міжвузля, прискорення росту листків, проростання насіння то- що.

Для рослин характерна не тільки оптимальна довжина фотоперіоду і ніктоперіоду, але й критична тривалість дня і ночі, за межами яких генеративний розвиток майже неможливий. Довгоденні рослини не реагують на тривалість ночі, а критична довжина дня (при суцільній ночі) складає 5 – 10 год. Короткоденним рослинам необхідно не менше 2 – 5 год. світла на добу і не менше 6 – 18 год. темноти. Кожний вид має свої порогові значення тривалості дня і ночі і більша частина рос-

лин, хоч і повільно, але може переходити до розвитку і при несприят- ливому фотоперіоді.

# . С в і т л о в и й р е ж и м у фі т о ц е н о з і

До найважливіших властивостей лісових екосистем належить яру- сність. Лісова рослинність своїм наметом затримує сонячну радіацію, створюючи специфічні умови існування для рослин нижніх ярусів. Кількість затриманої сонячної радіації залежить від породного складу насадження, його віку та повноти, від типу лісу. Втім, для початку процесу фотосинтезу і утворення хлорофілу рослинам достатньо до- сить слабкого світла. Хвойні породи здатні утворювати хлорофіл на- віть у темряві (наприклад, у полярних широтах, де сосна та ялина зна- ходяться майже 100 днів у відносній темряві). Однак, для нормального розвитку рослин зміна дня та ночі і надходження певної кількості світ- ла є обов’язковою умовою існування.

Ґрунтовні дослідження, проведені О. О. Молчановим ще у 50 – 60- ті роки минулого століття, дозволили визначити баланс сонячної раді- ації в лісових екосистемах (рис. 3.11.). Відповідно до наведених розра- хунків, компоненти фітоценозу отримують менше половини радіації від тієї, що надходить до верхньої межі атмосфери (48 %). Понад по- ловину її розсіюється, поглинається та відбивається атмосферою. Бі- льша частина сонячного випромінювання, яке надійшло до лісового біогеоценозу, відбивається від різноманітних поверхонь його складо- вих та виділяється у формі тепла (35 %). Лише 13 % сонячної радіації, що проходить або розсіюється в атмосфері, використовується для за- безпечення фізіологічних процесів.

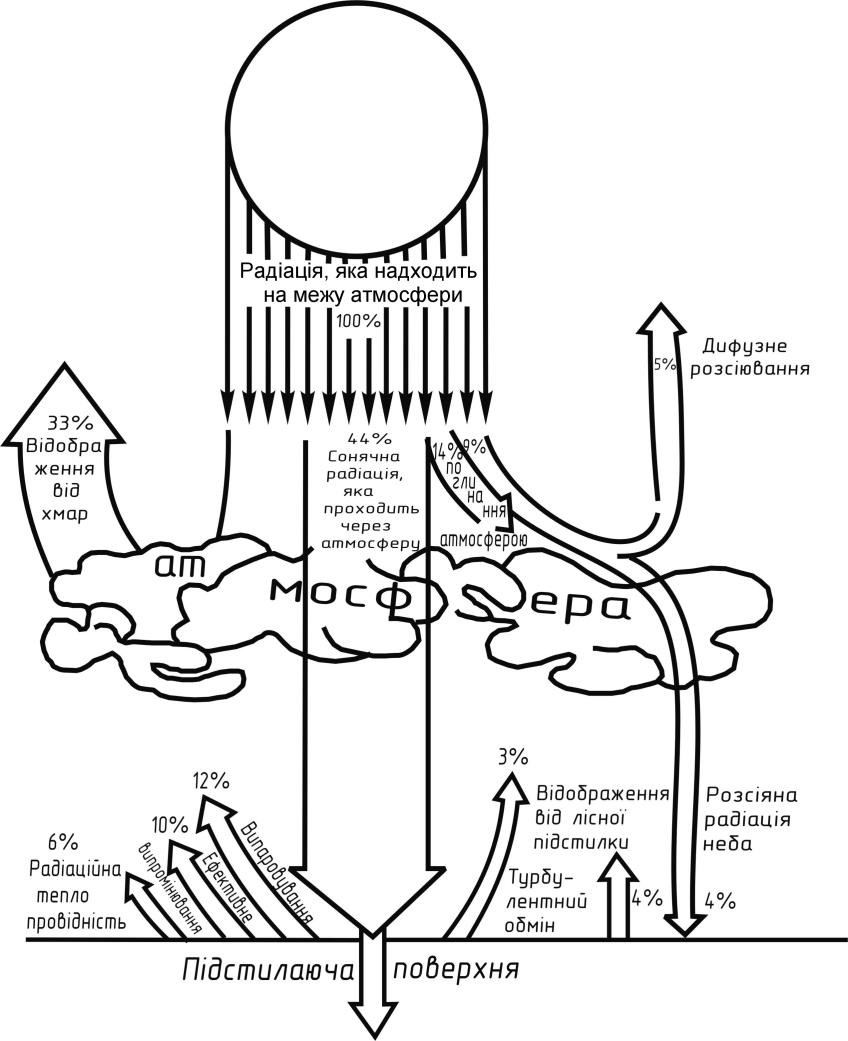
В лісових насадженнях простежується також вертикальний розпо- діл величини сонячної радіації Так, у дослідженнях О. О. Молчанова показано, що інтенсивність освітлення у 100-річному деревостані сос- няку-брусничнику на поверхні ґрунту знижується, у порівнянні з пове- рхнею крони, на 95 % (рис. 3.12).

Величини тривалості дня і ночі та кількості світла, необхідні для розвитку різних деревних порід, значно відрізняються. Відомо, що по-

казник величини піднаметової радіації, виражений у відсотках від опромінення відкритих місць, змінюється в залежності від віку дерево- станів. Так, за даними М. І. Сахарова для сосняка-брусничника, в 15- річних насадженнях показник під наметової радіації складає 36,2 %, в 30-річних – 16,6 %, в 70-річних – 22,7 %, в 100-річних – 30,7 %. З віком у насадженнях змінюються розміри крон, ступінь охвоєності і облис- тяності, що призводить до зміни кількості світла, яке проходить до поверхні ґрунту. Найбільша затіненість спостерігається в 30-річних насадженнях, що пов’язано з максимальною зімкнутістю крон, харак- терною для жердинового віку. По мірі старіння насаджень зімкнутість

крон зменшується, що збільшує кількість світла і тепла, яке проникає

під полог лісу.



# Рис. 3.11. Баланс сонячної радіації в лісовому біогеоценозі

*(за О. О. Молчановим, 1964)*

Російський вчений М. І. Сахаров вивчав надходження сонячної ра- діації під полог насаджень для різних типів лісу (табл. 3.9). Виявляєть- ся, що в густих ялинниках у стадії жердняку освітленість опівдні ста- новить не більше, ніж 1 – 2 % у порівнянні з полем. По мірі зниження повноти насаджень надходження сонячної радіації до нижніх ярусів рослинності збільшується. Якщо в сосняку-брусничнику при повноті

0,7 сумарна радіація складає 31,5 %, то при зімкнутості 0,9 вона дорів- нює 11,6 %, тобто на кожні 0,1 повноти освітлюваність змінюється приблизно на 10 %. На освітленість поверхні ґрунту в насадженнях значною мірою впливає наявність та кількість підросту та підліску. Наприклад, густий підлісок з ліщини більше зменшує радіацію, що досягає поверхні ґрунту, ніж лісовий намет деревостану.



**%**

100

80

60

40

20

0

Над

поверхне ю крон

Під кронами

На висоті 1 м над ґрунтом

Над трав’яним покривом

У

моховому покриві

Величина сонячної радіації, % 100 30 25 10 5

# Рис. 3.12. Вертикальний розподіл величини сонячної радіації у 100- річному деревостані сосняку-брусничнику

*Таблиця 3.9.*

# Надходження сонячної радіації під крони деревних порід в різних деревостанів

|  |  |
| --- | --- |
| Тип лісу | Освітленість під кронами насаджень,  % від освітленості відкритого місця |
| Сосняк моховий | 39,8 |
| Сосняк сфагновий | 36,1 |
| Сосняк брусничний | 24,9 |
| Сосняк чорничний | 19,5 |
| Сосняк молінієвий | 16,2 |
| Дубняк липовий | 14,8 |
| Осичник липовий | 11,2 |

|  |  |
| --- | --- |
| Сосняк ліщиновий | 10,0 |
| Сосняк зеленомошний | 6,5 |
| Ялинник чорнично-кислицевий | 5,2 |

Деревні рослини помітно реагують на зміну освітлення. Інтенсивне освітлення і висока температура викликають розпад хлорофілу і заги- бель листя. Нестача світла викликає ослаблення асиміляції і відмиран- ня спочатку листя, а потім і гілок. Дослідженнями встановлено, що велика кількість світла використовується при розсіяному освітленні, яке містить до 50 – 60 % ФАР, що сприяє утворенню органічних речо- вин. За спостереженнями Л. А. Іванова, вміст ФАР у розсіяному світлі блакитного неба доходить до 90 %. В радіації, що проникає під намет сосни, він складає близько 30 %, в густих насадженнях зменшується до 17 %.

Ослаблення інтенсивності освітлення компенсується підвищенням фізіологічної якості світла. Коефіцієнт використання фізіологічної ра- діації при оптимальній густоті деревостану сягає 3 %, тоді як коефіці- єнт використання сумарної радіації, що йде на процес фотосинтезу, складає близько 1,5 %. Інша частина енергія світла витрачається на транспірацію. Встановлено, що ступінь світлолюбності і тіньовитрива- лості рослин визначається інтенсивністю дихання. Н. А. Максимов розрахував, що при високій інтенсивності світла споживання промени- стої енергії в процесі фотосинтезу більш ніж у 10 разів перевищує її споживання при диханні. Зі зменшенням освітленості настає момент, коли процеси фотосинтезу і дихання врівноважуються, тобто настає точка компенсації. Для більшості рослин вона ще не встановлена, од- нак Л. А. Іванов вважає, що при температурі 18 – 20С хвоя сосни до- сягає компенсаційного мінімуму при радіації 3 – 5 % від освітлення відкритого місця, а тіньова хвоя – при більш слабкому освітленні.

Освітленість у насадженнях різко змінюється по вертикалі: від 300

– 400 лк у молодняках до 1200 лк у стиглих насадженнях. Наприклад, освітленість на половині висоти деревостанів в 2 – 5 разів більша в порівнянні з освітленістю поверхні ґрунту. У стиглих деревостанах освітленість між кронами зростає до 70 %, у молодих і середньовіко- вих насадженнях коливається від 4 до 18 %. При густому стоянні де- рев, особливо при наявності рясного підліску, знижується приріст де- ревини у комлевій частині. Саме тому вирубка другого ярусу і підліску поліпшує приріст навіть у перестійних деревостанів.

Кількість сонячної радіації впливає на стан надґрунтового покри- ву. Дослідженнями О. О. Молчанова встановлено, що при освітленості менше 0,6 % (від її величини на відкритому просторі) трав’яниста рос- линність зникає. Для її сприятливого розвитку достатня освітленість у

1. – 3 %. Для росту і розвитку підліску під наметом насаджень освітле- ність повинна бути не менш 4 – 7 % від освітленості відкритого прос- тору. У цих умовах кількість підросту може досягати восьми – десяти тисяч рослин на одному гектарі.

Енергетична відкритість біосфери забезпечується фотосинтетич- ним перетворенням сонячної енергії в енергію хімічних зв’язків живої речовини. Оскільки для здійснення будь-якого процесу в природі не- обхідна енергія, природно, що адаптація до сонячного випромінюван- ня, до оптимального поглинання і використання сонячної енергії були і є основним стрижнем еволюції. Еволюційний процес, який розпочався у далеких геологічних епохах, привів до створення унікальної оптич- ної системи – зеленого листка. Листок здатний поглинути 80 – 90 % сонячної радіації у відносно вузькому діапазоні хвиль від 300 до 700 нм. В той же час, аналіз оптичних властивостей фотосинтетичного апарату рослин свідчить, що пристосованість листка до сонячної раді- ації не абсолютна, а відносна. Так, наприклад, від рослин, що зроста- ють в умовах незначної інсоляції під наметом деревних порід, можна було б очікувати або збільшення поглинаючої здатності листка або здатності до засвоєння шляхом фотосинтезу не лише видимої, але і інфрачервоної частини спектру. Але жодне з вказаних пристосувань практично не спостерігається – оптичний апарат цих рослин залишив- ся недорозвиненим. Це може свідчити про те, що еволюція різних рос- лин тривала різний час – одні є древніми, реліктовими формами, інші більш сучасними. Деякі вчені вважають, що адаптивність властива (або була властива) всім організмам, а причини недостатньої присто- сованості рослин до сонячної радіації необхідно шукати в екологічних умовах середовища минулих періодів і у їх невідповідності сучасним умовам освітленості. Така відносна пристосованість сучасних рослин характерна не лише для світла, але і для інших абіотичних умов сере- довища.

## Контрольні питання:

1. *Охарактеризуйте спектральний склад сонячного випроміню-*

*вання. Яка частина спектра поглинається під час фотосинтезу?*

1. *Яку роль у життєдіяльності рослин відіграють різні частини спектру сонячної радіації?*
2. *Охарактеризуйте процес поширення сонячної радіації після її надходження до верхньої межі атмосфери. Поясніть від чого за-*

*лежить частка сонячної радіації, що надходить до поверхні ґрун- ту.*

1. *Обґрунтуйте за яких умов сонячна енергія найбільш ефектив- но використовується рослинами.*
2. *Яка роль рослин у формуванні альбедо підстилаючої поверхні?*
3. *В чому полягають особливості пристосування світлолюбивих і тіньолюбивих рослин до умов різної освітленості?*
4. *Поясніть чим викликані особливості будови та властивостей листя рослин з різним відношенням до умов освітлення?*
5. *Яким чином інтенсивність сонячної радіації впливає на фото- синтез рослин? Поясніть чому надлишок освітлення може пригні-*

*чувати фотосинтез.*

1. *Назвіть основні групи рослин за їх фотоперіодичною реакці- єю.*
2. *В чому полягають особливості розподілу сонячної радіації у лісових екосистемах?*
3. *Яким чином ефективність використання сонячної радіації ро- слинами залежить від впливу на них інших екологічних факторів?*

# Лекція 4

**Т Е М П Е Р АТ У Р А Я К Е К О Л О Г І Ч Н И Й Ф АК Т ОР**

Після надходження сонячної радіації до поверхні Землі значна її частина перетворюється в тепло, тому Сонце є основним і практично

єдиним джерелом теплової енергії на планеті. У порівнянні з сонячною радіацією, всі інші джерела тепла мізерні. Наприклад, певна кількість тепла надходить з земних надр. Це складає 54 кал на рік на кожний

квадратний сантиметр поверхні, що у 5000 разів менше ніж тепло від Сонця. З глибиною температура надр збільшується на 1 градус на ко- жні 35 м, що також не дозволяє говорити про її суттєвий вплив на біо-

ту. Таким чином, Сонце – це не лише джерело світла, а й джерело теп-

ла, за рахунок яких формуються наземні екосистеми.

# 1 . Х а р а к т е р и с ти к а т е м п е р а т у р н о г о р е ж и м у ф і т о ц е н о з у

Сонячне випромінювання не лише забезпечує світлом, але й ство- рює температурні умови, необхідні для росту та розвитку рослин. Те- мпературний режим, як і світловий, змінюється на Землі протягом ро- ку та доби. Він залежить від широти місцевості, висоти над рівнем мо- ря, відстані від морів, океанів, річок, озер та інших водойм. На нього впливають льодовики, вітри, колір ґрунту та його структура. Сонячні промені, проходячи крізь атмосферу, нагрівають повітря та ґрунт. Чим чистіше повітря, тим швидше нагрівається ґрунт, чим воно брудніше, тим швидше нагрівається повітря і повільніше ґрунт.

