

Міністерство освіти і науки України  
Житомирський державний університет імені Івана Франка

І.В. Хом'як

## **ЕКОСИСТЕМОЛОГІЯ**

*Навчальний посібник*

Житомир  
Вид-во ЖДУ імені Івана Франка  
2022

УДК 574  
ББК 28.080.3  
Х 95

*Рекомендовано до друку вченою радою Житомирського державного університету імені  
Івана Франка  
(протокол № 8 від 27.05.2022 р.)*

#### **Рецензенти:**

**Бордюг Н.С.** – професор, доктор педагогічних наук, директор Комунального закладу позашкільної освіти "Обласний еколого-натуралістичний центр" Житомирської обласної ради;

**Житова О.П.** – Професор, доктор біологічних наук, професор кафедри лісництва, лісових культур та таксації лісу Поліського національного університету

**Гарбар Д.А.** – доцент, кандидат біологічних наук, доцент кафедри зоології, біологічного моніторингу та охорони природи Житомирського державного університету імені Івана Франка.

#### **Хом'як І.В.**

X95 Екосистемологія: Навчальний посібник. / Хом'як І.В. – Житомир: Вид-во ЖДУ ім. І. Франка, 2022. – 235 с.

В навчальному посібнику подається сучасний погляд на основні теоретичні засади екосистемології. Автор аналізує теоретичні та прикладні питання структури і функціонування екосистем, різноманітних форм їхньої динаміки та її математичного моделювання а також світових трендів опису різноманітності оселищ.

Для студентів, що поглиблено вивчають екологію в закладах вищої освіти та широкого кола читачів.

УДК 574  
ББК 28.080.3

© Хом'як І В . 2022  
© Вид-во ЖДУ ім. І. Франка, 2022

## ЗМІСТ

Вступ .....	5
Теоретичний матеріал .....	6
<b>Модуль 1. Поняття про екосистему</b> .....	6
1. Загальні положення екосистемології .....	6
1.1. Виникнення та розвиток поняття екосистема .....	8
1.2. Співвідношення понять екосистема та біогеоценоз .....	8
1.3. Сучасні уявлення про екосистему .....	9
2. Складові компоненти екосистеми .....	16
2.1. Класичний розподіл складників екосистеми .....	17
2.2. Розподіл складників за особливостями перетворення енергії .....	18
2.3. Просторова структура екосистем .....	22
2.3.1. Горизонтальна структура екосистеми .....	22
2.3.2. Вертикальна структура екосистеми .....	25
3. Кругообіг речовини та енергії .....	28
3.1. Екосистема як термодинамічна система .....	28
3.2. Поняття про трофічні мережі .....	40
3.3. Моделі руху речовини та енергії в екосистемах .....	41
3.3.1. Закон Ліндемана .....	42
3.3.2. Піраміди енергії .....	43
3.3.3. Піраміди біомаси .....	44
<b>Модуль 2. Динаміка екосистем</b> .....	46
4. Основні види динаміки екосистем .....	46
4.1. Біоритми екосистем .....	46
4.2. Еволюція екосистем .....	50
4.3. Флуктуації .....	54
5. Сукцесії .....	55
5.1. Ендоекогенез та сингенез .....	55
5.2. Типи сукцесій .....	75
5.3. Природна та антропогенна динаміка .....	76
5.4. Клімакс .....	86
5.5. Об'єднана теорія динаміки екосистем .....	90
<b>Модуль 3. Різноманітність екосистем</b> .....	93
6. Класифікація екосистем .....	93
6.1. Континуум в біосфері .....	93
6.2. Екотон. Типи екотонів .....	95
6.3. Історія спроб класифікації екосистем .....	96
6.4. Моноцентрична модель класифікації екосистем .....	99
6.5. Сучасні європейські класифікації екосистем .....	103
7. Едафо-динамічна класифікація екосистем .....	115
8. Різноманітність екосистем Українського Полісся .....	122
8.1. Водні екосистеми .....	122
8.1.1. Евтрофні водойми .....	122
8.1.2. Мезотрофні водойми .....	123
8.1.3. Оліготрофні та дистрофні водойми .....	124
8.2. Болотні екосистеми .....	126
8.2.1. Евтрофні болота .....	127
8.2.2. Мезотрофні болота .....	129
8.2.3. Оліготрофні болота .....	130
8.3. Екосистеми злаковників .....	131
8.3.1. Лучні екосистеми .....	131

8.3.2. Екосистеми пустищ .....	133
8.4. Чагарничкові екосистеми .....	133
8.5. Екосистеми чагарників та похідних лісів .....	135
8.6. Лісові екосистеми .....	137
8.6.1. Прируслові ліси .....	137
8.6.2. Бореальні ліси .....	139
8.6.3. Неморальні ліси .....	140
8.6.4. Праліси .....	141
8.6.5. Ліси антропогенного походження .....	143
8.7. Рудеральні екосистеми .....	144
8.8. Сегетальні екосистеми .....	146
8.9. Екосистеми виходів скель .....	148
9. Охорона та експлуатація екосистем .....	149
Питання, тести для самоконтролю .....	151
Обов'язкові задачі та приклади їхнього розв'язання .....	170
Список першоджерел .....	184
Довідково-інформаційні дані для розв'язання задач .....	193
Словник .....	218
Предметний покажчик .....	230

## ВСТУП

Існує думка, що екологія – це молода наука. У цьому твердженні є раціональне зерно, але його можна і треба заперечувати. Насамперед, слід зважити на те, вона виникла аж в середині XIX століття. Решта сучасних природничих наук теж з'являються в цей період – з другої половини XVIII до початку XX віків. Тож, відмінність, не стільки в часі виникнення, скільки в тривалості її виокремлення в незалежну наукову дисципліну із своїм методологічним та понятійним апаратом. В багатьох науках це відбувалося за одне-два десятиліття. Наприклад, ядерна і квантова фізика повністю сформувалися, як окремі галузі, за два десятиліття від перших відкриттів, які натякали на їхнє існування. Екологія, про потребу якої говорили відкриття в галузі географії та біології, зробила це лише через століття. Сам термін «екологія» був запропонований Ернстом Геккелем аж у 1866 році. Це визначення застосовувалося для опису впливу середовища на морфологію видів у його знаменитій книзі «*Generelle Morphologie der Organismen*». Повторно, вже для рослин, його застосував Е. Вармінг лише в 1995 році. В окремих випадках цей термін вживався у іншому значенні. Наприклад, у 1882 році Елен Річардс (США) використовувала його для позначення «домашньої економіки».

Перші десятиліття розвитку екології були досить оптимістичними, щодо її можливого переходу в самостійну науку. Вже в 1905 році Фредерік Клементс видав першу книгу із екології. Однак, сучасники цього видатного вченого називали його ботаником, а не екологом. Разом із тим, книга Ф.Клементса розпалала тривалу дискусію між прихильниками індивідуалістичного описового підходу, що панував в біології та холистичного (системного) аналітичного підходу, який тільки зароджувався. Ця дискусія тривала до кінця 60-их - початку 70 років.

У XIX столітті в науковому середовищі були надзвичайно популярні філософські ідеї Дейвіда Хюма. Їхня популярність призвела до кількох хибних світоглядних концепцій, які з часом почали заважати розвитку науки. Цей підхід можна було звести до афоризму «міряй і не розмірковуй». Іншими словами, стверджувалося, що усі аналітичні моделі законів, згідно з якими існує природа, відомі і вченим лишається тільки фіксувати та описувати окремі факти. Наприклад, агресивно відкидалося усе, що знаходилося за межами прямого споглядання. Якщо ми не можемо спостерігати за атомами, їхніми ядрами та електронами, отже їх не існує. Якщо ми не можемо побачити усю множину зв'язків у природних угрупованнях і саме угруповання, як єдине ціле, то це не може бути предметом наукових розвідок. В фізиці та хімії, з великими боями та втратами помилкове бачення світу емпіриками було відкинута практичним досвідом та численними експериментами. В біології цього не сталося. Більша частина біології до сьогодні залишається описовою. Біологу комфортно фіксувати окремі факти і не робити аналітичних висновків. Там, де відбувалася складна багаторівнева взаємодія між біотою та середовищем, там, де угруповання реагує і міняється, як єдине ціле, описовий метод не дає необхідного результату. Екологія потребувала системного підходу.

Перелом настав із загостренням кризи відносин людини і довкілля. Коли прийшло її усвідомлення, то стало зрозуміло, що не можливо індивідуальним описовим підходом, не лише знайти розв'язання критичних проблем, а й навіть описати їх на рівні, необхідному для найпростішого прогнозу їхнього розвитку. Саме тому роботи Лавренко Б.М і Диліс Н.В у 1968 році та Ю Одума в 1972 році переламали хід шістдесятирічної дискусії. В центрі досліджень екології опинилася екосистема, а вона сама оформилася в окрему, самостійну та надзвичайно актуальну наукову дисципліну.