Як відмічалося вище, половина сонячної променистої енергії, яка доходить до земної поверхні, припадає на теплові інфрачервоні проме- ні. Чим вище над горизонтом знаходиться Сонце, тим менший шлях цих променів через атмосферу, тим менше вони поглинаються і розсі- юються в ній, тим більше їх доходить до Землі та сильніше нагріваєть- ся її поверхня. Одночасно з нагрівом поверхні нашої планети відбува- ється її охолодження за рахунок теплового випромінювання, особливо в нічний час. Частина теплового випромінювання від земної поверхні нагріває внутрішні води, частина – атмосферне повітря, частина – про- ходить через атмосферу і розсіюється у космосі. В атмосфері теплове випромінювання стикається з пилом, молекулами газів, краплями во- ди, кристалами льоду, відбивається від них і може знову повертатися на земну поверхню. Значна частина теплового випромінювання затримується хмарам, як нагріваються і випромінюють надлишок теплової енергії, повертаючи її на земну поверхню.

Нічна температура залежить від кількості тепла та інтенсивності віддачі, поглиненого наземними об’єктами і атмосферою протягом дня. Наприклад, водойми, завдяки великій теплоємності води, здатні накопичувати значну кількість тепла при нагріванні та поступово від- давати її при охолодженні. Це призводить до згладжування максима- льних температур на прилеглій суші під дією повітряних мас над во- дою. Саме тому для тієї частини Західної Європи, що омивається мо- рями, властиві менш значні коливання температури як протягом доби (день – ніч), так і протягом року (зима – літо), ніж це відмічається у континентальних районах Східної Європи.

Дослідження свідчать, що нагрівання ґрунту і навколишнього по- вітря залежать від типу ґрунту. Наприклад, встановлено, що при тем-

пературі повітря +38С багаті темно-забарвлені ґрунти нагріваються до температури +73С, сірі мінеральні – до +64С, а жовті – до +67С (Айзек, 1938). Від ґрунтових умов, в свою чергу, залежить видовий склад фітоценозів і розвиток рослин.

На Землі, в залежності від зміни температури з широтою, почина- ючи від екватора, виділяють декілька **кліматичних зон**:

* **Тропічна зона.** Мінімальна середня річна температура стано-

вить понад +16С, незначні сезонні коливання температур, вегетацій- ний період триває протягом року.

* **Субтропічна зона.** Температурні коливання дещо більші, ніж у тропічній зоні, вегетаційний період триває весь рік, але протягом 1 – 4 місяців спостерігається деяке зниження температури.
* **Помірно тепла зона.** Мінімальна середня річна температура

вища 0С, але нижча +16С, помітний період пониження температур взимку, перерви у вегетації через нестачу тепла немає, але теплолюб- них рослин дуже мало.

* **Помірно холодна зона.** Середня річна температура часто ни- жча 0С, чітко розрізняються чотири сезони року. Найтепліший місяць
* липень, його середня температура понад +10С. Вегетаційний період триває 7 – 8 місяців і закінчується через нестачу тепла в кінці осені.
* **Холодна полярна зона**. Середня річна температура нижча

0С, середня температура липня нижча +10С, вегетаційний період короткий – 3,5 – 4 місяці.

Звичайно, таке зонування досить умовне. Чітких меж між окреми- ми кліматичними зонами не існує, навпаки, перехід від однієї зони до

іншої поступовий. Але при пересуванні від екватору до полюсу спо- стерігається наступна закономірність: **на один градус широти (111 м) температура зменшується приблизно на 0,5****С.** Це середні дані, оскільки існують значні відмінності між зміною температури у конти- нентальній зоні суші та на узбережжі морів та океанів.

Існують також значні відмінності у тепловому режимі, пов’язані з висотою над рівнем моря. Вони характерні для гір і зумовлені тим, що при вертикальному піднятті повітряні маси потрапляють у атмосферні шари з низьким тиском. Там ці маси розширяються і охолоджуються. В горах спостерігається наступна закономірність: **з висотою на кожні 100 м температура знижується на 0,5ºС.** У відповідності до кількості тепла, з висотою спостерігаються закономірні зміни рослинного пок- риву.

# Нестача тепла, як лімітуючого фактору в житті рослин, проявляється у високих широтах (тундрі, лісотундрі) і на високогір’ї. На іншій частині суші зі зменшенням надхо- дження тепла змінюється видовий склад рослинності і її продуктивність.

Закономірна зміна температури повітря в залежності від широти, в

першу чергу, відбивається на зональній рослинності. Наприклад, ліси не можуть формуватися, якщо середня температура протягом чотирьох місяців не перевищує +10°С. Саме тому північна межа лісової зони співпадає з середньою ізотермою липня (+10°С). Окремим деревним породам властивий свій граничний температурний режим. Так, ялина зростає там, де період з середньою температурою вище +5°С (ефекти- вні температури) продовжується не менше 100 днів, липа – 150 днів, бук – 210 днів. Відмінності в теплових потребах, які існують для окре- мих видів, призводять до змін видового складу фітоценозів.

Прикладом вертикальної динаміки складу деревних порід можуть бути навіть такі невисокі гори, як Українські Карпати. У долинах і пе- редгір’ях Карпат зростають дубові ліси з дуба звичайного та дуба ске- льного з домішками (в залежності від умов зростання) бука, граба, ли- пи, ясена, ільма, в’яза, ліщини, клену татарського, кизилу тощо. Нижня межа розповсюдження цих порід проходить на висоті 150 – 200 м, а верхня – 600 м над рівнем моря. Поступово дубові ліси переходять у буковий середньогірський пояс мішаних лісів (верхня межа знаходить- ся на висоті 800 м). Букові ліси також поступово переходять у ялице- во-букові, а ті, в свою чергу, у ялицево-буково-смерекові. На висоті 900 м починаються смерекові ліси, які простягаються до субальпійсь- кого поясу (1350 – 1500 м). У субальпійському поясі переважають шпилькові (сосновий сланець) та листяні чагарники. Для кожного гір- ського висотного поясу, окрім деревних порід, властиві характерні чагарникові, чагарничкові та трав’янисті рослини, мохи і лишайники.

Полонини Карпат (альпійський пояс) – це площі, розташовані вище 1800 – 1850 м. Вони вкриті різноманітною трав’янистою рослинністю, серед якої найбільш поширені костриця, біловус, польовиця звичайна, щучник.

Температурний режим залежить від рельєфу місцевості. Дослі- дження показали, що при слабо ввігнутому рельєфі спостерігається швидка віддача тепла в тихі холодні ночі та акумуляція холодного по- вітря, яке надходить з навколишніх вищих форм рельєфу. Внаслідок чого в таких низинах температура нижча приблизно на 8С, ніж на довколишніх підвищенях. Відповідно, з більш високих форм рельєфу холодне повітря, по мірі охолодження земної поверхні, стікає в низи- ни. Тому на таких ділянках мінімальні нічні температури залишаються відносно високими. Відмінності в температурному режимі, які форму- ються під впливом місцевих топографічних особливостей, призводять не лише до змін видового складу фітоценозів, але й умов росту і роз- витку рослин. В низинах формуються так звані “морозобійні ями”, в яких ріст рослин уповільнюється.

Температурний режим гірських місцевостей та слабо-хвилястого рельєфу залежить від експозиції схилу. Різниця в середніх температу- рах між північним та південним схилами може перевищувати 5ºС. На схилах південної експозиції, які прогріваються швидше і сильніше, поселяються ранньовесняні та теплолюбні рослини. На північних схи- лах, де довше затримується сніг та холодніше повітря влітку, форму- ється своєрідний рослинний покрив. Відмінності у видовому складі рослинності, в залежності від експозиції схилу, чітко простежуються на прикладі гірського Криму. На північному схилі гір на висоті 100 – 200 м над рівнем моря починаються розріджені чагарникові зарості дуба пухнастого і грабинника, які на висоті 300 – 400 м поступово пе- реходять у дубові ліси з дуба пухнастого і скельного. Вище 750 м на північних схилах зростають букові та грабові ліси з домішками ясена, липи і клена. Іноді на таких висотах зустрічаються ділянки сосни зви- чайної. Приблизно на висоті 1100 м букові ліси змінюються чагарни- ками, які переходять у яйли, вкриті різноманітною трав’янистою рос- линністю. На південних схилах до висоти 400 – 450 м зростають дуб пухнастий, граб східний, ялівець високий, держидерево звичайне. Со- снові ліси з сосни кримської і гачкуватої та букові ліси ростуть на ви- соті від 450 до 1100 м. Вище вони переходять у зарості чагарників та сланцеві форми деревних порід (сосни звичайної, ялівця козацького та низькорослого), а потім – у яйли.

Таким чином, видовий склад фітоценозів закономірно змінюється у відповідь на температури умови, пов’язані як з географічними, так і з

ландшафтними особливостями місця зростання. Ці зміни відбуваються поступово.

Рослинний покрив не лише залежить від такого екологічного фак- тора як температура, але й сам впливає на температуру навколишнього середовища. Це особливо чітко просліджується у лісових рослинних угрупованнях. Під впливом лісу температурний режим повітря та ґру- нту змінюється і відрізняється від температурних умов сусідніх земе- льних угідь. Крайності температур у лісі згладжуються: мінімальні та максимальні величини проявляються менш різко. Середньорічна тем- пература ґрунту у лісі, за даними Г. Ф. Морозова, нижча, ніж у полі. В ялиновому лісі – на 2 – 3 С, у дубовому – на 1,5 – 2,5 С. Влітку тем- пература повітря у лісі на 8 – 10 С нижча, ніж у відкритому полі. В лісових екосистемах спостерігаються вертикальні відмінності темпе- ратури повітря. Дослідження професора В. Н. Оболенського показали, що середні температури на поверхні ґрунту у лісі і на поверхні крон деревостану відрізняються влітку на 2,9 С, а максимальні – на 7,1 С. Тому під наметом деревних порід складається своєрідний мікроклімат, який включає в себе і температурний режим. Втім, ліс впливає не лише на температуру повітря на зайнятій ним території, а й на загальний клімат планети. Саме тому, в епоху глобальних кліматичних змін збе- реження лісів є надважливою задачею.

# 2 . З н а ч е н н я т е п л а в ж и т т і р о с л и н

Температурні інтервали, при яких можливий ріст і розвиток рос- лин, надзвичайно широкі. Рослини різних систематичних та, головне, екологічних груп пристосувалися до досить широкої амплітуди міні- мальних температур. У рослин південних районів ростові процеси по- чинаються при температурах, вищих, ніж у рослин, які призвичаїлися до життя у північних районах. Наприклад, гарбуз, бавовник, рис почи- нають активно рости лише при температурі +12 – +14°С. Корені ж го- роху виявляють ознаки росту вже при температурі –2°С. Деякі рослини успішно ростуть і розвиваються при низьких температурах. До них, крім частини нижчих рослин (деякі водорості, лишайники), належать високогірні і полярні вищі рослини. Їм властивий дуже низький рівень інтенсивності ростових процесів, у результаті чого ці рослини вирос- тають карликовими.

По відношенню до температури, як екологічного фактору, рослини можна поділити на дві групи:

* **термофільні або термофіти (від грецьк. therme – тепло)** – теплолюбні рослини, які ростуть і розвиваються при відносно високих температурах;
* **фригофільні або кріофіти (від грецьк. kryos – холод)** – рос- лини, що ростуть при більш низьких температурах.

Серед останніх виділяються рослини, які здатні рости і розвивати- ся при дуже низьких температурах, близьких до 0 ºС – психрофіти.

# Психрофіти (від грец. psyhros – холодний) – це вищі і нижчі рослини, які можуть рости і розвиватись на вологих та хо- лодних ґрунтах.

Справжні термофіти – це рослини, що зростають у тропічних зо-

нах. Вони гинуть вже при температурі 0С. Багато представників тер- мофітів добре переносять надвисокі температури (наприклад, верблю- жа колючка – до +70С, синьо-зелені водорості – до +75С). Але пере- важна більшість рослин належить до групи помірних термофітів. Вони переносять незначне зниження температури і починають рости при температурі, вищій від 0°С. До типових кріофітів належать високогірні та полярні рослини. Вони характеризуються дуже низьким рівнем ін- тенсивності ростових процесів, наслідком чого є низькорослість. Психрофіти пристосувалися до тривалої зими, короткого вегетаційно- го періоду, низької температури повітря і ґрунту, сильних вітрів, які висушують ґрунт влітку та ущільнюють сніг взимку тощо. До психро- фітів відносяться деякі водорості і лишайники, з вищих рослин – дріа- да, кедровий сланник, рододендрон камчатський та деякі інші. Псих- рофіти разом з кріофітами утворюють рослинний покрив тундри, аль- пійських лук, високогірних пустель.

Дослідники встановили, що численні фізіологічні процеси, які протікають у рослин, залежать від трьох значень **температурних ве- личин**:

* + мінімальної,
  + оптимальної,
  + максимальної.

При мінімальній температурі той чи інший процес розпочинається, при оптимальній він проходить найбільш інтенсивно, а при максима- льній – припиняється.

# Значення мінімуму, оптимуму і максимуму температур на- зивають температурними кардинальними точками росту.

Значення мінімальної температури для розвитку та росту рослин

важливе для характеристики холодостійкості. Для цього використову- ють поняття “температурний мінімум”.

# Температурний мінімум – це температура, при якій ріст ро- слин припиняється.

Для великої групи сільськогосподарських культур величина **тем-**

**пературного мінімуму** складає +4ºС. Холодостійкі сільськогосподар- ські рослини (рапс, буряки, капуста) без помітних пошкоджень і зни- ження врожайності витримують температуру від 0 до +5°С. У нехоло- достійких рослин (огірки, квасоля, кукурудза, бавовник) температур- ний мінімум значно вищий, ніж у холодостійких. У цих рослин в умо- вах низьких позитивних температур настають різноманітні порушення обміну речовин, знижується врожайність, а при тривалому перебуванні в таких умовах рослини можуть загинути.

У більшості рослин найкраще ростові процеси проходять при тем- пературах від +20°С до +30°С **(оптимум температури)**. Але цей пока- зник також дуже відносний. Загалом, по відношенню до температури як екологічного фактору рослини поділяються на дві умовні групи: **термофіти** (від грецьк. therme – тепло) – теплолюбні та **кріофіти** (від грецьк. kryos – холод) – холодолюбні. Температурний оптимум у тер- мофітів вищий, ніж у кріофітів.

Відрізняються також максимальні температурні умови розвитку різних рослин. Так, наприклад, **температурний максимум** для гарбу-

за, кукурудзи і квасолі настає приблизно при +46ºС, для льону – в ме- жах від +39ºС до +40ºС, а для клена звичайного – при +26ºС. Рослини тропічного поясу не здатні витримувати зниження температури до +10

– +12ºС.

Таким чином, для вищих рослин характерна значна варіабельність температурних кардинальних точок росту. Ще значніші коливання мінімум, оптимум і максимум температур, при яких можливий розви- ток, у представників нижчих рослин та прокаріотів. Наприклад, тер- мофільні бактерії мають температурний оптимум в межах +60 – +75ºС, а максимальні температури, які обмежують їх ріст, можуть сягати

+88ºС. Ціанобактерії існують в гарячих джерелах гейзерів при темпе- ратурі +85 ºС.