Екосистемологія – це ключовий елемент теоретичної та прикладної екології. Вона є основою для її аналітичного блоку. Адже, професійний еколог, незалежно від того є він практиком чи дослідником, застосовує один із трьох підходів до роботи. Найпростіші роботи виконує еколог-лаборант. Його задача фіксація окремих параметрів навколишнього середовища. Інженер еколог узагальнює зібрані дані щодо певного об'єкту і використовує їх в практичній діяльності. Фахівець, який вивчає екосистему та процеси в ній як єдину цілісну (хोलістичну, синергетичну) систему є екологом аналітиком. Такий підхід, є єдиним надійним способом передбачення змін в довкіллі та розв'язанні проблем наших відносин із ними. Для того щоб стати системним аналітиком в галузі екології, потрібно пройти ланцюг взаємно пов'язаних освітніх компонент, в основі яких лежить курс «Екосистемології». Цей ланцюг складається із «Екосистемології» «Моделювання та прогнозування стану довкілля» та «Системного аналізу якості навколишнього середовища».

На сьогодні усі способи наших відносин із навколишнім середовищем, які регулюються законодавством, вимагають аналітичного підходу до вивчення екосистем. Це вимагається, як під час експлуатації екосистем (розробка актів ОВД\*) так і при плануванні заходів із їхньої охорони (наукові обґрунтування створення об'єктів ПЗФ\*). Таким чином, екосистемологія є надзвичайно важливим елементом фахової підготовки майбутніх екологів.

# ТЕОРЕТИЧНИЙ МАТЕРІАЛ

## Модуль 1. Поняття про екосистему.

### 1. Загальні положення екосистемології.

Необхідність і важливість визначення понять, якими оперує людина, визнавали ще в донаукову епоху історії людства. В часи схоластики\* дослідники найбільше часу та зусиль приділяли саме універсаліям\* (загальним або родовим поняттям). Полеміка між реалістами та номіналістами пронизує усе Середньовіччя. З початком розвитку науки сучасного типу, чітке і однозначне визначення понять, якими користується науковець, набуло ще більшої ваги. В наш час наука застосовує назви феноменів, доступних для безпосередніх досліджень. Відмінності в трактуванні або визначенні понять, пов'язаних із явищами, які вона описує, призводить до зниження ефективності роботи дослідника та марному витрачання ресурсів. Френсісу Бекону\* приписують такі три вимоги до наукового дослідження: вчений повинен сумніватися у всьому; вчений не має сумніватися лише в тому, що він у всьому має сумніватися; вчений має досліджувати лиш те, чому може дати однозначне визначення. Еволюція наукових понять визначається практичними потребами науки. Вона відображає зміни світоглядних парадигм, які відбувалися в наукових колах. Оскільки, початок ХХ століття в природничих дисциплінах супроводжувався зміщенням в бік системних та синергетичних підходів, то це не оминуло й екології. Більш того, саме екологія, в силу своїх задач, об'єктів і предметів досліджень, розвивалася в цьому напрямку найактивніше. В сімдесятих роках ХХ століття, екологи, слідом за Юджином Одумом\*, в центр своїх досліджень ставлять саме екосистему.

#### 1.1. Виникнення та розвиток поняття екосистема

Екологія, як наука формувалася одночасно із поширенням використання в дослідженнях системного підходу. Це сталося за кілька десятиліть до того, як було вперше застосовано поняття екосистема. Німецький зоолог Карл Мебіус\* у 1877 році описав устричну банку, як систему – біоценоз. За кілька років аналогічні підходи до вивчення різних природних об'єктів застосували інші вчені. Наприклад, американський біолог С. Форбс у 1887 році описав прісноводне озеро, назвавши його мікрокосмом. Учень В.В. Докучаєва Г.В. Морозов використав аналогічні підходи для природних систем суходолу (лісів). Це призвело до того, що у більшості біологічних робіт, прямо чи опосередковано, природа розглядалася як цілісна функціональна система (Одум, 1986). Справжній старт екосистемології відбувся під впливом робіт Людвіга фон Берталанфі\* із появи його загальної теорії систем.

Поняття близьке до сучасного визначення екосистеми першим використав Сергій Іванович Коржинський. Він робив акцент на зворотний зв'язок між фізико-географічними факторами та рослинним покривом, під час формування спільного єдиного середовища життя. Також він наголошував, що складні взаємодії між різними видами та їхніми життєвими формами, чи поміж рослинними фракціями, здатні впливати на ґрунти або на ті комплекси, які в подальшому було названо ландшафтами (Коржинський, 1891, с. 64). С. І. Коржинський першим робить помітний акцент на динамічність кордонів ґрунтово-рослинних зон. Його погляди на цю проблему близькі до сучасних уявлень щодо динаміки біномів (Коржинський, 1891, с. 50, 144).

Незадовго до цього С.І. Коржинський дав визначення формації, як біосистемі рівня екосистеми: «У результаті багатовікової боротьби за існування в кожній країні з видів, найбільш життєвих і пристосованих до цих кліматичних умов, створюються особливі поєднання форм, які утворюють так звані рослинні угруповання. Ці утворення є стійкими формами співіснування рослин. Формації є ботаніко-географічними одиницями. Вони визначають склад рослинності країни. Наявність або відсутність будь-якого виду на місцевості визначається не тільки кліматичними та топографічними умовами, а й наявністю чи відсутністю відповідного утворення.»

(Коржинський, 1888, с. 78). С.І. Коржинський пропонував формації об'єднувати в фації: «Фаціями я називаю комплекс споріднених утворень, що визначають складність тієї чи іншої природи флори» (Коржинський, 1888, с. 82).

Оскільки, екологія, перш ніж стати самостійною наукою в межах біології, тривалий час розвивалася також в межах географії, то визначення, які є певною мірою аналогами сучасному поняттю екосистема формулювали і в межах останньої дисципліни. Так, Лев Семенович Берг у 1913 році запропонував поняття біохора та «ландшафтна зона» (Берг, 1913; 1915). Під біохорою він розумів сукупність просторово об'єднаних природних комплексів, що розташовані у однотипних кліматичних умовах та характеризуються специфічним складом представників живих організмів. Він говорив: «Природний ландшафт – це територія, в якій природа рельєфу, клімату, рослинності та ґрунтового покриву зливаються в єдине гармонійне ціле, типологічно повторене на відомій площі суші.» (Берг, 1915 с.9). Напрацювання Л. С. Берга стали основою для виникнення нового розділу біології та географії – ландшафтна екологія. Визначення біохори в трактуванні Л. С. Берга близьке до сучасного поняття ландшафтна екосистема.

Гельмут Гамс запропонує кілька понять для опису надорганізованих системи, споріднених із біохорами Л. С. Берга. Елементарною одиницею його ієрархії є «stand». Він визначає його, як частину природного середовища з однорідними умовами існування видів. Для розпізнавання таких системи він пропонує використовувати поняття синузії – конкретні абстрактні екологічні блоки. Г. Гамс описує три типи синузії: 1) угруповання біоти одного району або одного роду; угруповання кількох подібних районів, типів і класів; угруповання різних життєвих форм. Третій тип синузії – це об'єднання топографічних параметрів території із фізіономікою угруповання. Такий тип близький до топологічного підходу класифікації екосистем Я. П. Дідуха (Дідух, 2005).

У 30-их роках набуває розвитку концепція голоцену та градоцену. Вона була особливо популярною серед німецьких біологів. Термін голоцен (holocene) був введений в літературу К. Фредеріксом (Friederichs, 1930) і позначає повний діапазон факторів, які діють як єдине ціле, щоб впливати і регулювати чисельність популяцій. Антогоністична дія окремих агентів навколишнього середовища об'єднується в однорідну систему, дія якої призводить до рівноваги в природі. Також, К. Фредерікс вказує на здатність такої системи до саморегулювання. Під голоценом він розумів об'єднання в єдину систему вищого порядку біоценозу і його середовища.

Аналогічне поняття градоцен (gradocene) сформульована Фріцом Швардфегером (Schwerdtfeger 1941), позначає всіх абіотичних і біотичних агентів, які впливають на зміну в чисельності певного виду, та виявляють тенденцію до градації. Особливу роль серед агентів навколишнього середовища К. Фредерікс відводив компонентам клімату.

Термін голоцен не набув поширення незважаючи на зусилля автора. Дехто твважає його аналогом поняттю екосистема А. Тенслі. Однак, деякі автори стверджують протилежне (Жах, 1998). Екосистема А.Тенслі протиставлялася організмистичному підходу Клементса, якого притримувася К. Фредерікс.

Іншим противником організмистичного підходу був Л. Г. Раменський. Він, опираючись на ідеї Л.С. Берга виклав своє бачення в роботі «Введение в комплексное почвенно-ботаническое исследование земель» (Раменський, 1938). Він стверджував, що кожен ландшафт є територіальною системою, яка складається із різнорідних, але пов'язаних між собою елементів. Такі елементи він назвав епіфаціями. Умовою для формування епіфацій є однорідність рельєфу та комплексу умов середовища. Також, Л. Раменський вказував на необхідність врахування людської діяльності під час виділення епіфацій. Такі епіфації він вважав за культурні модифікації природних комплексів.

Основними факторами середовища, які сприяють формуванню епіфацій є тепловий режим та вологість. Саме вони впливають на формування певного ґрунту та рослинного покриву. Аналогами терміну епіфація є елементарний ландшафт Б.Б. Полинова, мікроландшафт І.В. Ларіна, епіморфа Аболина (Аболин, 1914; Полюнов, 1944; Ларин 1953). Тобто, це дрібний елемент всередині ландшафту. Об'єднання епіфацій у групу, пов'язану із спільною формою рельєфу утворює крупніше формування – урочище.

Приблизно в цей час, болотознавець Роберт Іванович Аболін критично висловлюється про однобок, виключно флористичні описи боліт. Він вказує на те, що болота - це цілісні природні

комплекси, де рослинність нерозривно пов'язана із структурою ґрунтів та гідрологічним режимом. З метою більш системного підходу до вивчення боліт, він пропонує певні спеціальні поняття. Епігенами він називає утворення літогенної поверхні, а епігенами їхні об'єднання. При цьому Епігенама розділяється на епізони та епіобласті. Крім того кожна епіобласть складається із епітипів. Р. І. Аболін визначає епітипи, як монолітні структури, які можна розділити на споріднені гомогенні ділянки, названі ним епіморфами або епіформаціями. Така строга ієрархічна система є першим узагальненням ідей багатьох попередників Р. І. Аболіна та спробою створення екологічної багаторівневої системи організації живої природи.

Часто на початку ХХ століття визначення об'єкту, який ми тепер називаємо екосистемою мало назву, яка в сучасності носить інше ім'я. Так, Г. Н. Висоцький ще в 1915 році в роботі «Ергеня, культурно-фітологічний очерк» використовує поняття екотоп (Висоцький, 1915). Воно об'єднує в собі географічний (грунтознавчий) та ботанічний підходи до екології. Він визначає його, як зв'язки між біотою та фізико-географічними умовами (насамперед, ґрунтовими), в яких вона перебуває протягом тривалого часу.

Поняття екотон в 1944 році дещо в іншому значенні використав В.Н. Сукачов у своїй концепції біогеоценозу. Це вчення було панівним на території Радянського Союзу протягом тривалого часу. У наш час також знаходиться чимало його прихильників, які категорично не визнають поняття екосистеми, як означення реально існуючого об'єкту. До кінця шістдесятих років ХХ століття велася гостра дискусія між прихильниками концепції біогеоценозу (радянсько-германська екологічна традиція) та екосистеми (британсько-американська екологічна традиція). На сьогодні вона має лише історичне значення, про що можна дізнатися із пункту 1.2.

Сучасний термін екосистема увів в науковий обіг в 1935 році Артур Дж. Тенслі (Tansley, 1935). Якщо коротко, то його можна визначити як систему фізико-хіміко-біологічних процесів. Таке загальне визначення стало причиною ігнорування поняття екосистема багатьма дослідниками.

Вже після виникнення цього поняття Август Тінеман, працюючи над вивченням сукупного впливу чинників на угруповання біоти, в 1939 році запропонував поняття біосистема (Thienemann, 1939). А. Тінеман писав, що біорізноманіття певного угруповання залежить від різноманітності природних умов території, а відхилення умов середовища призводить до його збіднення. Це все разом перетворює угруповання живих організмів та їхнє середовище існування у єдине ціле – біосистему. Згідно із А. Тінеманом біосистеми здатні до самоорганізації і самовідновлення в оптимальних умовах спільноти живих організмів, що взаємодіють між собою та своїм абіотичним середовищем. Разом із тим, А.Тінеман був прихильником організмистичної концепції Ф.Клементса, про що докладніше буде описано в пункті 6.1 третього модуля (Clements, 1916).

Поняття екосистема розвивалося і вдосконалювалося. Наприклад, знаний еколог Реймонд Ліндемман не лише розвинув це поняття, а й окреслив основні напрями та методи вивчення екосистем. Він описує їх як складні системи, які окреслені у просторі й часі та охоплюють живі організми і їхнє середовище існування («система фізико-хіміко-біологічних процесів, які протікають у межах конкретної просторово-часової одиниці певного рангу») (Lindeman, 1942). Такий просторово-часовий підхід зближує визначення екосистеми із біогеоценозом В. Сукачова, але без обмежень визначених положенням на поверхні планети.

Сконцентрувавши свою увагу на енергетичному кругообігу, Юджин Одум у 1971 році дає визначення екосистеми, на основі якого побудоване її сучасне наукове поняття. Він говорить про систему, в межах якої відбувається кругообіг речовини та енергії через трофічну структуру біоти за участі абіотичного середовища.

## **1.2. Співвідношення понять екосистема та біогеоценоз**

В. Н. Сукачев визначає біогеоценоз, як «сукупність на певному протязі земної поверхні однорідних явищ природи (гірських порід, ґрунту, гідрологічних умов, атмосфери, рослинності, тваринного світу та мікроорганізмів), які мають свої особливості взаємодії її складових компонентів та певний тип обміну речовин і енергії між собою та іншими природними явищами, і



що складає внутрішньо суперечливу єдність, яка знаходиться у постійному русі та розвитку» (Сукачев, 1944). Це зближує визначення біогеоценозу із поняттям фація поширеним серед науковців географів. Тут головними є не функціональні особливості та системність об'єкту, а лише певна фізіологічна і морфологічна однорідність приурочена до конкретної частини земної поверхні. Отже, усі біогеоценози є екосистемами, але не кожна екосистема є біогеоценозом. Наприклад, екосистеми океанів чи підземних печер не можливо прив'язати до певної ділянки земної поверхні.

Прихильники концепції В.Н. Сукачева, вказуючи на недієздатність поняття екосистема, стверджували, що нею може бути і краплина води. Однак, вони помилялися, так як екосистема має бути повноцінною функціональною одиницею. А для забезпечення цієї функціональності необхідні певні порогові мінімуми щодо об'ємів і кількості елементів. В «краплині води» мають бути усі елементи трофічної мережі, елементи мінерального живлення, абіотична система утилізації та збереження метаболітів й підтримки їхньої упорядкованої циркуляції та достатньо простору для їх розміщення. Така «краплина» зростає в розмірах до ставка та потребує постійних зв'язків із сусідніми системами. Наприклад, велике число безхребетних в водоймах є личинками комах, які живуть на суходолі. Саме з цим пов'язані численні провали спроб створити самодостатню екосистему в малих локальних розмірах.

Просторово-часова характеристика екосистем зближує їх із поняттям біогеоценози, але не насаджує обмежень, що обумовлені присутністю на певній частині земної поверхні. Отже, екосистема А. Тенслі буде структурно-функціональною системою, у межах якої можна спостерігати завершені, повні, цикли енергетично-речовинного кругообігу. Ні краплина води, ні шматок кори не можуть бути екосистемою.

Враховуючи справжню сутність понять біогеоценоз і екосистема Е. М. Лавренко і Н. В. Диліс крапку у багаторічній дискусії в 1968 році. Вони об'єднали ці поняття таким чином: «біогеоценоз – це екосистема у межах фітоценозу» (Лавренко, Диліс, 1968).

У 1971 році Юджин Одум так пояснює цю відмінність: «Будь-яка єдність, яка включає всі організми певної території та взаємодіє з фізичним середовищем так, що потік енергії створює чітко визначену трофічну структуру, різноманіття видів та циркуляцію (обмін речовин та енергії між біотичною та абіотичною частинами) всередині системи, є екологічною системою або екосистемою» (Odum, 1971). Подібної точки зору дотримувалися й інші екологи. Серед них Д.Ф. Оуен. (Оуен, 1984) і В.В. Денисов (Денисов, 2004).

### 1.3. Сучасні уявлення про екосистему

Вже з кінця ХХ століття екосистемна концепція базується на двох основах – теорія систем та термодинаміка. Для того, щоб мати первинні уявлення про екосистему потрібно орієнтуватися в ключових положеннях теорії систем. Згідно із нею, системою ми називаємо скінченну множину взаємно пов'язаних елементів, виокремлених із її середовища, відповідно до певної мети в межах певного часового інтервалу. Чи усяка множина буде системою? Ні, тому що множиною може бути будь яка сукупність елементів, незалежно від наявності зв'язків між ними. Отже, кожна система є множиною, але не кожна множина є системою.

Елемент системи – це умовно неподільна найпростіша складова частина системи. Поняття неподільності окремого елемента обмежується лише його існуванням в межах конкретної системи. В ієрархічних системах кожен елемент може стати окремою системою, при опусканні на нижні ієрархічні рівні організації (рис. 1). В цьому випадку він стає підсистемою відносно розміщеної вище в ієрархії системи. Отже, підсистемою називають складову частину системи, яка сама є системою. Системи об'єднуються між собою створюють надсистеми. Поділ системи на елементи й підсистеми, а також побудова ієрархій визначаються метою, завданнями, цілями дослідження та теоретичними моделями, на основі яких проводиться її вивчення чи опис. Між елементами та підсистемами є зв'язки, які перетворюють їх на системи. Цими зв'язками можуть бути будь які визначені потребою дослідження їхні впливи одне на одного. Також, ці зв'язки визначають обмеження кількості ступенів вільності компонентів системи. Якщо якийсь елемент має

властивості, завдяки яким він не може мати зв'язки із іншими, то він перестає бути частиною цієї системи.