Для прогнозування протікання фізіологічних процесів та феноло- гічних фаз необхідно оцінювати кількість тепла, яку отримують рос- лини. Для цього використовують показники **“сума активних темпе- ратур”** та **“сума ефективних температур”**. Вони розраховуються шляхом сумування середньодобових температур повітря протягом ве- гетації, починаючи з того часу, коли така температура перевищує, від- повідно, +5ºС та +10ºС. Між сумою активних (ефективних) температур та фізіологічними процесами і фенологічними фазами існує тісний зв’язок, тому дані показники можна використовувати для прогнозу-

вання швидкості розвитку рослин. Але у випадку дуже швидкого зрос- тання температури повітря між сумою активних (ефективних) темпе- ратур та розвитком рослин виникає невідповідність, пов’язана з тим, що розвиток рослин в занадто жарких умовах уповільнюється. На ос- нові фенологічних спостережень видатний російський вчений Г. Ф. Морозов розробив шкалу, за якою оцінив відношення деревних рослин до тепла (від найбільш теплолюбних):

*каштан їстівний* *дуб* *ясен* *ільмові* *граб* 

*сосна кримська* *сосна австрійська* *сосна звичайна* 

*горобина* *вільха* *береза* *ялиця* 

*ялина* *кедр* *модрина.*

Розвиток окремих органів рослини також відрізняється за чутливі- стю до температури. Зокрема, активний ріст кореня розпочинається при більш низьких температурах, ніж ріст наземної частини. До того

ж, залежність між швидкістю росту кореня та температурою нелінійна. За даними Б. О. Рубіна швидкість росту коренів гороху при підвищенні температури від 0ºС до +10ºС збільшується в 9 разів, а в інтервалі тем- ператур від +10ºС до +20ºС лише в 2,5 рази. При підвищенні темпера- тури повітря інтенсивність росту знижується, тому в інтервалі від

+18ºС до +28ºС швидкість росту зростає всього в 1,9 рази.

Реакція рослини на вплив температури значною мірою залежить від напруженості інших факторів. Передусім це відноситься до ступе- ню забезпеченості водою. Нормальне водозабезпечення при оптималь- них температурах створює найкращі умови для інтенсивного прохо- дження ростових процесів. При недостачі води (наприклад, у період посухи) ростові процеси уповільнюються і, залежно від тривалості безводного періоду, можуть призупинитися зовсім. Шкідливий вплив посух, як правило, посилюється високою температурою. Такі умови можуть не лише припинити ріст рослини, а й призвести до її загибелі.

Крім того, реакція рослини на зміну температурних умов залежить від фізіологічного стану. Рослинні метаболічні процеси мають досить широку амплітуду температур, але **найчутливішими** серед них є на- ступні:

* + функціонування ферментних комплексів, що каталізують різ- номанітні біохімічні реакції, особливо реакції фотосинтезу та ди-

хання;

* + розчинність вуглекислого газу та кисню в цитоплазмі рослин- них клітин;
  + транспірація;
  + здатність кореневої системи всмоктувати воду та розчини мі- неральних речовин з ґрунту;
  + проникність клітинних мембран.

Вплив температури на перебіг різних хімічних реакцій у рослин характеризує температурний коефіцієнт.

# Температурний коефіцієнт – це показник, значення якого показує у скільки разів прискорюється відповідна реакція при зростанні температури на 10С.

Для фотохімічних реакцій температурний коефіцієнт приблизно

дорівнює 1, що свідчить про незалежність таких реакцій від темпера- тури. Для звичайних фізичних та хімічних реакцій значення темпера- турного коефіцієнту знаходиться в межах 2 – 2,5. Це означає, що такі процеси підпорядковуються **правилу Я. Вант-Гоффа**, згідно з яким швидкість хімічної реакції зростає в двічі при збільшенні температури на 10С.

Тканини рослин життєдіяльні в діапазоні від 0 до +50С. Це об- меження зумовлене впливом температури на ферментативну актив- ність клітин. Наприклад, при підвищенні температури повітря на 10С інтенсивність фотосинтезу рослин приблизно подвоюється, але це від- бувається лише тоді, коли температура не перевищує +35С. Подальше зростання температури повітря уповільнює фотосинтез, а при темпера- турі +45С у значної частини рослин він практично призупиняється. Це пов’язане з денатурацією деяких фотосинтетичних ферментів. І, зрештою, при температурі повітря понад +55С відбувається загибель клітин.

Фотосинтез – це один з основних метаболічних процесів у рослин. Вплив температури на його протікання залежить від освітленості, осо- бливостей рослин та тривалості дії температури. Ф. Блекман, вивчаю- чи температурні криві фотосинтезу, виявив що вони підкоряються правилу Я. Вант-Гоффа, а температурний коефіцієнт в багатьох випад- ках досягає 2 – 3 (табл. 4.1). Величина температурного коефіцієнту залежить від виду рослин, температурного інтервалу тощо.

При низькій освітленості температура практично не впливає на фотосинтез. Його інтенсивність однакова як за +15ºС, так і за +25ºС. Вона лімітується швидкістю світлових реакцій. При достатньому рівні освітлення температура є суттєвим фактором, який впливає на інтен- сивність фотосинтезу.

Рослини різних кліматичних зон характеризуються певними прис- тосуванням фотосинтезу до температурних умов середовища. **Карди- нальні температурні точки фотосинтезу** близькі до кардинальних температурних точок біосинтезу хлорофілу. Їх значення залежить від того, в якій географічній зоні росте рослина.

*Таблиця 4.1*

# Температурний коефіцієнт фотосинтезу у деяких рослин

*(за Б.О.Рубіним, 1963)*

|  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| **Рослини** | **Інтервали температури, ºС** | | | | |
| **0 – 10** | **5 – 15** | **10 – 20** | **15 – 25** | **20 – 30** |
| Лавровишня | 2,4 | – | 2,1 | – | 1,8 |
| Огірки | – | 5,0 | 3,9 | 2,1 | 1,6 |
| Помідори | – | 6,4 | 2,9 | 1,9 | 1,6 |
| Хлорела | 4,9 | – | 2,1 | 2,1 | 1,6 |
| Лишайник | 2,7 | 1,3 | 1,0 | 0,7 | 0,4 |
| Мох | 1,6 | 1,3 | 1,1 | 0,9 | 0,7 |

Мінімальна температура фотосинтезу у тропічних рослин дорів- нює +4ºС – +8ºС. У рослин, які ростуть в арктичній, альпійській і по- мірній зонах, фотосинтез припиняється при температурі, дещо нижчій від точки замерзання. Наприклад, а у сосни і ялини вона становить

+0,5ºС і може досягати –5ºС. Оптимальні температури фотосинтезу змінюються в широких межах залежно від особливостей рослини. Зок- рема, у наземних рослин, пристосованих до життя при низьких темпе- ратурах, температурний оптимум фотосинтезу припадає на інтервал +8

ºС – +15 ºС, а у рослин тропічних пустель та термофільних водоростей він перевищує +40ºС. У деяких рослин межі оптимальних температур фотосинтезу досить широкі. Наприклад, у кінських бобів вони коли- ваються від +13ºС до +35ºС. Температурний максимум у різних рослин також коливається в значних межах. У рослини холодних районів фо- тосинтез припиняється при підвищенні температури до +12ºС. У де- яких теплолюбних рослин та прокаріотів температурний максимум досягає +50ºС. Вони можуть зберігати життєздатність при підвищенні температури до +80ºС і більше. До них відносяться водорості і сірчані бактерії гарячих джерел. У окремих рослин пустель фотосинтез триває навіть при +58ºС.

Поряд з прямим впливом на інтенсивність фотосинтезу, темпера- тура, як екологічний фактор, прямо або опосередковано впливає і на інші фізіологічні процеси у рослин.

Дихання властиве всім аеробним організмам. У рослин при підви- щенні температури інтенсивність дихання збільшується, а при пони- женні – зменшується. Зі зростанням температури повітря на кожні 10С швидкість хімічних реакцій при диханні майже подвоюється. Якщо рослини не мають захисту від перегріву, то при нагріванні до температури +50С, що є верхньою межею дихання для більшої части- ни рослинних організмів, інтенсивність цього процесу різко падає,

внаслідок пошкодження цитоплазми. Наприклад, у картоплі пошко- дження листя спостерігається вже при температурі +40С. Нижня межа температури для дихання залежить від біологічних особливостей ви- дів. Теплолюбні рослини (бавовник, рис) пошкоджуються і гинуть при низьких позитивних температурах, а какао – навіть при +8ºС. У моро- зостійких рослин процес дихання не припиняється навіть зимою при температурі нижче нуля. Наприклад, хвойні породи дихають при тем- пературі до –25ºС. Встановлено, що при сприятливих умовах рослини витрачають на процеси дихання близько 10 % органічних речовин, синтезованих під час фотосинтезу. В умовах високої температури ви- трати на дихання за добу збільшуються до 15 – 25 % від повної проду- кції фотосинтезу. Враховуючи те, що приріст біомаси забезпечується за рахунок пластичних речовин, які утворюються при фотосинтезі, та енергії, яка виділяється при диханні, можна сказати, що **від темпера- турного режиму опосередковано залежить накопичення органічної маси рослин**.

Температура впливає на хід кореневого живлення у рослин. Цей процес відбувається лише тоді, коли температура в шарі ґрунту, де розміщені сисні корені, буде на декілька градусів нижча температура повітря, де розташована надземна частина рослин. Наприклад, льон найкраще розвивається при температурі ґрунту +10С і повітря +22С. При однаковій температурі ґрунту і повітря стан цієї рослини різко погіршується, вона не цвіте. В той же час, пониження температури ґрунту приводить до зменшення інтенсивності роботи кореневої сис- теми. Це викликає нестачу компонентів мінерального живлення рос- лин. Наприклад, в тундрі при низькій температурі ґрунту в зоні коре- нів з різною швидкістю всмоктують різні поживні речовини, що приз- водить, в першу чергу, до нестачі азоту. Наслідком цього є зменшення інтенсивності росту – всі рослини тундри низькорослі. В інших приро- дних зонах це, напевно, було б дуже негативною ознакою, але в тундрі дане пристосування захищає від морозів у зимовий період (під снігом).

З підвищенням температури різко зростає не лише швидкість усіх біохімічних і хімічних реакцій (в середньому у 2 – 3 рази и на кожні 10°С), але і активність мікрофлори ґрунту, яка супроводжується інтен- сивною мінералізацією органічної речовини. Таким чином, підвищен- ня температури приводить не лише до підвищення насиченості ґрунто- вих розчинів елементами живлення, але й значно прискорює їх надхо- дження до рослин. Д. В. Воробьов (1953) підкреслював, що чим далі на північ, тим більше втрачається перевага суглинистих ґрунтів перед пісками. Суглинисті ґрунти стають холоднішими і тому біднішими.

Оптимальність температурного режиму залежить від стадії розвит- ку рослини. Наприклад, проростки ялини звичайної дуже погано пере- носять низькі температури, особливо без захисту снігу. Вони краще зберігаються під наметом інших дерев або трав’янистих рослин. В той же час, дорослі особини ялини чудово переносять низькі зимові темпе- ратури, тому даний вид заходить далеко на північ і піднімається висо- ко у гори.

Пристосуванням до низьких температур є поява сланких форм ро- слин. Так, у східному Сибіру є досить невибаглива рослина – кедровий сланник. Це рослина-піонер, яка росте в дуже суворих екологічних умовах. Влітку її пагони піднімаються над ґрунтом на висоту 2 – 2,5 м, а взимку вони опускаються до висоти 50 – 60 см над поверхнею землі. Це дає змогу рослинам переносити умови зими під снігом.

Умовно рослини можна віднести до пойкілотермних організмів. Незважаючи на це, під дією зовнішніх та внутрішніх факторів темпе- ратура рослинного організму в певних межах може відрізнятися від температури навколишнього середовища. Такі відмінності зумовлю- ють деякі специфічні анатомо-морфологічні та фізіологічні пристосу- вання у рослин.

***Пойкілотермні організми (від грецьк. poikilos – рі- зний та therme – тепло)*** *– живі організми, температура тіла яких змінюється залежно від температури довкілля і регулюється зовнішніми фізико-хімічними механізмами.* ***Го- мойотермні організми (від грецьк. gomoios – однаковий та therme – тепло)*** *– живі організми, які підтримують внутрішню температуру на відносно постійному рівні не- залежно від температури середовища. Терміни використо- вуються, головним чином, по відношенню до тварин.*

Деякі деревні породи (наприклад, сосна звичайна) здатні утворю-

вати потужну кору, яка зберігає відносно сталу температуру стовбура, нівелюючи різкі перепади між максимальною та мінімальною темпе- ратурою повітря. У берези повислої тонка кора, тому її внутрішня тем- пература значно більше залежить від температури повітря. Біла смоли- ста речовина бетулін, яка міститься в корі берези і надає їй відповід- ний колір, захищає дерево від перегріву, відбиваючи частину сонячно- го випромінювання. Теплішими, ніж довкілля, бувають масивні органи рослин, для яких характерна низька транспірація: м’ясисті стебла как- тусів; потовщені листки молочаю, молодила, очітку, м’ясисті плоди томатів і гарбузів.

Перевищення внутрішньої температури рослин над температурою навколишнього повітря спостерігається як у арктичних видів, так і у тих, що зростають у помірному кліматі. Це відбувається завдяки біль-

шому поглинанню сонячної радіації, специфічній анатомо- морфологічній будові, темному забарвленню, властивості знижувати транспірацію тощо. Внутрішня температура рослин може бути вищою за температуру повітря навіть на 20ºС. Наприклад, жаркого дня на со- нці темні стовбури ялини можуть прогрітися до +55ºС. Це може спри- чинити навіть опіки камбію. Теплішими від навколишнього середови- ща можуть бути не лише стовбури, але і інші органи рослин. Так, лис- тки карликової верби, що зростає на Алясці, вдень тепліші за повітря на 2 – 11ºС, а вночі – на 1 – 3ºС. Арктичні та альпійські рослини нагрі- ваються навіть під снігом, що призводить до утворення своєрідного вільного простору навколо них. У високогір’ї Карпат над поверхнею снігу з’являються темно-бузкові дзвіночки сольданели гірської та со- льданели угорської, під якими знаходиться розтоплений сніг. Шпильки хвойних деревних порід взимку при від’ємних температурах повітря можуть мати температуру +9ºС – +12ºС, що створює передумови для фотосинтезу. Експериментально доведено, що при температурі навко- лишнього середовища –5ºС – –6ºС під дією потужного потоку соняч- ного випромінювання, направленого на рослину, листя прогрівається до + 17 ºС – + 19 ºС і розпочинається процес фотосинтезу.

Узагальнюючи, можна сказати, що в жарких умовах температура надземної частини рослин нижча, а в прохолодних – вища від темпера- тури навколишнього повітря. Найчіткіше це простежується в гірських умовах, коли біля підніжжя гір рослини холодніші повітря, а на висоті 3000 – 3500 м – тепліші.

# 3 . П р и с то с у в а н н я р о с л и н д о з м і н и т е м п е р а т у р и т а в п л и в н а н и х е к с т р е м а л ь н и х т е м п е р а т у р н и х

**у м о в**

Широка розповсюдженість рослин в різних кліматичних зонах призвела до появи пристосувань до різноманітних, в тому числі і екст- ремальних, температурних умов. По відношенню до низьких темпера- тур розрізняють:

* **холодостійкість –** це здатність рослин протягом тривалого часу переносити низькі додаткові позитивні температури;
* **морозостійкість –** здатність рослин переносити низькі міну- сові температури;
* **зимостійкість –** здатність рослин без пошкоджень переносити несприятливі погодні умови взимку.

По відношенню до високих температур розрізняють наступні властивості рослин:

* **теплолюбність –** потреба рослин у теплі протягом вегетацій- ного періоду;
* **жаростійкість –** здатність рослин переносити перегрів (вплив високих температур);
* **посухостійкість –** здатність рослин переносити тривалі періо- ди посухи (зниження вологості повітря і ґрунту та високі температури повітря і ґрунту) без значних порушень життєвих функцій.