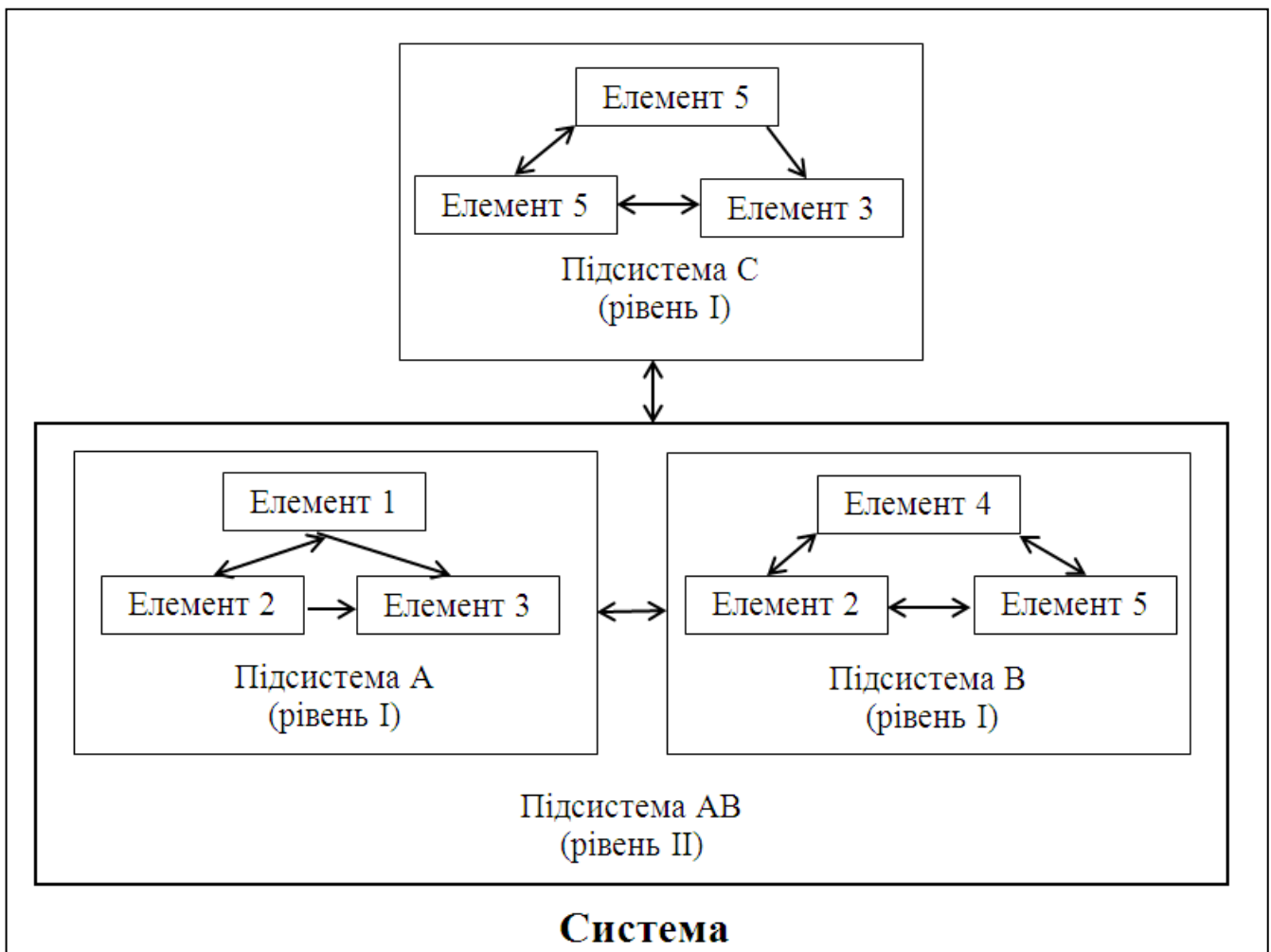


Рис. 1 Загальна схема побудови системи.

Природні системи є нескінченними ієрархіями. Окремі галузі науки вивчають визначені частини ієрархії природних систем. Природні системи, насправді, складаються із нескінченного числа зв'язків та елементів. Це відбувається тому, що природні системи є відкритими – тими, які постійно обмінюються речовиною, енергією та інформацією із навколишнім середовищем. (за Л. фон Бергаланфі). Оскільки, на сьогодні не відомо про якісь просторові, часові чи ієрархічні обмеження у Всесвіті, то можемо припустити, що кожен елемент природної системи з'єднаний із нескінченним числом інших елементів. Отже, вона стає нескінченною за кількістю зв'язків та елементів. Намагання дослідити нескінченну систему повністю приречені на провал. Для цієї задачі дослідник повинен мати можливість «демона Лапласа»\*. Виходом із ситуації є процедура моделювання. Це перехід від вивчення природної системи до її моделі. Модель – це спрощена система, в якій включаються лише найбільш впливові елементи та зв'язки системи або ті які є найбільш актуальними для конкретного дослідження. Модель системи не є її копією а лише подібна до неї за певними ознаками. Ступінь подібності моделі та природного об'єкту визначається потребами дослідника або точністю прогнозів поведінки системи, зробленого на її основі. Моделювання є не лише єдиним можливим методом дослідження природних систем, а й досить ефективним та виправданим. Це обумовлено принципом ізоморфізму, згідно із яким подібні поєднання елементів та зв'язків створюють системи із подібними властивостями, незалежно від їх походження. Отже, модель, яка складається із абстрактних об'єктів подібних їхнім природним аналогам, буде проявляти подібні властивості із природною системою. Однак, при переході із одного рівня організації на інший, як абстрактні системи, так і природні, можуть

набувати нові властивості або втрачати попередні. Це явище емерджентності. Ігнорування явища емерджентності є однією першопричиною конфлікту між континуалістами (прихильники Л. Г. Раменського, Г. А. Глізона, Р. Віттекера) та огінізістами (прихильники Ф. Клементса). Останні намагалися перенести на біоценози і екосистеми властивості організму чи виду, що було помилкою із позиції теорії систем.

Для більш глибокого розуміння суті явища, описаного поняттям екосистема необхідно позбавитися від «земного шовінізму» і подивитися на «життя як космічне явище» (за В.І. Вернадським). Ми маємо в основу розуміння екосистеми поставити уявлення про основні етапи еволюції Всесвіту, як нескінченної ієрархічної системи. Це робить його складною динамічною системою, яка утворена із елементів, поведінку, яких не можливо передбачити з абсолютною точністю. Оскільки, він є ієрархічною багаторівневою системою, то якість прогнозу залежатиме від рівня організації. Наприклад, ті об'єкти, що їх вивчає квантова фізика ведуть себе вкрай непередбачувано але, коли вони утворюють систему і взаємодіють із іншими об'єктами (навіть із нами як спостерігачами), то їхня поведінка стає більш прогнозованою. Іншим прикладом є молекули, які рухаються за законами броунівського руху, але об'єднуючись в фізичні тіла та, потрапляючи у викривлення простору-часу, вони, продовжуючи кожна рухатися хаотично, переміщуються навколо центру викривлення. Цьому сприяє те, що відбувається невеличка корекція коливань молекул, але через зв'язки між ними роблять рух фізичного тіла прогнозованим в певних умовах середовища.

Ми можемо побудувати кілька ієрархічних ліній, які з'єднують більшість рівнів організації Всесвіту із тими, які є об'єктом вивчення екосистемології. Ця ієрархія матиме такий вигляд:

- 1) кварки, лептони, бозони, фотони, глюони;
- 2) субатомні часточки;
- 3) ядра атомів;
- 4) атоми;
- 5) молекули;
- 6) молекулярні комплекси;
- 7) клітини (самостійні та несамостійні) або неклітинні організми (віруси);
- 8) тканини, колонії самостійних клітин;
- 9) органи, колонії клітин із диференціацією функцій;
- 10) системи органів;
- 11) організми;
- 12) популяції;
- 13) угруповання (ценози);
- 14) екосистеми;
- 15) уніпланетарна біосфера;
- 16) мультипланетарна біосфера;
- 17) однопросторова біосфера;
- 18) всепросторова біосфера.

Основним напрямком руху еволюції Всесвіту і основою його існування є виживання окремих його підсистем. В ньому відбувається постійне утворення різноманітних елементів. Це хаотичний процес, в якому існує постійне формування нескінченного числа форм. Однак, більшість із них зникають ще до моменту виникнення в реальності, залишаючись віртуальними підсистемами. Лише ті, які здатні зберігати свою сталість внутрішнього складу та адаптуватися до середовища, можуть існувати протягом певного часу. Існує декілька стратегій виживання підсистем Всесвіту. Першою і найпоширенішою є стратегія «стійкість». Вона проявляється в здатності підсистеми опиратися наростаючому внутрішньому хаосу та тиску середовища протягом певного часу. Така стратегія характерна для усіх об'єктів неживої природи. До шостого рівня організації – це єдина стратегія виживання.

На межі між шостим та сьомим рівнем організації з'являється нова стратегія – «кількість». Вона передбачає збереження не окремих індивідуальних підсистем, а певних типів. Це відбувається через появу здатності відтворення та збільшення кількості аналогів певного типу

підсистем. Іншими словами мова іде про одну із властивостей життя – розмноження\*. Вона з'являється ще на рівні коацерватів\* і зберігається для усіх живих систем. Збільшення кількості аналогів певної типу підсистем збільшує шанси на його виживання.

Процес копіювання проходив постійний процес еволюційного вдосконалення, що призвело до структурного ускладнення біосистем. З часом така складна система стала кібернетичною\*. З'явилася можливість не просто відтворювати собі подібних із заданою точністю, а й активно реагувати на зміни, які відбуваються в оточуючому середовищі. Така властивість називається подразливістю\*. Це прояв ще однієї стратегії – «гнучкість». Вона постійно удосконалюється і на сьогодні найбільш еволюційно просунуті зразки здатні створювати складні альтернативні моделі середовища та будувати на їхній основі прогнози. Ці прогнози дозволяють передбачити, як поведінку середовища, так і наслідок власних дій щодо нього. Це дозволяє підвищити шанси, як окремих індивідуумів, так і їхніх груп на виживання. Вершиною стратегії гнучкість є формування свідомості\*, як здатності до складання моделей самого себе. При цьому, спостерігається два еволюційних напрямки розвитку свідомості – індивідуальне вдосконалення і колективне. Представниками із високим рівнем індивідуальної свідомості є людина (сучасний *homo sapiens* і можливо деякі вимерлі представники цього роду), а колективної деякі колективні перетинчастокрилі (деякі види *Formicidae* та *Apoidea*). Можна припустити, що незважаючи на домінування одного із напрямків еволюції свідомості, інший тип також буде прогресувати. Таким чином, людина вдосконалюватиме свої навички колективної взаємодії, а колективні перетинчастокрилі матимуть індивідуумів із більш досконалою свідомістю. Все це з часом призведе до формування ноосфери описаної В.І. Вернадським. Біосфера разом із космічним простором, що її оточує, повністю інтегрується із життєвим простором виду носія свідомості. При цьому, вид зможе на достатньому рівні моделювати не лише свою індивідуальну сутність, а й спільноту, в яку входить та біосферу частиною якої він є.

До вищеописаної інтеграції біосфери із здатними до самосвідомості видом ми спостерігатимемо конфлікт між ними, що становитиме загрозу для кожного учасника. Відсутність такого виду не дозволяє біосфері використовувати стратегії «кількість» та «гнучкість». Вона нездатна, ні покинути межі планети (стати поліпланетарною), ні моделювати, прогнозувати і відповідно реагувати на загрози та зміни, які відбуваються в космічному просторі. Парадокс Фермі\* можна пояснити високою ймовірністю зникнення високоорганізованих біосфер через часті космічні катастрофи. Жодна планетарна жива система не може виробити систему захисту від катастроф космічного масштабу. Оскільки, еволюція генерується творчим хаосом, то необхідна неймовірно висока кількість форм уніпланетарних біосфер, щоб з'явилася та, що зможе протистояти численним згубним космічним впливам. Це робить високоорганізоване життя рідкісним космічним явищем.

Існування розумного виду, здатного передбачити катастрофу і виробити алгоритм захисту від неї, в поєднанні із його вмінням взяти на себе відповідальність за свою над систему (біосферу), значно підвищує такі шанси. Тож, формування рівня організації №16 можливий лише за умови існування «розумного» виду, що здійснює експансію в космос, розширюючи сферу своїх знань.

17 і 18 рівні організації – це об'єднання глобальних біосистем, які не взаємодіють між собою, на основі їхньої типізації. Так, однопросторова біосфера об'єднуватиме усю нескінченну кількість біосфер побудованих в межах законів нашого простору і часу. Більш ймовірно, що через властивості речовини в умовах існування наших універсальних констант, це буде життя сформоване на основі карбонових полімерів у водних розчинах. Жоден атом не здатний створити таку кількість різноманітних сполук, як карбон\* і жодна речовина не може бути таким універсальним розчинником, як вода\*. Поза межами нашого просторово-часового континууму можуть бути високо ймовірними форми життя на основі інших сполук або інших різновидів матерії (наприклад, антиречовини). Усі форми життя незалежно від їхньої належності до певного просторово-часового континууму формують останній рівень організації із участю біоти – всепросторову біосферу.

Отже, поведінка окремих елементів Всесвіту є стохастичною. Вона є однією з причин його гетерогенності, що привела до виникнення об'єктів, котрі ми можемо спостерігати – від численних

субатомних частинок аж до скупчень галактик. Водночас, слідуючи за космологічним принципом, Всесвіт є однорідним й ізотропним відносно дії фізичних законів. Тут ми маємо на увазі загальні закони, які діють поза межами окремих обмежених умов. Наприклад, ньютонівські теорії втрачають свою спроможність в умовах, де існують більш масивні тіла. В таких умовах діє теорія відносності Айнштейна. Однак, за горизонтом подій чорної діри ми не певні, що ця теорія описуватиме реальність. В однакових умовах середовища в будь якій ділянці Всесвіту діють однакові закони природи (моделі поведінки природних систем).

Ключовим питанням є можливість Всесвіту, як єдиного цілого, розвиватися альтернативним способом. Тобто, що він змінюється стохастично і його майбутнє є повністю непередбачуване, або відбувалася еволюція, коли усі варіанти можливого проходять через добір. Можна припустити, що кожної миті Всесвіт розщеплюється на альтернативні реальності, формуючи нескінченновимірний Мультивсесвіт. Щоб розв'язати цю проблему, необхідно визначити можливості системи стати передбачуваною, навіть якщо вона складається з непередбачуваних елементів? Інакше, чи може сукупність «можливого» стати безальтернативно «закономірним». Від теоретичних моделей описаних Аланом Тюрінгом (Turing, 1952) до багатьох спостережень за еволюцією життя, хімічними реакціями або динамікою екосистем демонструють зниження стохастичності під час переходу на вищі рівні організації (Белоусов, 1958; Хом'як, 2012; Khomiak et al., 2018; Khomiak et al., 2019).

Чи був принцип самоорганізації загальним на протязі усієї історії Всесвіту? Починаючи від кварків і до скупчень галактик, ми маємо можливість описувати їхні константні характеристики. Отже, ймовірні стани системи будуть обмежуватися властивостями елементів і зв'язків, з яких вони складаються. Коли число таких обмежень зростає, то точність прогнозу майбутнього такої системи наближається до одиниці. Отже, із таких елементів можна скласти дуже велике, але не безкінечне число варіантів. Лише після цього вмикається принцип добору. Так, з одного боку, виникають більш стійкі поєднання елементів, а із іншого ними змінюються умови середовища, і через це змінюються умови добору. Отже, в природних умовах завжди залишається обмежене число елементів та їхні поєднань. Решта альтернатив є настільки малоімовірними, що нами не фіксуються.

Опираючись на найбільш поширені космологічні теорії, давайте простежимо чи було дотримано принципів детермінованого хаосу на усіх етапах розвитку Всесвіту. Початок його існування невідомий нам навіть теоретично. Так само, як нам не відомо це був абсолютний початок чи початок теперішнього циклу. Ми можемо лише припустити, що в момент «Великого вибуху» простір Всесвіту був максимально стиснутий. З одного боку, таке припущення приводить нас до думки, що він є явищем, яке починається нескінченно давно (з нескінченно віддаленого моменту абсолютного стиснення) та існуватиме нескінченно довго, незважаючи на постійне розширення. Процес змін, пов'язаним із його розширенням призводить до постійної перебудови його структури. Разом із тим, Всесвіт, як його описують моделі, побудовані на сучасних спостереженнях, не існував за порогом певного рівня стискання та перестане існувати за майбутнім порогом розширення. Мова йде про Всесвіт, яким ми спостерігаємо його в наш час. Якщо розширити наше поняття Всесвіту, то його існування може бути нескінченним. Ми тут маємо три моделі тривалості існування Всесвіту:

- 1) «Відрізок». Це модель, яка стверджує, що він виникає із абсолютного нічого і згодом зникне.
- 2) «Промінь». Модель, що стверджує вічне його існування після моменту зародження із Небуття.
- 3) «Пряма». Модель нескінченного Всесвіту.

Логіка побудована на основі нашого емпіричного, в тому числі наукового досвіду, вказує на те, що остання модель є найбільш ймовірною. Адже, у нас немає жодної інформації про стан Небуття, в межах якої відсутні будь які феномени Всесвіту. Спроба уявити собі модель «киплячої рідини», де Всесвіти народжуються і зникають, як бульбашки, є невдалою. Адже, бульбашки утворюються не із нічого, а із рідини. Тож, концепція виникнення та зникнення Всесвіту є повністю абстрактною.