В процесі еволюції рослини виробили різні пристосування до екс- тремальних температур. Стійкість до низьких та високих температур – генетично детермінована ознака виду. Холодостійкість властива рос- линам помірної зони (ячмінь, овес, льон). Тропічні та субтропічні рос- лини пошкоджуються і відмирають при температурах від 0 до + 10 ºС (кава, огірки).

Відмінності у рівні фізіологічних процесів і функцій клітин при дії низьких температур можуть слугувати діагностичною ознакою при порівнянні холодостійкості рослин (видів, сортів). Стійкість рослин до холоду залежить від періоду онтогенезу. Чутливим до низьких темпе- ратур є ембріональний період розвитку. Наприклад, у малостійкої до холоду кукурудзи при температурі + 18 ºС насіння проростає на четве- ртий день, а при + 10 ºС – лише на дванадцятий. Крім того, різні час- тини та органи рослин по різному реагують на холод. Так, квіти більш чутливі до охолодження, ніж плоди та листя, а листя та корені – чут- ливіші за пагони.

Холодостійкість деяких видів теплолюбних рослин можна збіль- шити шляхом дії на насіння та розсаду різких перепадів температур (низьких і нормальних). Таке закалювання стимулює захисну перебу- дову метаболізму рослин. До методів підвищення стійкості належить також щеплення з використанням більш стійкого підвоя, замочуванням насіння в розчинах мікроелементів або в 0,25 % розчині аміачної селі-

три. Вплив в’язкості цитоплазми на холодостійкість рослин продемон-

стрували в експерименті П. О. Шенкель та К. О. Баданова (1956). Хо- лодостійкість листків елодеї змінювалася при зміні в’язкості цитопла- зми за допомогою розчинів солей. Дія розчину СаСl2 підвищувала, а розчину КСl знижувала в’язкість цитоплазми. В обох випадках визна- чали кількість живих клітин після заморожування до – 1,5 ºС. Резуль- тати свідчать, що збільшення в’язкості цитоплазми під впливом сольо- вого розчину зменшувало холодостійкість рослини, а зменшення в’язкості призводило до відповідного зростання стійкості до холоду (рис. 4.1).

Холодостійкість,

% живих клітин

**90**

100

90

80

70

60

50

40

30

20

10

0

**100**

**60**

Контроль Хлорид кальцію Хлорид калію

# Рис. 4.1. Вплив катіонів солей на в’язкість цитоплазми і стійкість листків елодеї до холоду



*(за П.О. Шенкелем і К.О. Богдановою, 1956)*

В зимовий період морози нижче – 20 ºС – звичайне явище для ба- гатьох країн, в тому числі і для України. Мороз впливає на однорічні, дворічні та багаторічні рослини, тому вони переносять низькі темпера- тури у різних стадіях онтогенезу:

* + **однорічні** – у вигляді насіння або невеликих рослин (озимі);
  + **дворічні та багаторічні** – у бульбах, коренеплодах, цибули- нах, кореневищах, у вигляді дорослих рослин.

Здатність переносити морози є спадковою ознакою даного виду рослин, але морозостійкість окремої рослини залежить від багатьох факторів, насамперед, від умов, що передували морозам. Поступове зниження температури (на 0,5 – 1 ºС за годину) призводить до замер- зання рідини у міжклітинному просторі. При незначному утворення

льоду у міжклітинниках рослини, після його танення, зберігають жит-

тєздатність. Так, наприклад, при температурі від – 5 ºС до – 6 ºС в лис- тках капусти замерзання частини рідини відбувається у міжклітинному просторі. При поступовому таненні цього льоду міжклітинники запов- нюються водою, яка поглинається клітинами, і листки повертаються у нормальний стан. При різкому зниженні температури можливе утво- рення льоду у протоплазмі. Це, як правило, призводить до ушкодження

та загибелі клітин. Необхідно також пам’ятати, що в першу чергу пош- коджуються ті рослини або органи рослини, у тканинах яких міститься більше води та менше цукрів. Наприклад, насіння може переносити температури до – 196 ºС. Це зумовлено низьким вмістом води, що за- безпечує стійкість до значних морозів.

Пристосування рослин до мінімальних температур довкілля коли- вається в дуже значних межах. На “полюсі холоду” в Якутії (Росія), де температура повітря взимку знижується до – 70 ºС, поряд з широко розповсюдженою модриною даурською, ростуть також ялина сибірсь- ка, сосна звичайна, береза повисла, осика та інші добре відомі деревні породи. В агроценозах вирощується озиме жито сорту “Ситнинівське”. Вкрите снігом, воно не вимерзає при морозах до – 30 ºС. Чемпіонами морозостійкості є нижчі рослини, численні представники яких не ги- нуть навіть при температурі рідкого гелію (– 269 ºС).

Серед рослин тропіків (за виключенням високогірних районів) мо- розостійкі форми рослин відсутні. Всі представники зони вологих тро- пічних лісів не можуть переносити морози. Кавове дерево, шоколадне дерево, ананаси і інші тропічні рослини навіть у субтропіках під Бату- мі (Кавказьке узбережжя Чорного моря) не можуть зростати під відк- ритим небом. Причина даного явища полягає у тому, що у тропічній зоні температура повітря не лише постійно висока, але і тримається майже на одному рівні.

У високогірних районах тропіків зустрічаються рослини, які мають певну морозостійкість, яка тим більша, чим вище вони зростають у горах. В тропічних районах Південної Америки приблизно до висоти 1200 м над рівнем моря зростають такі рослини, як какао, ваніль, кокос тощо. На плоскогір’ях того ж регіону на висоті від 1200 до 2400 м по- ширені представники субтропічної зони – цитрусові. Вище 2400 м зро- стають звичайні для помірної зони дерева – яблуні, груші, сливи. По- дібна картина спостерігається і в інших гірських тропічних районах Азії, на островах Цейлоні, Яві тощо. Вертикальна зональність відіграє значну роль у морозостійкості тропічних рослин. Якщо якісь з тропіч- них рослин здатні переносити невеликі морози, то можна безпомилко- во стверджувати, що це мешканці високогірних районів. Прикладом може бути хінне дерево, батьківщиною якого є тропічна Південна Америка. Всі його види зростають на східних схилах Кордельєрів. Ви- ди, які дають кору з вмістом хініну зустрічаються в умовах постійного теплого клімату до висоти 2000 м. Ті ж види, що піднімаються до ви- соти 3400 м над рівнем моря, відрізняються від попередніх деякою зимостійкістю і переносять без пошкоджень мороз до – 1 ºС.

Субтропічна зона характеризується більшою амплітудою коливань температури повітря. В деяких регіонах, де зими майже не буває, тем- пература в зимові місяці лише на короткий період знижується на один

* три градуси нижче нуля. До субтропічної зони входить також Чор- номорське узбережжя Кавказу, де морози у зимній період зрідка сяга- ють – 10ºС. У відповідності до цього, рослини субтропіків, в залежнос- ті від їх походження, можуть бути як слабо морозостійкими, так і до- сить морозостійкими. Наприклад, індійські та південно-китайські фо- рми чаю на Чорноморському узбережжі Кавказу культивуються тільки в районі Батумі (на півдні регіону). В той же час, північно-китайські форми цієї культури успішно вирощуються в районі Сочі – Адлера, на північних схилах Кавказького хребта (Майкоп, Гарячий Ключ), а та- кож, навіть, на Закарпатті.

Зазвичай, як і у тропіках, у субтропіках у морозостійкості також чітко проявляється висотна зональність. Прикладом може бути поши- рення картоплі (*Solanum tuberosum*) у Південній Америці, де й до цьо- го часу вона зростає у природних умовах (острів Гілоє біля узбережжя Чілі). Ця субтропічна рослина слабо морозостійка і не витримує трива- лого зниження температури до – 3,5 ºС. В той же час, в районах Анд зростає різновид картоплі, який переносить морози до – 8 ºС. Деякі форми цієї морозостійкої картоплі вирощуються місцевим населенням на висоті майже біля межі вічного снігу.

Тісний зв’язок між морозостійкістю та географічним походженням виявляється у рослин північної та помірної зон. Загальновідома біла акація, наприклад, є звичайним видом для рослинності Харківської, Полтавської та Кіровоградської областей України. В той же час, в Мо- сковській та Ленінградській областях Росії ця рослина майже не зу- стрічається, тому що вимерзає без спеціальних захисних заходів. Амурський бархат, звичайний для півдня Далекого Сходу, у Сибіру вже не зустрічається.

Для того, щоб переносити зимовий період та низькі температури, рослини виробили ряд пристосувань. В їх надземній частині накопи- чуються запасні поживні речовини – цукри і масла, а у підземній – крохмаль. Вони використовуються протягом зими на дихання. Цукор збільшує осмотичний тиск у клітинах, завдяки специфічній дії у цито- плазмі перешкоджає її коагуляції. Масла – витісняють у вакуолі воду і захищають клітину від вимерзання. Пристосування рослин до зимівлі та низьких температур проявляється у численних особливостях їх форм, будови та фізіологічних властивостях. Зменшення поверхні ви- паровування у зимуючих дерев і кущів досягається не тільки скидан-

ням на зиму листків але й розвитком ксероморфних структур. Проявом цього є шпильки сосни, ялини, ялиці.

***Ксероморфізм (від грецьк. xeros – сухий та morphe***

***– форма) –*** *сукупність морфологічних і анатомічних ознак, що виникли у рослин як пристосування до посушливих умов зростання.*

Захищає від різних перепадів і мінімальних значень температури

живі внутрішні клітини кори, камбію та деревини товстий шар кори. Наприклад, на бархаті амурському поступово утворюється товстий пробковий шар. Інші рослини мають водо- та повітрянонепроникну, вкриту товстою кутикулою шкірку, дуже дрібні клітини, сильно роз- винуті судинні пучки.

***Кутикула –*** *тонка безструктурна плівка, що вкриває епідерміс листків і молодих стебел, побудована з нерозчин- ного ліпідного полімеру кутину із зануреними в нього рос- линними восками.*

Поширеною морфологічною ознакою зимостійкості рослин є

сланність вздовж поверхні землі стебел і листків, оскільки так вони краще захищені від вітру та морозів сніговим покровом. Прикладом може бути сосновий сланець, який влітку підіймається над поверхнею ґрунту на декілька метрів, а взимку витягується вздовж її. Подібні рос- лини дуже поширені на Крайній Півночі та високогір’ї. Характерною рисою рослин Паміру, поряд з низькорослістю і сланністю, є розташу- вання значної кількості пагонів під землею. Це явище у рослин досить поширене і не тільки для вказаного району – воно чітко виражене у всіх кореневищних рослин, що зимують. Яскравим прикладом слугує відомий пирій повзучий. Важливе значення для зимостійкості рослин мають положення вузлів кущіння і кореневої шийки. У трав’янистих дворічників (озимі, буряк) в перший рік від вузлів кущіння та корене- вих шийок виростають листки, тоді як вкорочені пагони з бруньками зостаються у ґрунті.

Рослини, які зимують з зеленим листям, здатні їх скручувати, що пов’язано з особливостями будови клітинної оболонки (наприклад, манчжурський рододендрон). Завдяки цьому зменшується площа ви- паровування, а також створюється специфічний температурний режим у середині скрученого листка. Існують рослини які щорічно зимують з квітковими бутонами і навіть з відкритими квітками – це велика група підсніжників. За деякими спостереженнями під Петергофом (Росія) зимують у квітучому стані фіалка польова, фіалка гібридна, ромашка пахуча, кульбаба. Ростуть під снігом протягом зими відомі нам анемо- на, зірочка, ряст, проліски. Для частини рослин навіть необхідно, що б вони пройшли стадію впливу низьких температур для успішного кві-

тування та плодоношення. В агротехніці відома **яровизація – це інду- кування процесів утворення квітів холодом.**

Здатність витримувати високі температури також має важливе зна-

чення при пристосуванні рослин до умов довкілля. За жаростійкістю виділяють три групи рослин та прокаріотів:

* **жаростійкі** – термофільні синьо-зелені водорості і бактерії гарячих мінеральних джерел, що здатні переносити підвищені темпе- ратури до + 75 – + 100 ºС. Цим організмам властиві високий рівень метаболізму, підвищений вміст РНК у клітинах, стійкість білків цито- плазми до коагуляції;
* **жаровитривалі** – рослини пустель і сухих місць зростання (сукуленти, деякі кактуси, представники родини товстянкових), які витримують нагрівання від сонячних променів до + 50 – + 65 ºС. Жа- ростійкість сукулентів пояснюється високою в’язкістю цитоплазми і вмістом води у клітинах, пониженим рівнем обміну речовин;
* **нежаростійкі** – мезофітні та водні рослини. Мезофіти відкри- тих місць зростання можуть витримувати нетривале підвищення тем- пературу до + 40 – + 47 ºС, а водні рослини – до + 40 – + 42 ºС.

Рослини, пристосовані до існування в жарких умовах, в процесі

філогенезу виробили захисні пристосування від перегріву:

* + зменшення поверхні рослин;
  + густе опушення листя та стебла;
  + розвиток глянцевої поверхні листка;
  + збільшення інтенсивності транспірації;
  + поява ефірних залоз;
  + виділення кристалів солей, що заломлюють сонячне проміння;
  + нагромадження органічних кислот, які зв’язують аміак і знеш- коджують його;
  + вертикальне та меридіальне розташування листків тощо.

Здатність переживати тривалий жаркий та посушливий період є комплексною властивістю рослин, об’єднаних в групу **ксерофітів** (більш детально ця група буде розглянута в розділі “Вологість як еко- логічний фактор”). При цьому можливість вижити при високих темпе- ратурах буде тим більшою, чим на довше відтягується висихання про- топлазми. Для цього рослини виробили певні пристосування:

* **геміксерофіти** стійкі до засухи завдяки кореневій системі, яка досягає ґрунтових вод, інтенсивним процесам транспірації та обміну речовин, вони не виносять тривалого зневоднення;
* **евксерофіти** мають в’язку цитоплазму, уповільнений метабо- лізм, вони добре переносять зневоднення та перегрів;
* **пойкілоксерофіти** при зневодненні призупиняють метаболіч- ні процеси та впадають в анабіоз**.**

***Анабіоз (від грецьк. anabiosis – повернення до життя) –*** *стан організму, при якому життєві процеси тимчасово припиняються, або так уповільнюються, що зникаютьі видимі прояви життя.*

Зменшення поверхні транспірації досить ефективно досягається шляхом часткового або повного скидання листя. Це типова реакція

різноманітних деревних порід посушливих регіонів на посуху. При

цьому втрати води становлять всього 1/300 – 1/3000 частину від випа- ровування листками при достатньому водозабезпеченні. Чагарники також при необхідності можуть скидати листя. Таким шляхом у деяких видів транспіруюча поверхня зменшується у 3 – 5 разів. Частині видів властиве скручування та зморщування листків, що також призводить до зниження інтенсивності транспірації. Наприклад, у ковили – на 60 %.

Завдяки швидкому росту в глибину ґрунту або через тріщини в скельному ґрунті корені проникають в горизонти, які ще містять воло- гу і за рахунок яких рослини будуть здатні протриматися певний час в посушливих умовах. Молоді рослини деревних порід, що проросли з насіння, розвивають у посушливих регіонах стрижневі корені, довжина яких у 10 разів перевищує довжину пагонів. Злакові рослини в таких умовах утворюють густу кореневу систему подібну до повсті, а їх нит- ковидні корені проникають на метрову глибину.

# Співвідношення між масою пагонів і масою коренів тим бі- льше переміщується на користь коренів, чим в більш посу- шливих умовах розвиваються рослини.

У випадку малопотужних ґрунтів, коли для розвитку кореневої си-

стеми недостатньо місця, ситуація стає критичною. На малопотужних ґрунтах посуха особливо небезпечна для рослин з екстенсивною коре- невою системою (насамперед, деревних порід). Природні фітоценози деревних порід в таких умовах досить розріджені, а створення штуч- них густих деревостанів призводить до поступового зрідження наса- дження та його загибелі. Це явище необхідно враховувати при прове- денні озеленення та створенні захисних лісонасаджень.

Серед рослин посушливих місцезростань виділяються **сукуленти** – багаторічні рослини з соковитим, м’ясистим листям (агави, алое) або стеблом (кактусові, деякі молочаї). Вони мають властивість накопичу- вати воду у спеціальній водоносній паренхімі. Сукуленти ростуть, го- ловним чином, в пустелях Центральної, Північної та Південної Амери- ки та Південної Африки. В Україні у природній флорі сукуленти прак- тично не зустрічаються, за винятком представників родини товстолис-

тих та як кімнатні рослини. Деякі кактуси здатні накопичувати в стеб- лах 1 – 3 тони води та економно використовувати її завдяки товстій кутикулі, малому числу продихів та іншим особливостям.

Особливим пристосуванням до посушливих умов, спричинених високою температурою, є терофітні форми.

# Терофіти (від грецьк. theros – літо) – життєва форма рослин, що переживають несприятливий період року у вигляді на- сіння.

До терофітів відносяться переважно однорічні трави середземно-

морського походження, характерні для пустель, напівпустель, півден- них степів Північної півкулі. Таке пристосування досить успішно може використовуватися і для переживання низьких зимових температур.

Частина бактерій, ціанобактерій і лишайників, окремі види папо- ротей і мохів, поодинокі види квіткових рослин протягом місяців і на- віть років здатні зберігатися у повітряно-сухому стані, а після надхо- дження води відновлювати свою життєдіяльність. Взагалі, анабіоз – це дуже універсальне пристосування до несприятливих умов, вироблене в процесі еволюції. Він є реакцією не лише на перегрів та на обезвод-

нення, але і на інші несприятливі умови існування.

Своєрідними пристосуваннями до високих температур є перебу- вання протягом посушливого періоду на певних етапах циклу розвит- ку, або в тимчасових, захищених від перегріву екологічних нішах. В першому випадку мова йде про те, що частина рослин переносить ви- сокі температури в стані анабіозу або як терофіти. Наприклад, деякі рослини степів і пустель переживають жарку пору року в стадії насін- ня. У другому випадку рослини під час періоду високих температур перебувають у вигляді підземних органів (кореневищ, бульб, цибулин тощо). До них відносяться ефемероїди-однорічники (веснянка весняна, реп’яшок яйцевидний) та ефемероїди-багаторічники (тюльпани, кро- куси, тонконіг бульбастий). Ці рослини формують надземну фітомасу протягом короткого часу, коли достатньо вологи та відсутні високі температури.

Рослини регулюють свою температуру шляхом розсіювання пог- линутої енергії, таким чином вони запобігають перегріву і загибелі. Головними **механізмами терморегуляції** у рослин є:

* + вторинне випромінювання;
  + випаровування;
  + конвекція.

На розсіювання енергії за рахунок вторинної радіації припадає приблизно половина всієї поглинутої енергії. Самостійне фізіологічне значення транспірації полягає у тому, що завдяки випаровуванню від-

бувається охолодження тіла рослини. В результаті взаємодії листя рос- лин з оточуючим його повітрям (конвекції) також відбувається саморе- гуляція температурного режиму рослин.

Але пристосувальні властивості рослин обмежені. Екстремально високі або низькі температури можуть викликати порушення метабо- лічних процесів на рівні рослинних клітин та тканин. Крім того, спос- терігаються значні порушення фізіологічних функцій, що пов’язані з порушенням обміну нуклеїнових кислот і білків. У деяких видів рос- лин спостерігається посилений розпад білків і накопичення в тканинах розчинних форм нітрогену. Наприклад, загибель рослин від високої температури може спричинятися накопиченням аміаку, як кінцевого продукту розпаду амінокислот. При температурі, понад + 50 С почи- нається денатурація білків цитоплазми. При зниженні температури у рослинах також відбуваються різноманітні фізіолого-біохімічні зміни. Пошкодження рослин холодом супроводжується втратою тургору,

зміною кольору листя. Руйнування хлорофілу є наслідком порушення транспорту води до транспіруючи органів. При дії низьких температур на теплолюбні рослини основною причиною пошкоджень є порушення функціональної активності мембран, зумовлене переходом ліпідів бі- шару з рідинно-кристалічного стану в гель. Це порушує транспорт ре- човин через мембрани та призводить до загальних змін метаболізму: процеси розпаду домінують над процесами синтезу, підвищується в’язкість цитоплазми тощо. Особливо небезпечним є порушення тран- спорту води.

Таким чином, у природі, не зважаючи на численні пристосування рослин, спостерігаються екстремальні дії високих чи низьких темпера- тур, а саме:

* + опалення кореневої шийки – відмирання камбію в місцях сти- кання рослин із ґрунтом;
  + опік кори стовбура – відмирання камбію при раптовому освіт- ленні з південного боку, в результаті чого починає відмирати кора;
  + опік листя – трапляється в літню спеку в південних широтах;
  + всихання рослин під дією тривалих високих температур і від- сутності вологи;
  + витискання рослин із ґрунту на глинистих перезволожених ґрунтах;
  + обмерзання квіток, зав’язі, листя і пагонів рослин;
  + вимерзання рослин внаслідок низьких температур на фоні без- сніжної зими;
  + морозобійні тріщини стовбурів та гілок дерев.

Термічні опіки окремих частин рослини – це результат прямої дії сонячного опромінення. Термічні опіки часто трапляються при виро- щуванні рослин в закритому ґрунті, коли сонячне проміння перелом- люється в краплинах води на листках, наче в лінзах. Висока темпера- тура спричиняє денатурацію білків в рослинних клітинах. Так звані весняні опіки кори виникають, коли молоді клітини камбію, що почи- нає розвиватися під впливом сонячного тепла, гинуть від нічних замо- розків. Це явище супроводжується почорнінням та відмиранням або відпаданням кори.

Всихання рослин – це прямий результат критичної втрати чи недо- стачі вологи. Посуха може бути атмосферною, ґрунтовою та фізіологі- чною. В першому випадку вона зумовлена тривалим бездощів’ям, су- хим повітрям. Ґрунтова посуха настає при висушуванні ґрунту, в на- слідок чого надходження води в коріння рослин уповільнюється або зовсім припиняється. Причиною фізіологічної посухи є неспромож- ність рослини забезпечити себе водою, наприклад, при пошкодженні кореневої системи. Особливо небезпечним для рослини є поєднання атмосферної та ґрунтової посухи. Негативний вплив посухи посилю- ється, якщо висока температура триває і вночі. Це швидко виснажує рослину.

Під випиранням рослин розуміють оголення і розрив їх підземної частини, внаслідок періодичного настання замерзання та відтаювання ґрунту. При цьому рослини немов виштовхуються з ґрунту, розриваю- чи коріння. Безпосередньою причиною даного явища є збільшення об’єму ґрунту, пов’язаного з замерзанням води в ньому. Таким чином, подібне явище можна спостерігати лише у перезволожених умовах зростання або при сильному зволоженні ґрунту опадами чи поливом.

Льодова кірка утворюється в період, коли відлига змінюється мо- розами. Лід тисне на тканини рослин, що приводить до їх розриву, або порушення фізіологічних процесів. Взагалі, з усіх перерахованих при- чин загибелі рослин при дії низьких температур особливу увагу заслу- говує час, за який температура знижується. Протоплазма клітин відно- сно стійка до низької температури, але при умові її поступового зни- ження. В той же час, клітина може загинути навіть при незначному, але різкому похолоданні. У помірних і північних регіонах, а також в умовах високогір’я часто спостерігається пошкодження рослин ранні- ми осінніми або пізніми весняними заморозками. Частіше пошкоджу- ються теплолюбні рослини й ті, що акліматизуються в більш суворих умовах. В першу чергу весняними заморозками пошкоджуються квітки та бруньки рослин, а осінніми – плоди. Коренева система рослин від заморозків пошкоджується лише у виняткових випадках.

Коли температура повітря різко знижується нижче точки замер- зання, стовбури дерев іноді тріскаються або вздовж, або впоперек, або променевидно. Це результат швидкого охолодження і, пов’язаної з ним, протидії кори і зовнішньої деревини, оскільки внутрішня частина деревини зберігає дещо вищу температуру. Морозобоїни частіше зу- стрічаються у листяних порід ніж у шпилькових. До найбільш чутли- вих видів відносяться – бук, дуб, горіх, в’яз, ясен, каштан.

Загибель рослин у зв’язку із зниженням температури повітря не завжди пов’язана з морозами. Численні рослини гинуть або хворіють і при температурах вищих 0 ºС. Особливо чутливі до зниження темпера- тури термофільні синьо-зелені водорості з гарячих джерел і бактерії, що живуть при температурі + 70 – + 80 ºС. Звичайна кімнатна темпера- тура для подібних термофілів є дуже низькою і вони гинуть. Дуже чут- ливі до холоду вихідці з тропічної зони, а також теплолюбні рослини, які походять з південних регіонів, наприклад, відомі тютюн, огірки, квасоля, рис, бавовник. Дослідники це пов’язують з порушенням вод- ного балансу і обміном речовин в клітинах, а також із специфічним впливом даної температури. Випрівання – це загибель, наприклад, озимих культур під снігом, що пов’язано з розвитком на них снігової цвілі – цвільового грибка. Під товстим шаром снігу відмічаються вищі температури, ніж зовні. Тому весною, при незамерзлому ґрунті, у рос- лини інтенсифікується дихання і відбувається втрата поживних речо- вин. При цьому рослини ослаблюються і вражаються грибками.

Таким чином, вплив екстремальних температур зумовлює розвиток різноманітних пристосувальних особливостей у рослин. При зміні те- мператури за межі норми реакції можлива загибель окремих частин і, навіть, всього рослинного організму.

## Контрольні питання:

* + 1. *Охарактеризуйте шляхи надходження енергії Сонця до по-*

*верхні Землі. Поясніть, від чого залежить температура на- грівання ґрунту.*

* + 1. *Назвіть основні кліматичні зони. Вкажіть, за якими показ- никами вони виділяються.*
    2. *Вкажіть спільне і відмінне у вертикальній і горизонтальній зональності.*
    3. *Доведіть залежність температурного режиму території від її орографічних параметрів.*
    4. *В чому полягає роль фітоценозів у формуванні температур- них умов території.*
    5. *Охарактеризуйте основні пристосування рослин до екст- ремальних температурних умов. Поясніть яким чином вони сприяють терморегуляції рослин.*
    6. *Поясніть різницю між термінами “жаростійкість” та “жаровитривалість”.*
    7. *Які пристосування до екстремальних умов середовища вла- стиві ксерофітам?*
    8. *Поясніть суть закалювання рослин та обґрунтуйте його необхідність у сільському та лісовому господарстві.*
    9. *Поясніть як температура впливає на ефективність прохо- дження фотосинтезу у рослин. Дайте визначення терміну “координатні температурні точки фотосинтезу”.*

# Лекція 5

**В О Л О Г І С Т Ь Я К Е К О Л О Г І Ч Н И Й Ф А К Т О Р**

Значення води в житті рослин переоцінити важко. Вона необхідна для підтримки структурної цілісності клітин, тканин, усього організму. Всі життєві процеси в рослинах проходять у водному середовищі. Во- да приймає участь у процесі фотосинтезу, у транспорті мінеральних речовин. На створення 1 частини органічної речовини рослина витра- чає близько 400 частин води. Кількість води, яка надходить до рослин, визначає весь хід обміну речовин, забезпечує не лише наростання біо- маси, але й особливості анатомії та морфології рослини. Для водорос- тей вода є середовищем мешкання, а для суходільних рослин – важли- вим екологічним фактором.

В природі, як відомо, вода зустрічається у вигляді атмосферних парів, краплино-рідкому та твердо-кристалічному стані. Вологість у різних точках земної кулі неоднакова. Найбільше опадів випадає в ек- ваторіальній зоні (від 10південної широти до 10північної широти). Зазвичай, кількість опадів і в цій зоні різна, але переважають території з рясними дощами. Особливо багато опадів випадає у верхів’ях Ама- зонки та на островах Малайського архіпелагу (Південно-східна Азія). Тут кількість опадів сягає іноді 12 000 мм на рік. В Європі найбільш вологим місцем є Црквице на березі Адріатичного моря (4 620 мм на рік), в Росії це район Батумі (2 500 мм на рік), на Україні – Карпати (1 000 – 1 200 мм на рік). Але, в той же час, у тропіках є регіони, де кількість опадів дуже маленька – вони навіть не можуть змочити пове- рхню ґрунту. Так, у Перуанській пустелі та Лівійській пустелі опади не випадають взагалі.

Важливою умовою, яка впливає на розподіл опадів, є температура. Зі зниженням температури від екватора до полюсу зменшується інтен- сивність випаровування і вологоємність повітря. В холодних зонах повітря не здатне утримувати багато водяних парів. В теплих, навпаки, може конденсуватися велика кількість пару з води, яка випадає у ви- гляді дощу. Велику роль у перерозподілі опадів по земній поверхні відіграє наявність великих водних просторів. Чим ближче море чи оке- ан, тим більше випадає опадів. На цей же перерозподіл впливає наяв- ність гірських систем. Скажімо, на узбережжі Тихого океану у Перу та, частково, Чилі є пустеля Атакама, де по декілька років не буває дощів. Вона утворилася завдяки гірським хребтам, які затримують дощові хмари, що надходять з океану. Щось схоже спостерігається і у нас в Україні на Закарпатті, де випадає дещо більше дощів, ніж у розташо-

ваному на сході Прикарпатті. Звичайно, це не призводить до утворення пустель, але певна затримка вологи відбувається, що відбилося, в де- якій мірі, на формуванні рослинних угруповань, розташованих на схо- ді від гір.

При вивченні екології рослин в тому чи іншому районі земної суші слід пам’ятати про різну кількість опадів протягом року. В екваторіа- льній зоні є два періоди дощу: березень – квітень та жовтень – листо- пад. Але в Африці в басейні річки Конго, при дуже великій кількості річних опадів (до 2 230 мм), є дуже сухі періоди року (липень – сер- пень), коли дощі не випадають. У середніх широтах, в тому числі й в Україні, максимальна кількість опадів частіше припадає на липень – вересень та січень – лютий.

Рослини по різному поглинають воду протягом вегетаційного пе- ріоду. Найбільша її кількість поглинається при наявності вологого ґру- нту, добре розвинутої транспіруючої поверхні та теплого, сухого пові- тря. Для прикладу можна навести соснові ліси, що зростають на висо- ких піщаних дюнах в помірному кліматі. В таких екологічних умовах високий ступінь транспірації спостерігається лише в період вегетації

безпосередньо після дощу. Велика кількість вологи поглинається після

літніх злив, але цей процес припиняється через декілька діб після того, як закінчується комбінована дія сили тяжіння і поглинаючої здатності коренів, в результаті чого настає **точка стійкого в’янення**.

# Вологість ґрунту, при якій рослини починають сохнути, на- зивається вологістю в’янення. Запаси води, який залишили- ся після настання точки стійкого в’янення, важкодоступні і називаються мертвим запасом.

Для піщаних ґрунтів мертвий запас складає 1 – 3 %, супіщаних –

5 – 7 %, суглинистих – 12 – 15 %. На піщаних ґрунтах Полісся, де рі- вень ґрунтових вод розташований нижче 3 – 5 м, до зони капілярного підняття сосна звичайна опускає тяжі кореневої системи, які й забез- печують її вологою. Ріст дерев відбувається, головним чином, саме в короткі післядощові періоди. Однак, у більшій частині лісів вода міс- титься у ґрунті значно триваліший проміжок часу. Вона акумулюється за рахунок як танення снігу, так і дощів. Окрім цього, кореневі систе- ми дерев спроможні досягати рівня ґрунтових вод. Тому в таких умо- вах транспірація, а також і ріст дерев, може відбуватися значно трива- ліший проміжок часу.