За сучасними уявленнями десь до  $10^{-43}$  с із моменту Великого Вибуху розігрувалися невідомі на сьогодні процеси. Ми можемо лише припускати, що у цей час (названий планківською епохою) всі фізичні сили діяли, як ніби одне ціле, і лише у епоху Великого об'єднання стали відокремлюватися. Спершу, це була тільки гравітація, а далі слабка та сильна взаємодія. Продовж  $10^{-36}$  с існували тільки кварки, векторні бозони та лептони. Чи були реальним та детерміністичними зміни у цей момент часу? Поки що ми не можемо щось стверджувати. Для цього потрібно мати чітку, послідовну та всеохоплюючу теорію квантової гравітації та докази теорії великого об'єднання. Наприклад, на сьогодні є необхідним пояснення нейтринних осциляцій, що не описуються Стандартною моделлю, та експериментальні докази вирівнювання всіх фундаментальних сил під дією енергії вищої за  $10^{14}$  Гев. У наш час, остання теорія є лише гарною математичною моделлю, яка успішно застосовується у квантовій динаміці й електродинаміці. Водночас, віртуальні і реальні частки, що могли існувати у цю епоху володіють відомими нам постійними параметрами. Це визначає детермінованість подальшого розвитку Всесвіту як системи. Наприклад, поширена теорія, яку запропонували Говард Джорджі та Шелдон Глешоу, акцентує увагу на впливі умов середовища на раннє об'єднання та роз'єднання фундаментальних фізичних сил. Якщо, ці параметри закономірно змінювалися, то ми можемо логічно припустити, що детермінованим також є розподіл на чотири основних сили.

У епоху космічної інфляції вже виявляється висока ізотропність усього космічного простору. Так, в точках, які знаходилися на протилежних кінцях видимого нам Всесвіту ( $10^{-3}$  см) виникали повністю аналогічні умови середовища. Але, світло у цей період розвитку Всесвіту могло пройти тільки  $10^{-36}$  см, а це унеможливорює взаємний вплив, що призводить до синхронізації цих точок. Ми сьогодні маємо пояснення цього феномену, яке побудоване на припущенні, про експоненційне зростання простору від єдиного причино-зв'язаного об'єму. Тут ми можемо висувати гіпотезу, що із великого числа варіантів, породжених ефектом невизначеності, залишався лише один із найбільш структурно й енергетично ефективними властивостями адаптації до умов середовища. Це також є одним із доказів його цілеспрямованого розвитку. Таким чином, вихідні властивості системи визначали її майбутнє як єдиного цілого. Малоймовірні варіанти відсіювалися і число «аномалій» знижувалася з перебігом часу. Так виник Всесвіт – однорідний у фундаментальних законах та різномірним у деталях. Численні квантові флуктуації породжені зростаючою ентропією стали «затравками» для формування неоднорідностей (скупчень галактик, зоряних систем, зірок, планет тощо). Усі подальші події відбувалися у відповідності до системи чітко визначених закономірностей та виключали утворення багатьох несподіваних системних флуктуацій.

Згодом нерівномірності в розподілі речовини у просторі призвели до відмінностей у його подальшому розвитку та формуванні окремих його частин. Це, насамперед, відбулося на нерівномірному рості ентропії. Незворотність розвитку або еволюції Всесвіту чи окремих його компонентів визначається її збільшенням та має різні відображення у межах космічних об'єктів. На цьому етапі повною мірою проявляється властивість Всесвіту, як системи – емерджентність. Так, на квантовому рівні щодо окремих субатомних часточок або їхніх неорганізованих груп ми можемо спостерігати часткову невизначеність. А ось на рівні хімічної еволюції (рівень груп атомів (хімічних елементів)) вона буде набагато нижча. Ще сильніше вона знижується на рівні молекул та окремих хімічних реакцій.

У процесі локальної еволюції утворюються хімічні сполуки, які є відмінними за складністю структури та їхньою упорядкованістю. Увесь цей процес є досить хаотичним. Процес руйнування та розпаду молекул носять оборотний характер. В результаті утворюються всі можливі різновиди молекул (поєднань атомів). Таким чином, хімічна структура середовища регулюється лише його умовами, які впливають на хімічну рівновагу, а й якісним та кількісним складом елементів. Ці сполуки ще не здатні сприяти відтворенню собі подібних й активно протистояти впливу середовища. Але, у особливих умовах накопичується велика кількість складних молекул, які існують протягом тривалого часу. Їхнє утворення не менш стохастичне ніж інших, та завдяки здатності до сам відтворення, вони мають вищі шанси на перемогу у нових еволюційних перегонах. Внаслідок появи таких речовин, співвідношення концентрацій різних речовин у сумішах будуть мінятися. Сполуки, які створюють більше собі подібних копій та роблять це із

вищою точністю чи є більш стійкими до деструктивного впливу довкілля, мають більшу ймовірність вижити, а їхня чисельність зростатиме. У такий спосіб виникають три основні стратегії еволюції елементів Всесвіту: кількості, стійкості, гнучкості.

Процес еволюції Всесвіту із виникненням нових стратегій виживання має одну загальну характеристику – зниження інформаційної та термодинамічної ентропії. Що таке життя із позиції еволюції стратегій виживання у Всесвіті. Це упорядковані й саморегульовані хімічні реакції у межах умовно сталої комбінації речовин. Вони можуть протікати лише у визначених енергетичних умовах та підкоряючись закону оптимуму. Як надлишок енергії, так як і її дефіцит, веде до дерегуляції описаних вище реакцій, а в надпорогових значеннях призводить до смерті. Тому, усі біосистеми прагнуть до стану енергетичного гомеостазу. Вони певною мірою «намагаються» зайняти максимально великий простір, щоб отримати доступ до ймовірних більш стабільних ділянок планети; «прагнуть» встановити найбільш вигідні для себе зв'язки з іншими видами (від хижацтва, паразитизму чи конкуренції до симбіозу); «отримати можливість» збільшувати свою чисельність; тримати режим високої точності спадковості і стійкості щодо змін впливу навколишнього середовища. Тому кожен вид, незалежно від спорідненості з іншими видами «обирає» свою власну еволюційну стратегію. Інколи види не споріднені за своїм походженням проявляють подібні стратегії а споріднені проявляють відмінні способи виживання. Візьмемо за приклад представників кактусових (*Cactaceae*), Ксантореевих (*Xanthorrhoeaceae*), Молочайних (*Euphorbiaceae*) та Товстолистих (*Crassulaceae*), які за умов обмеженого режиму зволоження, використовують органи тіла для запасання дефіцитної вологи. Таким чином екосистеми є синергетичними утвореннями, які сприяють максимально ефективній реалізації стратегії «кількість» та «стійкість».

Окремі особини або види не існують в космічному просторі відокремлено від свого навколишнього середовища. Вони об'єднуються із ним в єдину систему – екосистему. Екосистема є адаптаційним та еволюційним середовищем для кожної популяції. Однак, з прикладною метою, в тому числі і для певних досліджень, недоцільно використовувати поняття екосистеми, як абстрактної безрангової одиниці. Це зауваження висували до американсько-британської екологічної школи в часи конфлікту між нею та радянською школою. Незважаючи на розв'язання суперечки про екосистеми та біогеоценоз, у західноєвропейській традиції перші об'єкти часто трактують як територіальні одиниці. Часто уявлення про неї відповідають за словами професора М. Д. Гродзинського поняттю геосистеми (Гродзинський, 1993). Це обумовлено тим, що одним із витоків екології та екосистемології була географічна наука. Також, територіальна прив'язка спрощує процес охорони та експлуатації екосистем.

Проблема в тому, що визначена географіями геосистема є поліцентричною моделлю, де усі компоненти є рівноцінними. Якщо ми розглядаємо екосистему, як відкриту термодинамічну систему, то поліцентризм стає некоректним. В такій екосистемі усі компоненти розміщені навколо автотрофного блоку біоти і оцінюються за співвідношенням із нею (Дідух, 2005). Лише моноцентрична модель здатна пояснити особливості функціонування екосистем. Наприклад, на відміну від геосистем незаселених планет, де відсутня «жива речовина», екосистеми сформовані біотою є термодинамічними системами, де відбувається фіксація, перетворення і розподіл енергії, який веде до зниження ентропії в порівнянні з першими. Стійкість структури екосистеми забезпечується не лише завдяки міцності її окремих елементів чи зв'язків між ними, а й завдяки інформаційним потокам, що передаються поміж організмами по спадковості. Фіксують та перешкоджають спонтанно розсіюватися енергії у несубсидованих та субсидованих з антропогенною субсидією екосистемах автотрофи (продуценти). Отже, це ключові елементи зв'язків між біотичною компонентою екосистеми та абіотичною. У індустріальних екосистемах (технотопах) та в екосистемах із природною субсидією (печерних) ключовими біотичними елементами є консументи першого порядку (гетеротрофи). Так Яків Петрович Дідух приводить дев'ять переваг використання моноцентричної моделі екосистем із центральним елементом у вигляді фітоценозу. (Дідух, 2005). Моноцентрична модель відповідає підходу щодо об'єднання понять біогеоценоз та екосистема запропонованому Е. М. Лавренком та Н. В. Ділісом в 1968 році. (Лавренко, Дилис, 1968). А ще моноцентрична модель узгоджується із «принципом

моноцентризму», як базовому принципу загальної теорії систем. Цей принцип вказує на те, що стійка система характеризується лише одним центром. А якщо вона складна та ланцюгова, то в ній існує лише один вищий центр (Богданов, 2003). Поліцентричні системи, за А. А. Богдановим, характеризуються дезорганізованістю, дисфункцією процесів координації, нестійкістю та ін.

Сучасна українська екосистемологія знаходиться на перетині підходів американо-британської й пострадянської шкіл щодо теоретичного застосування та європейської й пострадянської у практичній площині використання понятійного матеріалу та методологій. В окремих локальних (регіональних) школах українські екологи більш схильні до одного чи іншого підходів. Так, дніпровські науковці частіше використовують поняття біогеоценоз, а львівські екосистема. Це спричинило тривалі і гострі дискусії щодо правомірності та коректності застосування пов'язаних із цим понять. Вони не стихають протягом двох останніх десятиліть.

Так, у європейській екосозологічній практиці поширене поняття «habitat». Саме воно є основою для більшості міжнародних проектів, директив та концепцій. Наприклад проектів розбудови пан'європейської екомережі Natura 2000 заснованих на Оселищній директиві 1992 року (Council..., 1992). Намагаючись замінити англійським неологізм національною назвою було запропоновано багато варіантів – «біотоп», «екотоп», «оселище». Перші два терміни у сукачевській традиції використовуються, як елементи біогеоценозу, і до цих пір широко використовуються в Україні. Через це застосовувати їх в ролі еквівалента англійському «habitat» некоректно.

Ми маємо допускати використання різних термінів для визначення одного об'єкту різних понять. Це подібно до біологічного і медичного (акушерського) визначення одночасного народження кількох дітей. Термін «двійня» є акушерським, тому що генетична спорідненість новонароджених тут має другорядне значення а найважливішим є кількість плодів. В біології більш коректно називати такий випадок «близнюками» (гомо- чи гетерозиготними).

Визначення об'єкту, описаного як екосистема або «habitat», не є абсолютними синонімами. Тому в фундаментальних, теоретичних біологічних дослідженнях більш коректно використовувати поняття «екосистема». До їх дослідження застосовується системний підхід (вивчення динаміки, енергетики або структурної організації). В екогеографічних дослідженнях, геоботаніці, прикладних питаннях лісівництва чи агроєкології, для картування й картографічного аналізу допускається використання терміну біогеоценоз. У екосозології, прикладній екології, організації виробництва (оцінці його впливу на довкілля), особливо щодо охорони раритетних елементів біоти, більш коректно використовувати термін «оселище» чи його англійський аналог «habitat». При цьому, не слід забувати, що як екосистема, так і оселищна концепції залишаються моноцентричними, а ландшафтно-географічні будуть поліцентричними.

## 2. Складові компоненти екосистеми

Виділення системи складників в екосистемах залежать від акцентів уваги дослідників. Якщо вони знаходяться під впливом географічних підходів, то ці компоненти пов'язані із географічною оболонкою планети, біологічних – із особливостями трофності організмів чи зв'язків між ними, термодинамічними – обігом енергії. Спробуємо поєднати всі ці підходи, взявши із них все корисне та інтегрувавши в єдину цілісну модель. При цьому, ми з використовуватимемо моноцентричну модель із автотрофним блоком\* у центрі, а з іншого боку розглядатимемо екосистему із позиції глобальної космічної еволюції.

Екосистеми є синергетичними утвореннями, в межах яких стратегія «гнучкість» стає домінуючою. Разом із тим, вони продовжують бути частинами космічного простору (планет), які діють за іншими більш простими стратегіями. При цьому, біота екосистем орієнтована на адаптацію до неживого середовища, хоч і значно його перетворює. Помилково думати, що процес адаптації та еволюції на рівні екосистем є свідомим актом керованим зовнішнім чи внутрішнім розумом. Ми маємо справу із творчим хаосом. Численні спонтанні дії в межах екосистем відфільтровуються ефективністю пристосувань до умов середовища. Завдяки здатності окремих представників біоти до передачі спадкової інформації, виникає можливість зберігати «успішні»



рішення для наступних поколінь. Симбіотичні зв'язки між організмами, що збільшують їхні спільні шанси до виживання, стають ще одним проявом умовної «розумності» еволюції екосистем.

## 2.1. Класичний розподіл складників екосистеми.

За відношенням до стратегії виживання, ми виділяємо в екосистемах абіотичні (стратегія «стійкість»), біотичні (стратегія «кількість») та інформаційно-аналітичні (стратегія «гнучкість») компоненти. Виділення останньої компоненти на початок XXI століття становить певну методологічну проблему. Логічно розглядати стратегію «гнучкість», як здатність систем до моделювання навколишнього середовища і себе в ньому з метою побудови прогнозів. Таким чином, будь-який живий організм здатний до подразливості буде її використовувати. Вже починаючи від найпростіших одноклітинних організмів, ми спостерігатимемо ці процеси. Інша справа, коли ми не просто будуємо модель, в якій є наша присутність, а знатні усвідомлювати себе, як окремих об'єктів модельованого світу. Ворона, яка спостерігає за приманкою, що сховалася за перегородкою, здатна уявити своє положення та наслідки переміщення приманки. Чи можна назвати це самосвідомістю? Моделі із власною участю, які використовують живі організми, різняться за складністю. Із усіх індивідуумів, що жили та живуть на нашій планеті, ми можемо побудувати неперервний ряд щодо досконалості їхнього моделювання та прогнозування. На сьогодні, не зовсім коректним буде проведення певної межі в цьому ряду. Ми виділяємо себе з поміж інших за нашу здатність до абстрактного мислення та самоусвідомлення, але наскільки різким та якісним є цей стрибок. Виникає запитання чи можемо ми себе та інших кандидатів на статус «розумних істот» виокремити, як ще один відмінний від інших блок? З цієї позиції – ні. Однак, ми є суб'єктом дій по відношенню до решти компонентів екосистеми. Навіть, коли ми говоримо про охорону довкілля, то маємо на увазі охороняти його від себе і для себе. А ще ми маємо здатність і схильність поширюватися в просторі, поза межами основних мотивів та стимулів, характерних для іншої біоти. Усі живі організми вибирають дві тактики експансії: прилаштовуватися до екстремальних умов, уникаючи конкуренції або встрявати в конкурентну боротьбу в місці насиченому ресурсами. Правило порушується виключно в умовах загострення статевого добору. Будучи соціальними ієрархічними й частково турнірними приматами, без циклічності в процесі розмноження, ми, завдяки високій здатності до абстрактного мислення, отримали можливість сублимувати енергію статевого добору за межі двох тактик. Завдяки цьому ми отримали для біосфери шанс на поліпланетність. Це виокремило нас з поміж інших видів, сильніше ніж наші ментальні можливості. Таким чином, антропогенний компонент для наших екосистем є необхідним в усіх моделях. В одних екосистемах він буде незначним (природні неперушені екосистеми), в інших ключовим.

Відповідно до еволюції стратегій виживання ми можемо розділити екосистеми на дві групи компонентів (рис. 2). У першу увійдуть ті компоненти, які традиційно називаються об'єктами неживої природи. Цей блок називають екотопом. Історично цей термін часом використовувався в іншому значенні, тож потрібно бути уважними, під час зустрічі із ним в літературі. У 1915 році його Г. Н. Висоцький використав його для визначення системи зв'язку між ґрунтовими умовами та рослинними угрупованнями. На початку XXI століття, Яків Петрович Дідух часом пропонував його, як один із варіантів перекладу європейського терміну «habitat». Найбільшої популярності термін набув в теорії біогеоценозів В.Н. Сукачева. В нашому випадку саме його визначення «екотоп» є найбільш вдалим.

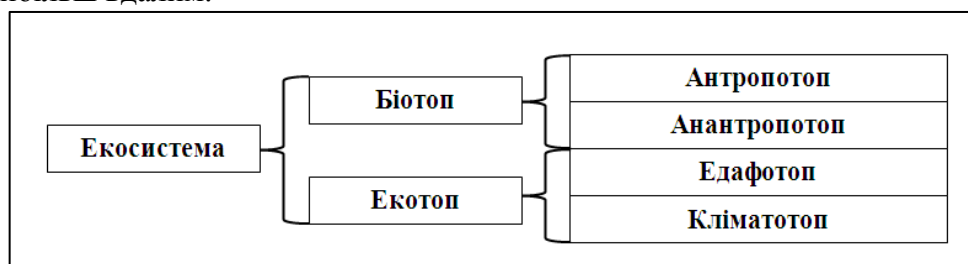


Рис. 2. Розподіл компонентів екосистеми з позиції еволюції стратегій виживання

Із поняттям «біотоп» трапилась подібна історія, хоча його аналогія із «habitat» ще менш вдала. Однак, багато фахівців української екозоології до цих пір використовують його замість слова «оселище». В нашому розумінні біотоп – це сукупність усіх живих організмів в межах екосистеми. Його синонімами можуть бути «біоценоз», як система або угруповання живих організмів або «біота» як простий позасистемний їхній перелік.