Циклони, які формуються над добре прогрітим океаном, забирають велику кількість водного пару і відносять його в континентальні райо- ни, в тому числі й до нас. Це відбувається взимку. Літом циклонічна діяльність знижується. В континентальних районах підвищується тем-

пература, утворюються потужні потоки підняття, які також несуть вологу.

Океан є головним резервуаром води на Землі, адже в ньому міс- титься 91,55 % усієї земної води (табл. 5.1). В живих організмах (голо- вним чином в продуцентах, тобто рослинах) міститься також значна її кількість – 1,1 х 103 млрд. тон, але від загальної її кількості на планеті це складає менше 0,0001 %.

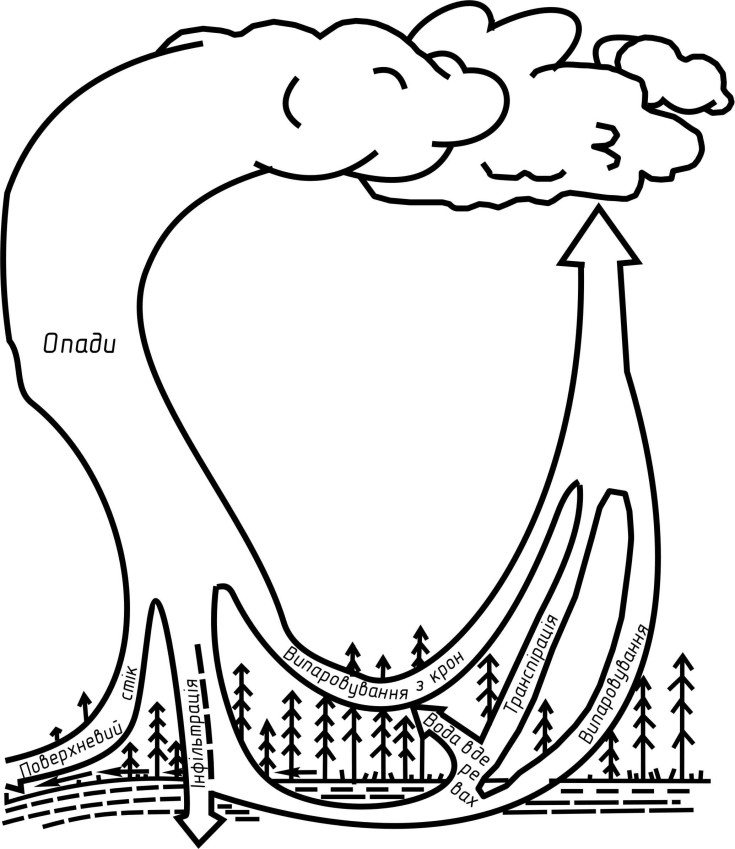
# Маса води у гідросфері і її складові

*Таблиця 5.1*

|  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| **Складові гідросфери** | **Маса води (103 млрд тон)** | **Частка від (%):** | | **Час повного віднов-**  **лення (роки)** | **Умовний, шар на поверхні**  **Землі (м)** |
| **запасів прісної води** | **загальної маси** |
| Світовий  океан | 1370000 | - | 91,55 | 2600 –  3000 | 2750 |
| Підземні  води | 100000  (4000 – 200000) | - | 6,68 | 5000 | 200 |
| *у тому числі*  *прісні* | 4000 | 30,1 | 0,27 |  |  |
| Снігові і | 26000 | 68,7 | 1,74 | 8000 – | 60 |
| льодові | (24000 – 30000) | 10000 |
| утворення |
| Малі  складові: |  |  |  |  |  |
| *озера* | 280  (175 – 750) | 0,26  (прісні) | <0,02 | 7  (прісні) | - |
| *ґрунтова*  *волога* | 100  (65 – 500) | 0,02 | <0,01 | 0,9 – 1,0 | - |
| *болота* | 100 | 0,03 | <0,01 | - | - |
| *атмосфер- на волога* | 14,0  (12,9 – 17,0) | 0,04 | <0,001 | 0,027 | - |
| *річки* | 1,2 | 0,006 | <0,0001 | 0,033 – | - |
| (2,1) | 0,22 |
| Біологічна  вода | 1,1 | 0,003 | <0,0001 | - | - |
| ***ВСЬОГО*** | ***1500496,3*** | ***100*** | ***100*** | ***2800*** | ***3000*** |

За даними М. І. Будико, щорічне загальне випаровування з океану складає 448 тис. км3 води, а із суходолу, особливо за рахунок транспі- рації рослинного покриву, – 71 тис. км3. Внаслідок опадів на суходіл потрапляє 109 тис. км3 води, на океан – 411 тис. км3. До речі, із загаль- ної кількості опадів на суходолі, 37 тис. км3 стікає знову в океан. Та-

ким чином, у природі відбувається постійний кругообіг води, який визначає, поряд з іншими факторами, клімат територій, а також ство- рює умови життя та життєдіяльності рослинам (рис. 5.1).



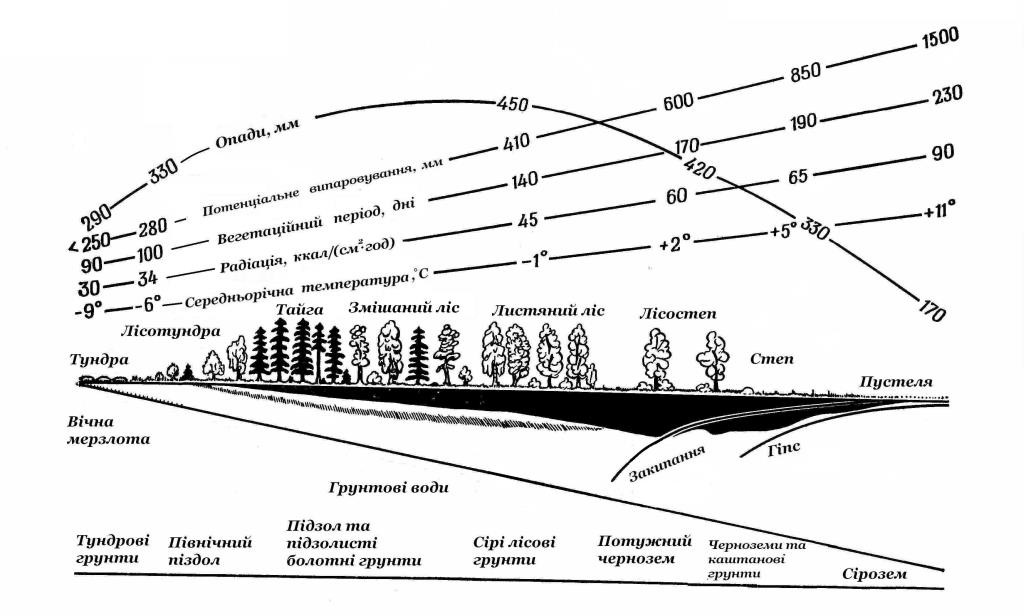
# Рис. 5.1. Кругообіг води у біогеоценозах суходолу

*(за О. О. Молчановим, 1964)*

Випаровування з земної поверхні необхідно розглядати в комплек- сі з опадами. Для водного балансу будь-якої території важливо не сті- льки абсолютні величини опадів і випаровування, скільки співвідно- шення між ними.

# Якщо величина суми річних опадів перевищує величину випаровування за цей же період, то ця територія відноситься до гумідної зони, у протилежному випадку – до аридної.

Приблизно на 1/3 поверхні суші спостерігається нестача води, при цьому, на половині цієї площі відмічається вкрай посушлива ситуація з річною сумою опадів нижче 250 мм і випаровуванням понад 1000 мм. Мала кількість опадів, сама по собі, ще не говорить про аридність те- риторії: холодні полярні зони також бідні на опади, але вони не є ари- дними, оскільки і випаровування тут дуже низьке. Вкрай вологі регіо- ни, з високими рівнями опадів займають менше 9 % поверхні суші. Значні посушливі території розташовані, головним чином, між 15і 30північної і південної широти і за високими гірськими ланцюгами. З віддаленням від моря спостерігається поступовий перехід від гумідної зони до аридної (рис. 5.2). Для останньої характерні посуха та засоле- ність ґрунтів і вод. Втім, співвідношення річних опадів і випаровуван- ня – це досить груба вказівка на вологість чи посушливість території. Для рослин важливо, щоб волога надходила саме в той час, коли вони її найбільше потребують, тобто протягом вегетаційного періоду. Для більш об’єктивного висновку, щодо оцінки клімату на певній терито- рії, необхідно складати кліматичні діаграми за матеріалами метеороло- гічних спостережень протягом року.



# Рис. 5.2. Схема змін и клімату, рослинності і ґрунтів вздовж профілю через основні ландшафти Європейської частини

**Росії з північного-заходу на південний-схід**

*(за Г. М. Висоцьким і Г. Ф. Морозовим, 1934)*

Примітка:

чорним кольором вказано гумусовий горизонт, смужками – ілювіальний горизонт.

Прикладом переважання випаровування вологи над кількістю опа- дів можуть бути пустелі Середньої Азії, які охоплюють частину Казах- стану, південну половину Арало-Каспійської низовини і простягають- ся до високих гір на сході. На півдні вони заходять в Афганістан. Опа- ди в південній частині середньоазіатських пустель випадають, голов- ним чином взимку, а влітку їх зовсім не буває. Річна сума опадів – не перевищує 250 мм, однак на значних площах вона скорочується до 100 мм і менше. З низькою температурою взимку пов’язана низьке випаровування: 1000 – 1400 (до 2500) мм, завдяки чому у піщаних пус- телях, навіть там де ґрунтові води залягають дуже глибоко, розвива- ється помітна рослинність. У пустелях Середньої Азії певні рослинні формації пов’язані з кількістю опадів і особливостями їх розподілу протягом року, а також з ґрунтоутворюючими субстратами:

* + ефемерова пустеля на лесовидних, суглинистих ґрунтах;
  + рослинні угрупування каменистої гіпсофітної пустелі;
  + формації галофітів на глинистих ґрунтах;
  + псамофітова пустеля на піщаних ґрунтах.

Так, скажімо, ефемерові пустелі займають величезні площі на захід

від озера Балхаш (Голодний степ) (табл. 5.2). Протягом березня і квіт- ня у цьому регіоні кожні 4 – 5 днів йдуть дощі, які добре змочують верхні горизонти ґрунту. В кінці травня ґрунт висихає і прогрівається на глибину 10 см до 30 С і вище. Навесні тут швидко розвиваються види рослин, які утворюють підземні багаторічні органи (клубні, ци- булини, кореневища). Це осока Гостії (*Carex hostii*), тонконіг бульбас- тий (*Poa bulbosa L.*), герань бульбаста (*Geranium tuberosum L.*), а також види родів свербига (*Bunia*), жовтець (*Ranunculus*), гаплофіл (*Haplophyllum*), скорцонера або зміячка (*Scorzonera*), зірочки (*Gagea*), тюльпан (*Tulipa*) тощо. Весняна пустеля нагадує квітучий луг – рос- линний покрив повністю змикається, а у рослин відсутні ксероморфні ознаки. В деяких місцях можна помітити гігантську трав’янисту рос- лину родини зонтичних – ферулу смердючу (*Ferula foetida*), яка сягає в висоту до 2 м. Квіти на цій рослині з’являються через 6 – 7 років після проростання насіння. Після плодоношення вона відмирає. Але саме у особливостях кореня ферули проявляється пристосування даного виду до посушливих умов. Рослина формує потужний стрижневий корінь діаметром 17 – 29 см, який проникає на глубину лише 20 см. Далі він розділяється на численні бокові корені, які, в свою чергу, ростуть го- ризонтально до 2 м у довжину, а потім заглиблюються вертикально на 80 – 100 см. Таким чином, корені однієї рослини пронизують до 4 м3 ґрунту. Така будова коренів забезпечує рослині можливість отримання води з поверхневих і більш вологих глибоких горизонтів ґрунту, а по-

тужний стрижневий корінь допомагає переносити безвологі періоди року. Іншим прикладом пристосування до посушливого клімату є тон- коніг бульбастий, цибулини якого не втрачають здатності до пророс- тання і через 8 років зберігання у сухому стані. Але з кінця квітня про- тягом наступних 9 місяців пустеля виглядає повністю вимерлою. Ви- ключення складають два дрібних трав’янистих види афаноплеура во- лосистолиста (*Aphonopleura capillifolia*) та двочленник пухирчастий (*Diarthron vesiculosum*). Квіти у них з’являються тоді, коли сонце ви- палить все живе і ґрунт без води стає твердим, як камінь. При цьому, двочленник пухирчастий не висихає до осені (цей екологічний фено- мен недостатньо вивчений).

*Таблиця 5.2*

# Динаміка вмісту води у ґрунтах Голодного степу весною (вологість, %)

|  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- |
| **Глибина, см** | **Дати** | | | |
| **19 квітня** | **24 квітня** | **3 травня** | **19 травня** |
| 0 – 2 | 7,3 | 23,3 | 0,7 | 0,5 |
| 8 – 9 | 6,3 | 18,7 | 8,4 | 5,3 |
| 20 – 22 | 9,2 | 8,0 | 10,0 | 8,2 |
| 60 | 8,7 | 8,7 | 9,4 | 8,6 |
| 90 | 4,8 | 8,7 | 8,3 | 7,1 |
| 200 | 2,4 | 3,7 | 4,7 | – |

На типовому прикладі середньоазіатських пустель чітко видно, що більша частина фітомаси її рослин сконцентрована у ґрунті. Це влас- тиво навіть досить великим деревам. У ефемерів коренева система слабка і розташована у верхньому шарі ґрунту. Інші види мають як горизонтально поширені корені, так і такі, що проникають глибоко та досягають нижніх горизонтів ґрунту, що містять доступну для рослин вологу навіть влітку. Таким чином, певна забезпеченість водою гаран- тована для даних видів протягом року. Інтенсивність транспірації пус- тельних рослин визначається саме об’ємом поглинутої води. При до- статній кількості вологи рослини енергійно транспірують, що вже саме по собі є ознакою інтенсивного газообміну і інтенсивного фотосинтезу та продукування органічної речовини. Найбільшу кількість вологи на транспірацію рослини витрачають у липні. Протягом літа, з погіршен- ням умов водопостачання і зростанням водного дефіциту, швидкість

випаровування знижується. Це проявляється в тому, що всі види зме- ншують транспіруючи площу шляхом скидання частини листків.

За **ступенем та характером забезпечення вологою** рослини пус- тель поділяють на чотири групи:

* **гідрофіти**, які пов’язані з ґрунтовими водами, що залягають відносно високо від поверхні, або навіть виходять на поверхню;
* **фреатофіти**, які розвиваються у місцезростаннях з більш ни- зьким розташуванням ґрунтових вод;
* **трихогідрофіти**, коренева система яких не досягає рівня ґрун-

тових вод, але проникає до капілярного краю;

* **омброфіти**, які живляться виключно дощовою водою.

Таким чином, у водному режимі рослин дуже важливе значення відіграє вологість ґрунту. Саме з нього рослини отримують найбільшу кількість води.

# Кількість вологи у ґрунті, її доступність визначають хід ба- гатьох фізіологічних процесів рослин, ритм їх розвитку, впливають на їх вигляд.

Споживання рослинами води з ґрунту залежить від поглинаючої

здатності їх кореневої системи, від стану ґрунтової вологи, від сил, що утримують воду у ґрунті. **Вся ґрунтова волога поділяється на досту-**

# пну і недоступну для рослин:

* до доступної відноситься **гравітаційна** (заповнює проміжки між частинками ґрунту) та **капілярна** (міститься у капілярах ґрунту). Остання постачає найбільшу частку води до рослин;
* до недоступної вологи ґрунту відносяться: **плівкова** (адсорб- ційна), що покриває ґрунтові частинки, **гігроскопічна** та **колоїдна**.

Різні ґрунти по різному утримують вологу. Найбільшу вологоєм- ність мають глинисті ґрунти, найменшу – піщані (табл. 5.3). Швидкість капілярного підйому знаходиться у протилежній залежності від розмі- ру частинок: чим вони менші, тим більшої висоти сягає капілярний підйом, але тим повільніше він відбувається. **Доступність вологи ґру- нту обмежують деякі фактори**:

* + низька температура ґрунту;
  + висока концентрація легкорозчинних солей;
  + висока кислотність ґрунту;
  + недостача ґрунтового повітря;
  + відсутність кисню у ґрунтовій воді.

*Таблиця 5.3*

# Залежність висоти підйому води від механічного складу ґрунту

*(за О. А. Роде, 1963)*

|  |  |
| --- | --- |
| **Розмір частинок ґрунту, мм** | **Висота підйому води, мм** |
| 5,0 – 2,0 | 25 |
| 2,0 – 1,0 | 65 |
| 1,0 – 0,5 | 131 |
| 0,5 – 0,2 | 246 |
| 0,2 – 0,1 | 428 |
| 0,1 – 0,05 | 1055 |
| 0,05 – 0,02 | 2000 |

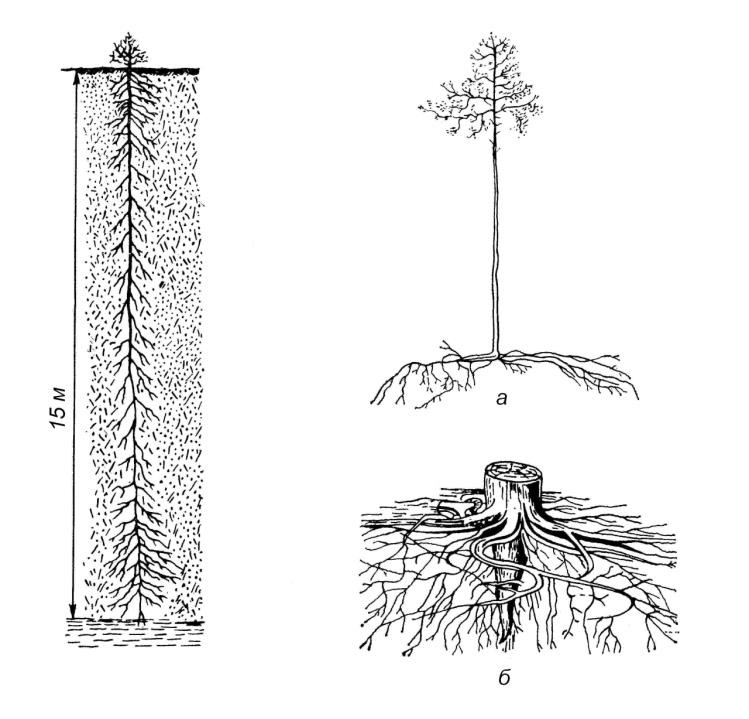
При вивченні екологічній ролі води слід завжди пам’ятати про ба- ланс між надходженням і витрачанням вологи. Надходження частіше відбувається через кореневу систему, а витрачання – за рахунок транс- пірації. Якщо надходження вологи не компенсує витрати, то рослина гине. Це відбувається при нестачі вологи у ґрунті, хворобах рослин, підвищенні температури, суховіях. В залежності від тривалості дії того чи іншого негативного фактору в рослинах відбуваються різні зміни, які й приводять спочатку до уповільнення їх розвитку, а потім і заги- белі:

* + - знижається тургор клітин;
    - зупиняється поділ клітин та їх ріст; продихи закриваються і припиняється надходження СО2 до рослин;
    - знижується інтенсивність фотосинтезу;
    - збільшується інтенсивність дихання;
    - витрачаються органічні речовини;
    - транспірація дуже уповільнюється;
    - уповільнюється і повністю припиняється надходження пожив- них речовин з ґрунту;
    - відбувається відмирання сисних коренів тощо.

У різні періоди життя рослини по різному переносять недостачу вологи, т**акий період називається критичним**. Більшість рослин найбільш вразлива в період утворення генеративних органів. Різні рос- лини в одних і тих же умовах по різному переносять відсутність ґрун- тової вологи. Це залежить від сисної сили клітин кореневої системи.

Наприклад, високим осмотичним тиском клітин коренів відрізняються рослини тундри, що зростають на засолених ґрунтах і у посушливих регіонах. Один і той же вид, що зростає у тундрі і середніх широтах має на півночі сисну силу, більшу на 10 – 20 %. Має значення розмір кореневої системи. Так, однолітні сіянці дуба мають загальну довжину

коренів 114 м, ясена – 186 м, тоді як довжина надземної частин складає 20 – 25 см. У деяких рослин пшениці в період дозрівання насіння зага- льна довжина коренів сягає 64 – 80 км. Важлива також глибина прони- кнення коренів у ґрунті. Наприклад, довжина коренів верблюжої ко- лючки (рис. 5.3) та люцерни може досягати водоносних горизонтів на глибині 18 м. При досягненні горизонту відбувається розвиток корене- вої системи на глибині.



# Рис. 5.3. Коренева система верблюжої колючки та сосни звичайної

(а – на сфагновому болоті, б – на піщаному ґрунті)

Інший фактор, який визначає водний баланс рослин – її витрати, що відбуваються під час транспірації. У рослин виробилися захисні пристосування від високих температур і нестачі води:

* + здатність продихів закриватися при нестачі води або їх глибо- ке розташування у листках;
  + скидання листя і окремих пагонів (джузган, саксаул);
  + зменшення площі транспірації (у ковили листя скручується у трубочку);
  + часткова або повна редукція листків (колючки у кактусів і ве- рблюжої колючки, шиловидні вирости у білого саксаулу, лусочки у ялівця козацького);
  + виникнення пристосувань, які зменшують випаровування або затримують транспіраційну вологу (густі волоски на листках коро- в'яку, глянцева поверхня листя у брусниці, блискучі лусочки у ло- ха сріблястого, випаровування ефірної олії для зниження нагріван- ня листка, кристали мінеральних солей у солянок, утворення вос- кового і смолистого покриву для зменшення випаровування, утво- рення щільних покривних тканин);
  + регулювання випаровування шляхом добових рухів пагонів і листків (молокан дикий);
  + перебудова життєвих ритмів (ефемероїди);
  + періодичне призупинення і відновлення розвитку декілька ра- зів протягом вегетаційного періоду (деякі види осок);
  + здатність накопичувати вологу у своїх вегетативних органах (алое, кактуси).

Таким чином, в процесі еволюції у рослин виробилися різноманіт-

ні пристосування до умов існування, пов’язаних з вологою. Тому їх почали розділяти на певні **групи по вибагливості до вологи**.

# Гідрофіти (від грецьк. higros – вода, phiton – рослина) – рос- лини, які зростають у водному середовищі.

Це рослини, які ростуть частково або повністю зануреними у воду,

наприклад ряска, рогіз, стрілолист, латаття, глечики. Оскільки у воді створюються специфічний температурний режим, режим освітлення і насиченості газами та поживними речовинами, у гідрофітів вироби- лись **специфічні пристосування**:

* + розвинута відносно велика поверхня листків;
  + всі органи вкриті слизом для запобігання вимивання солей;
  + слабко розвинуті механічні тканини;
  + всі органах мають повітряні об’єми;
  + слабко розвинуті покривні тканини, що полегшує поглинання з води газів та поживних речовин;
  + занурені у воду листки мають типову тіньову будову, а розта- шовані на поверхні – світлову;
  + слабкий розвиток кореневої системи, до повного її зникнення;
  + сильно розвинуте вегетативне розмноження.

# Гігрофіти – (від грецьк. hidros – вологий, phiton – рослина) – наземні рослини, які зростають в умовах високої вологості (ґрунту або повітря).

Мають здебільше тонкі великі листові пластинки із слаборозвину- тою кутикулою, слаборозвинуту кореневу систему, тонкі стебла. Рос- туть на заболочених територіях, у вологих лісах, заплавах річок, по берегам річок і водойм. Серед знайомих нам рослин це – вільха чорна, журавлина болотна, бобівник (вахта) трилистий, калюжниця болотна, фіалка болотна, осоки, болотні верби. Оскільки вони погано регулю- ють транспірацію, то дуже важко витримують посуху. До їх загибелі приводить осушувальна меліорація.

# Мезофіти (від грецьк. mesos – середній, проміжний, phiton – рослина) – екологічна група рослин, яка зростає в умовах середньої зволоженості.

Відзначаються різноманітністю форм і не мають таких специфіч-

них морфолого-анатомічних ознак, як ксерофіти та гігрофіти. До цієї групи можна віднести безліч рослин: ялина, бук, брусниця, грушанка, копитняк європейський, тимофіївка, костриця, конвалія, осика, береза, липа, клен, овес, картопля, яблуня тощо. Ці рослини переважають в помірних кліматичних умовах.

# Ксерофіти (від грецьк. xeros – сухий, проміжний, phiton – рослина) – рослини посушливих місць, пристосовані до жит- тя в умовах тривалої або сезонної ґрунтової та атмосферної посухи.

Мають спеціальні пристосування, які перешкоджають випарову-

ванню води і запобігають перегріву рослин. Довгий час панувала тео- рія німецького вченого А. Шімпера про те, що ксерофіти економно витрачають воду, тобто їм властива низька інтенсивність транспірації. Але в 1952 р. радянський вчений М. О. Максимов довів, що основна різниця між мезофітами і ксерофітами полягає не в інтенсивності тра- нспірації, а в здатності посухостійких рослин витримувати збезвод- нення в період посухи. Зростають вони у степах, пустелях. Із знайомих видів до цієї групи рослин відносяться дуб пухнастий, сосна кримська, ковила, полин, тонконіг. На півночі України ксерофіти зустрічаються у верхів’ях піщаних дюн (шавлія, різні види полину). Ксерофіти поділя- ються на дві групи:

* **сукуленти** (від грецьк. succulentus – соковитий);
* **склерофіти** (від грецьк. skleros – твердий, жорсткий).

Деякі особливості сукулентів обговорювалися при характеристиці температури, як екологічного фактора. У частини сукулентів листя перетворилося у колючки або луски. Функції асиміляції виконують зелені стебла. У листових форм, навпаки, стебла відсутні. Пагони та

листки у сукулентів частіше голі, вкриті товстим кутинізованим епіде- рмісом і восковою плівкою. Корені у них ростуть швидко, сягають

значних розмірів, поширені у поверхневому прошарку ґрунту. Корене- ва поглинаюча сила у сукулентів низька. Для рослин цієї групи харак- терний своєрідний обмін речовин. В процесі дихання цукри розпада- ються не на СО2 та Н2О, як у більшості рослин, а накопичуються про- міжні речовини – органічні кислоти. Вдень ці кислоти розпадаються з виділенням вуглекислого газу, який тут же поглинається самою росли- ною. Асиміляційні тканини представлені, головним чином, трубчас- тою паренхімою, в середині якої міститься водозапасаюча паренхіма.

До склерофітів відносяться саксаул, різні види ковили та полину, верблюжа колючка. Завдяки великій кількості механічних тканин ці рослини тверді, можуть втрачати до 25 % своєї вологості. Коренева система має високу поглинаючу силу. За будовою вона різна, але час- тіше йде дуже глибоко до водоносних прошарків ґрунту. Типовий склерофіт – низькоросла рослина з довгим корінням. Наприклад, верб- люжа колючка заввишки до 1 м, а її коренева система завдовжки до 30 м. Листя або редуковане, або дрібне, вкрите щільною шкіркою, час- то опушене, може скручуватися. Вирощування ксерофітів у теплому, але вологому кліматі призводить до більш інтенсифікації росту, збіль- шення розмірів листя. Замість колючок може розвиватися м’яке листя. Це вказує на те, що у несприятливі умови зростання ці рослини були витіснені іншими видами.

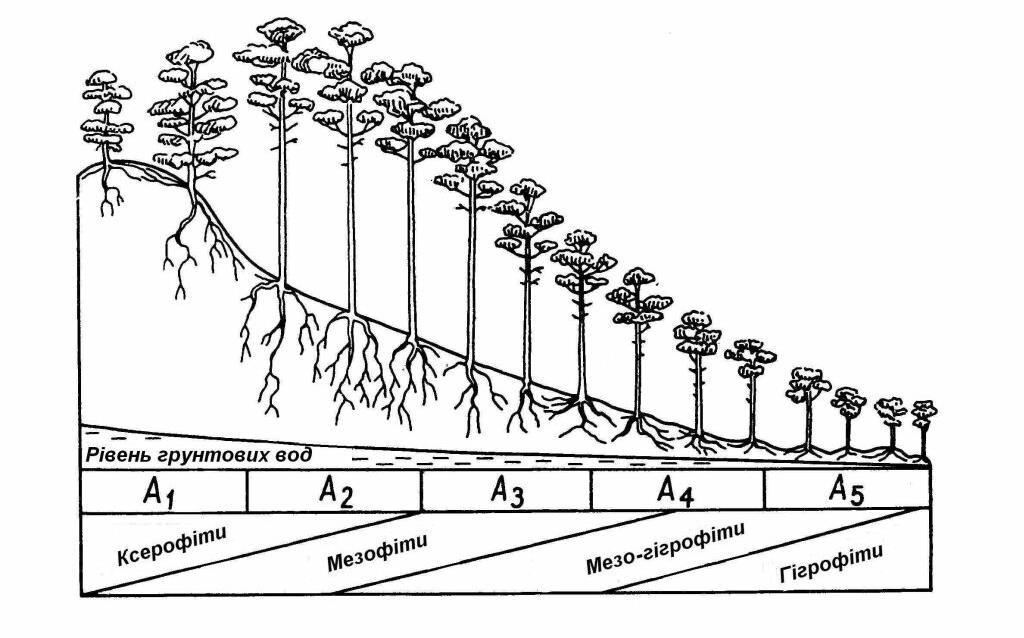
В межах однієї природно-кліматичної зони та в межах конкретних фітоценозів також відбувається розподіл рослин на групи по вибагли- вості до вологи. Прикладом може бути видовий склад лісових фітоце- нозів степової зони України. До його складу входять:

* + ксерофіти – сосна звичайна, гледичія трьохколючкова, біла акація, лох, дуб пухнастий, сосна кримська, айлант;
  + мезоксерофіти – берест (пробкова форма), шипшина, мигдаль, терен;
  + ксеромезофіти – дуб звичайний, паслін, ясен звичайний, гру- ша, яблуня;
  + мезофіти – граб, ліщина, ільм, липа звичайна, клен гостролис- тий, модрина сибірська, клен явір;
  + мезогігрофіти – тополя біла та чорна, осика, береза пухнаста, крушина ламка, калина, бузина чорна;
  + гігрофіти – верба біла, верба ламка, вільха чорна, черемха.

Цікаві екологічні особливості має найпоширеніша деревна порода лісів Полісся України – сосна звичайна (*Pinus sylvestris*). Вона успішно зростає у різних (за вологістю ґрунтів і глибиною ґрунтових вод) еко-

логічних умовах – від вершин піщаних дюн на зандрових рівнинах до оліготрофних і мезотрофних боліт (рис. 5.4). Тобто, як там, де рівень

ґрунтових вод залягає на глибині 4 – 5 м і більше, так і там, де він ви- ходить на поверхню. Зазвичай, сосну звичайну відносять до ксерофі- тів, що пояснюється її здатністю досить добре переносити значну су- хість повітря та зростати на сухих ґрунтах. Наприклад, дана деревна порода успішно створює насадження в умовах степу України. Але, оскільки вона зростає навіть у найбідніших за поживними речовинами ґрунтових умовах (борах) та при дуже різних режимах зволоженості, то її можна віднести практично до будь-якої, з наведених вище, груп рослин. Однак, найбільш продуктивні, зімкнуті насадження сосна фо- рмує при розміщенні рівня ґрунтових на 1,5 – 2 м ближче від поверхні ґрунту, ніж це відмічається для тих умов, де зростають типові ксерофіти.



# Рис. 5.4. Залежність росту сосни на піщаних ґрунтах від глибини залягання ґрунтових вод

*(за П. С. Погребняком)*

|  |  |
| --- | --- |
| А1 | – сосняк лишайниковий (*Pinetum cladinosum*) з лишайниковим покривом |
| A2 – сосняк зеленомошний (*Pinetum hylocomiosum*) з брусницею (*Vacciniu* | |
| A3 – сосняк чорничний (*Pinetum myrtillosum*) із домішкою берези з глибино | |
| А4 – сосняк буяхово-багновий (Pinetum uligino-ledosum) на торф’янисто-г | |
| А5 – верхові болота з поодинокими соснами на торф’яних грунтах | |

*idaea)*

гання ґрунтових вод 1 – 2 м підзолистих грунтах

*m vitis-* ю заля- леєво-

Рослини пристосовуються не лише до загальної вологості місцево- сті, але і сезонних та більш коротких її коливань. За пристосуванням

до короткочасних коливань умов водопостачання та випаровування Г. Вальтер розділив наземні рослини на дві групи:

* **пойкилогідрічні**, з непостійним вмістом води у тканинах;
* **гомойогідричні**, які здатні підтримувати відносно постійний вміст води в тканинах.

До першої групи відносяться бактерії, синьо-зелені водорості, ли- шайники, деякі види мохів і спорових судинних рослин, невелика кі- лькість покритонасінних. Це прокаріоти або еукаріоти, які мають дріб- ні клітини без центральної вакуолі. При висиханні вони скорочуються без змін ультраструктур протоплазми і, таким чином, без втрати жит- тєздатності. З втратою води різні життєві функції, наприклад фотосин- тез і дихання, слабнуть. Дані рослини всмоктують воду з вологого суб- страту або після зволоження їх дощем, росою і туманом капілярним способом і при цьому набухають. Коли рослина набухає, в ній віднов- люються нормальні метаболічні процеси.

До другої групи відноситься більшість рослин. Їх клітини мають велику центральну вакуоль і, завдячуючи наявності внутрішнього вод- ного середовища, протоплазма стає менш залежною від зовнішніх умов. Але така клітина, а тому й рослина вцілому, втратила здатність до висихання. Рослини, віднесені до цієї групи, повинні зростати у місцях з більш-менш постійним джерелом вологи.

Обговорюючи вологість, як екологічний фактор, потрібно зверну- ти увагу на те, що не лише волога впливає на рослини, але і рослини значною мірою визначають вологість фітоценозу. Давно вже відомо, що ліси впливають на вологість повітря у фітоценозі та на прилеглих територіях, на вологість ґрунту, на рівень залягання ґрунтових вод.

Під час дощу волога затримується на листках, пагонах, стовбурах дерев. При слабкому дощі крона ялин затримує 80 % опадів, а сосни – 60 %. Листяні дерева затримують значно менше дощової вологи. На- віть у густому буковому лісі біля 50 % дощової води досягає ґрунту. У трав’яних фітоценозах також затримується досить багато вологи. На- приклад, на лугах Санкт-Петербурзької області до ґрунту доходить лише третина опадів. Частина вологи йде на змочування вегетативних органів рослин, а частина – концентрується на їх поверхні у вигляді краплин.

Вологість повітря у лісових фітоценозах дещо вища, ніж на приле- глих площах за рахунок значної транспірації вологи рослинами, змен- шення сили вітру, зниження високих температур, зменшення випаро- вування з поверхні ґрунту. Влітку в густих листяних насадженнях во-

логість біля поверхні ґрунту, вища ніж на лісосіці, майже на 15 – 20 % (Молчанов, 1961). У трав’янистих угрупованнях це явище спостеріга-

ється лише частково , у невеликому прошарку повітря біля поверхні ґрунту. Вологість повітря значно коливається в залежності від типу лісу. Так, в чистих сосняках влітку на супіщаному ґрунті вона буває на 10 – 12 % вища ніж у грудових дібровах. У лісі відносна вологість по- вітря з висотою зменшується, в кронах досягає якогось постійного значення і найменших значень – при виході з крон. Специфічні умови вологості повітря (поряд з іншими екологічними умовами) у лісових фітоценозах тропічних лісів пояснюють наявність в них епіфітів.

# Епіфіти – це рослини, які поселяються на інших рослинах, використовуючи їх лише як місце прикріплення, цим вони відрізняються від паразитів і напівпаразитів.

Вони мають пристосування для добування поживних речовин і во-

ди з навколишнього середовища (наприклад, губчасті покриви коренів, які легко вбирають воду, спеціальні утвори з листків і пагонів для за- тримування води тощо).

Фітоценозами транспірується дуже велика кількість вологи. Ліс, в деяких умовах, може випаровувати води більше, ніж її випадає протя- гом року. Наприклад, зрілий буковий ліс за вегетаційний період транс-

пірує в атмосферу від 3600 до 5400 т води з 1 га. Це своєрідний насос,

робота якого впливає на гідрологічний режим не лише території, де він зростає, а і прилеглих територій. Наприклад, численні представники евкаліптових відрізняються здатністю інтенсивно вбирати і випарову- вати вологу. Вони, навіть, мають назву “дерева-насоси”. Підраховано, що протягом року одне дерево евкаліпта здатне випарувати до 14 тон води. Цю їх здатність використовують для осушення болотистих тери- торій. Найвідомішим прикладом є висаджування евкаліптів для осу- шення Колхідської низовини (Кавказьке узбережжя Чорного моря) під час боротьби з малярією в СРСР.

В сухих кліматичних зонах лісові насадження використовують з метою затримання снігу, переведення поверхневого стоку у внутріш- ньоґрунтовий, завдяки чому збільшується вологість ґрунту.

В Україні існує велика кількість боліт та заболочених земель (осо- бливо на Поліссі) де утворюються специфічні фітоценози і зростають різноманітні гігрофітні рослини.

# Болото – це ділянка земної поверхні, що характеризується надмірним зволоженням, накопиченням нерозкладеної ор- ганічної речовини і наявністю вологолюбної рослинності.

Болота утворюються при заростанні водойм, заболочуванні лісів і

лісових згарищ, лук тощо. За рельєфними умовами виникнення та вод- но-мінеральним живленням болота поділяються на:

# низинні (евтрофні);

* **перехідні (мезотроні);**
* **верхові (оліготрофні).**

**Низинні (евтрофні) болота** характеризуються найбільш багатими

ґрунтами. Рослинний покрив тут багатий та різноманітний і складаєть- ся з берези пухнастої, вільхи клейкої (чорної), кущових верб, очерету, куги, хвощів, осок, бобівника, вовчого тіла, зелених гіпнових мохів тощо. **Верхові (оліготрофні) болота** найбідніші на мінеральні елемен- ти живлення, розвиваються переважно в межах лісової зони. З гігрофі- тів тут поширені сосна звичайна, береза пухнаста, деякі види осок, пухівка піхвова, журавлина, сфагнові мохи. Останні є основою верхо- вих боліт. Сфагнові мохи здатні всмоктувати воду. Приблизно полови- на клітин сфагнуму пусті. Саме вони наповнюються водою, збільшую- чи масу рослини в 20 – 50 разів. Стебло цього моху росте вверх, сяга- ючи довжини понад 150 см. Безперервний ріст та висока вологоємкість сфагнуму є важливим екологічним фактором. Він змушує квіткові рос- лини верхових боліт пристосуватися до наростання болота у висоту. Тут здатні рости тільки ті рослини, кореневища яких можуть також наростати у висоту, або ті, які можуть утворювати додаткові корені на своїх пагонах (рис. 5.5). Але фітоценози, утворені на верхових боло- тах, характеризуються малою біомасою і невеликим рослинним різно- маніттям. Рослини, в тому числі і деревні, низькорослі, а густина наса- джень нижча середньої. **Перехідні (мезотрофні) болота** характеризу- ються помірним мінеральним живленням і займають проміжне стано- вище між низинними і верховими. Для рослинного покриву характерні береза пухнаста, сосна, деякі осоки, багно, журавлина, пухівка піхвова та сфагнові мохи.

Розподіл фітоценозів на земній кулі підпорядкований певним за- кономірностям, які залежать від співвідношень екологічних факторів. Достатньо повне уявлення про забезпеченість рослинності певної те- риторії вологою дають різноманітні коефіцієнти, які враховують декі- лька кліматичних показників, в тому числі й кількість опадів чи воло- гість. До них відноситься **гідротермічний коефіцієнт Г. Т. Селянінова (ГТК)**, який визначається як відношення суми опа- дів за вегетаційний період до суми активних температур (понад

+ 10 С) за той же час:

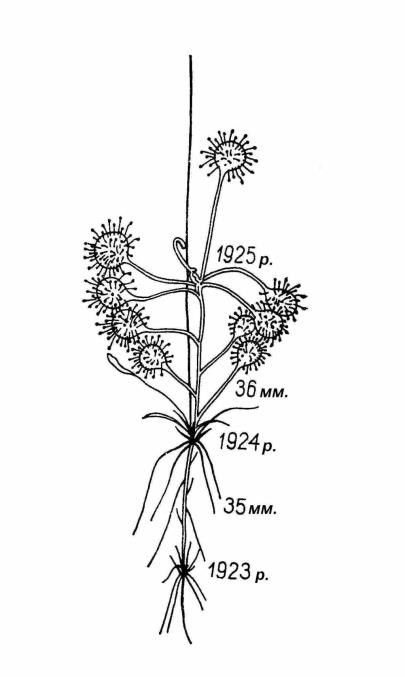
*ГТК* 

10*R* ,

(*to* 10*o C*)

де R – сума опадів за період, коли t o 10 oС;

(t o 10 oС) – сума активних температур понад 10 оС.



а б

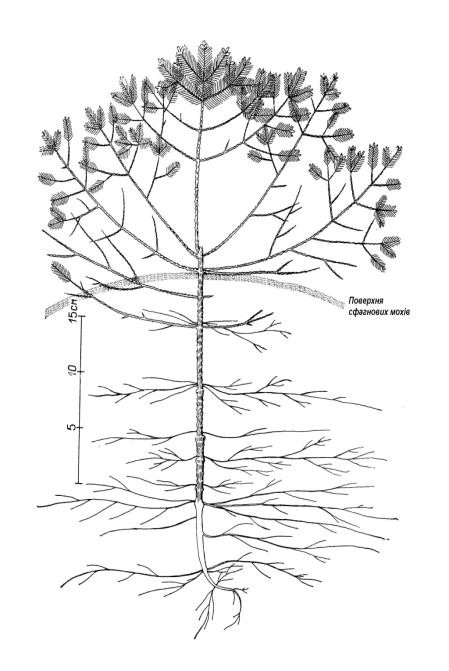


Рис. 5.5. Особливості будови рослин верхових боліт

*(за Берешу, 1927)*

а – росичка круглолиста зі сфагнового покриву, рівень розташування її розетки щорічно підвищується на 3 см

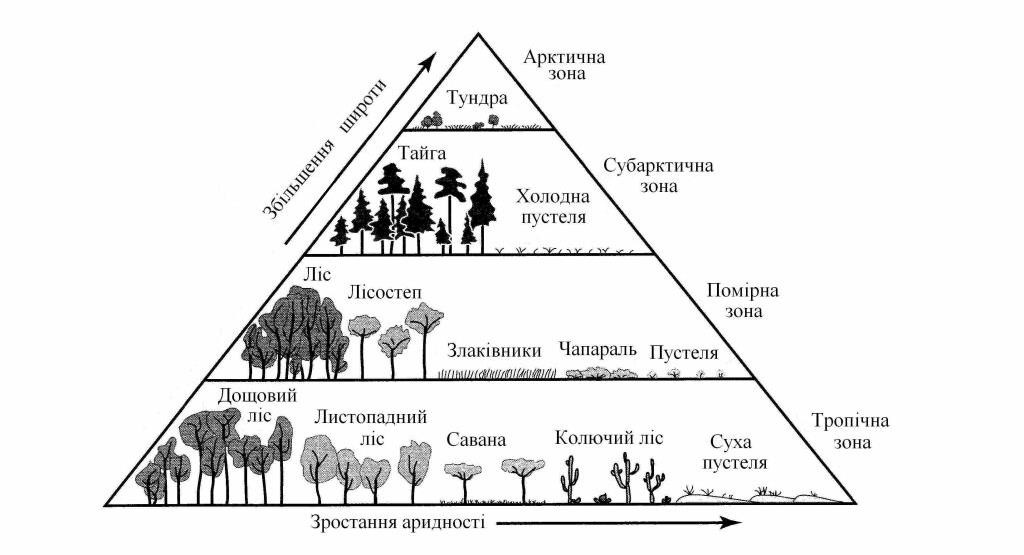
б – ялина у віці 9 років, стовбур якої похований під мохом на глибину 20 см

Тобто, при розрахунку гідротермічного коефіцієнту Селянінова враховуються дві характеристики екологічних умов – кількість опадів і температура повітря. Скажімо, північна межа степу співпадає із зна- ченням ГТК = 1, для пустелі ГТК = 0,5, для широколистяних лісів ГТК

= 1, 5. Таким чином, для зони надлишкового зволоження ГТК 1,5, при коливанні ГКТ в межах від 1 до 1,5 створюються достатні умови зволоження; при значеннях ГКТ від 0,7 до 1 відчувається нестача во- логи.

Узагальнюючи характеристику вологості як екологічного фактору, потрібно відмітити, що в майже однакових географічних умовах на Землі існують і сухі пустелі, і тропічні ліси (рис. 5.6). Відмінності про- являються у кількості опадів, які випадають на території протягом ро- ку: від 0,2 – 200 мм в пустелі до 900 – 2000 мм у тропіках. В першому

випадку, рослинний покрив характеризується невеликою кількістю видів і їх низькою продуктивністю, в другому – створюються складні за структурою, численні за видовим різноманіттям і величезні за біо- масою фітоценози.



# Рис. 5.6. Залежність типів рослинності від кліматичних умов

*(за М. І. Ніколайкіним, Н. Є. Николайкіною,О. П. Мелєховою, 2004)*

Таким чином, саме вологість є одним з чинників довкілля, які ви- значають тип рослинного угруповання. В процесі еволюції рослини виробили ряд специфічних пристосувань, направлених як на максима- льне використання вологи, так і на її надлишок чи нестачу. Крім того, водне середовище – це місце існування великої і важливої групи ниж- чих рослин водоростей.

## Контрольні питання:

1. *Яку роль відіграють рослини у кругообігу води?*
2. *Охарактеризуйте відмінності у балансі вологи різних кліма- тичних зон земної кулі.*
3. *Які екологічні умови сприяють формування аридних зон?*
4. *Поясніть, яким чином рослини пустель забезпечують себе во- логою?*
5. *Які едафічні фактори обмежують доступність ґрунтової во- логи для рослин?*
6. *Вкажіть які пристосування до природних умов мають росли-*

*ни посушливих зон. Обґрунтуйте, яким чином вони сприяють ви- живанню рослин у екстремальних умовах.*

1. *Поясніть різницю між рослинами рослинами-гігрофітами та гідрофітами.*
2. *Яким чином рослини поділяють на групи за їх вибагливістю до вологи? Наведіть приклад кожної групи рослин.*
3. *В чому полягає специфіка болотної рослинності?*