Екотоп можна розділити на едафотоп та кліматотоп. Незважаючи на тісний зв'язок між цими компонентами, до першого ми відносимо фактори, які формує поверхня планети (літосфера та гідросфера), а до другого – атмосфера і космічний простір, що на неї впливає. В. І. Вернадський, виділяючи в біосфері живі (жива речовина) та неживі (косне тіло) об'єкти, говорив і про проміжний варіант – ґрунти. Він називав його біокосним тілом. З одного боку, ґрунт втрачає свої екосистемні функції, якщо із нього відокремити існуючі живі організми, їхні мертві рештки та трансформацію осадових порід біотою. Це відбувається в більшості екосистем суходолу за винятком епілітних чи печерних. З іншого боку, і поза межами ґрунту, наприклад в тропосфері, ми спостерігаємо таку само картину. Поєднання нетрансформованих, трансформованих, біогенних компонентів із представниками біоти характерна ознака будь-якої частини екосистеми.

## 2.2. Розподіл складників за особливостями перетворення енергії

Однією із основних ознак за якими диференціюється біотичні компоненти є система кругообігу енергії. Щоб розглянути особливості цього процесу потрібно розглянути життя, як етап еволюції Всесвіту.

Виникнення атомів спричинило до появи великої кількості хімічних сполук. Їхні молекули утворювалися за рахунок кількох типів зв'язків, однак, в основі кожного із них є взаємодія між електронними оболонками атомів. Це може бути переміщення електронів від атома до атома (іонний зв'язок), його зміщення або розподіл (ковалентний, Ван дер Ваальсівський зв'язок), використання атомів посередників (водневий) та інші. Перетворення речовин – це процес перегрупування атомів із можливими розривом та утворенням нових електронних систем. Якщо енергія зв'язків до перетворення відрізняється від тієї, що утворюється після нього, то її різниця міняє енергетичний баланс середовища.

Біосистеми – це особливі хімічні комплекси, що здатні самостійно створювати собі умови для складних, постійних і стабільних хімічних реакцій. Із курсу шкільної чи університетської хімії ми знаємо, що для запуску хімічної реакції, ми маємо створити умови для речовин, які взаємодіють (використовуємо хімічний посуд, підігріваємо, тощо). В живих системах, речовини, з яких вони складаються, є одночасно хімічним посудом і реагентами. Оскільки, біосистеми є упорядкованими в просторі та часі хімічними реакціями, то єдиним джерелом енергії для них є електрони. Алегорично – жити це красти електрони. Джерел електронів може бути декілька: потоки зовнішньої енергії, які вибивають їх із атомів, не окислені неорганічні та органічні речовини, інші організми. Та група, яка здатна отримувати електрони із абіотичного середовища називається автотрофами. Якщо мова іде про не окислені хімічні сполуки, то організми, що отримують від них електрони називаються хемотрофами. А якщо електрони виникають, як наслідок взаємодії речовини із електромагнітними полями, то фототрофами.

З позиції еволюції першою виникла хемотрофність. Самозародження життя – це процес створення і добору специфічних хімічних систем, здатних до реалізації стратегії «кількість». Вони вже на перших етапах формування виконували такі стратегічні задачі:

1. Умовно стійкі до впливу навколишнього середовища (стратегія «стійкість»).
2. Мають здатність до самовідтворення. (стратегія «кількість»).
3. Мають здатність передавати відносно точно свої властивості наступним поколінням (спадковість, як елемент стратегії «кількість»).

Основною для такого об'єкту буде система самовідтворення. Однак, можна припустити, що першою виникла захисна оболонка, яка також мала примітивну систему самовідтворення. Такими живими хімічними системами можуть бути групи молекул здатних створювати компактний агрегат. На ранніх етапах молекули, з яких складався агрегат, могли бути різного типу. Вони

відносно вибірково приєднували до себе інші молекули, що знаходились в навколишньому середовищі. Оскільки, поєднання одних молекул було «вигідніше» за приєднання інших, то відбір шов в бік найбільш стійкого комплексу. Коли маса агрегату і його розміри зростають, то він втрачає можливість утримувати свою цілісність. Під тиском навколишнього середовища частини агрегату відколюються і починають існувати самостійно. Якщо ця частка була достатнього розміру, щоб зберігати властивості материнської, то ми мали процес, який був прообразом розмноження. Крім того, ці агрегати могли поєднуватися між собою.

З часом між ними виникає конкуренція за необхідні молекули для самовідтворення. Вона разом із агресивним впливом навколишнього середовища призводили до виникнення добору, в результаті якого переважно виживали ті агрегати, що мали вищу точність самовідтворення та стійкість. Тут багаторазово діяло правило «золотої середини». Надміру стійкі агрегати були малочисельними через низьку здатність до самовідтворення, а малостійкі швидко руйнувалися, не залишаючи «потомства». Ті комплекси, які дуже точно відтворювали своїх «нащадків» мали повільний темп еволюції, а отже повільно розвивалися, вдосконалювалися та реагували на зміни в середовищі існування. Ті, що робили багато помилок при самовідтворенні, не могли точно передавати нащадкам свої еволюційні здобутки.

Скільки варіантів таких агрегатів могло бути, якщо стартові умови були ідентичними? Більш за все, спочатку, це були численні різні за хімічним складом агрегати. Різний хімічний склад дозволяв їм використовувати різні стратегії. В подальшому, такі системи могли об'єднуватися і розподіляти між собою функції, утворюючи протоклітину. З часом, за рахунок агрегації «будівельного матеріалу» залишилось лише кілька типів таких систем. У процесі еволюції виживали два типи агрегатів: ті, що здатні до частого розмноження при збереженні сталого хімічного складу, або ті, що були стійкими до руйнівного впливу середовища. Можливим є ефект «горловини пляшки», який виник через дефіцит ресурсів, високу конкуренцію чи агресивний зовнішній вплив. Таким чином, через цю горловину пройшов лише один тип протоклітин, який на сьогодні є предком усіх відомих життєвих форм. Це пояснює обмежене і спільне для усієї біоти число ключових хімічних сполук (нуклеотидів, амінокислот, тощо).

Важливим наступним кроком є утворення хімічного агрегату здатного до синтезу власного «будівельного матеріалу». Оскільки, така система є більш активною і менш стійкою до тиску навколишнього середовища, то їй вдавалося краще «вижити» лише після поглинання стійким агрегатом. Захисник обволікав «синтезатора» і отримував від нього постійне джерело «будівельного матеріалу». Це було поєднання (кон'югація) протоорганізми більш схильного до стратегії «кількість» із тим, хто надає перевагу стратегії «стійкість». Можна припустити існування кількох варіантів хімічного складу будівельного матеріалу. На нашій планеті до його складу входили амінокислоти. Можливо «синтезатором» у нашому випадку була проторибосома, яка продукувала необхідні амінокислоти. Питання про те чи можливі такі поєднання із інших речовин відкрите. Можна припустити, що такі комплекси могли утворювати нуклеотиди або їм подібні. Вони зв'язувались між собою за допомогою амідних, фосфодіестерових чи інших зв'язків між органічними сполуками до складу яких входять неорганічні атоми із кількістю електронів на зовнішній орбіті більше 4. (P, S, N). Особливе питання це галогенвмісні полімери. В більшості випадків вони характеризуються зависокою стійкістю до впливу навколишнього середовища тому існує ймовірність їхньої нездатності до проторозмноження. Також через їхню нездатність до розчинення в воді у них були б обмежені можливості для поглинання «будівельного матеріалу». «Синтезатор» – це агрегат, на якому відбувалася хімічна реакція синтез «будівельного матеріалу» двох типів: для себе і для свого «захисника».

З часом, перевагу отримували ті агрегатні комплекси, які були контрольовано проникні для речовин. Тобто, могли регулювати обмін речовин – «будівельний матеріал» залишався всередині агрегату, речовини для його синтезу вільно проникали всередину а протометаболіти видалялися або утилізувалися всередині. На цьому етапі найвигіднішою структурою є порожнистий агрегат із суцільною оболонкою «захисника», всередині якого знаходиться певна кількість «синтезаторів».

Їхній хімічний склад на нашій планеті не обов'язково повністю відповідав сучасним оболонкам клітини та рибосомам. Вони могли дещо відрізнятися і з часом поступово

вдосконалюватися, здійснюючи малі еволюційні кроки. Малотипність сучасного хімічного складу цих структур може бути наслідком катастрофічного добору, коли гинули більше 90% усіх живих істот. Такі агрегати отримували високу стійкість проти впливу навколишнього середовища та щодо власного хімічного складу. В подальшому вибірковість і процес синтезу вдосконалювалися.

Наступним етапом було розділення агрегату «синтезатора» на дві частини: власне синтезатора та «кодатора». Перший виконував функцію синтезу будівельного матеріалу, другий – синтезу коду, згідно з яким вироблявся будівельний матеріал певного складу. Будівельний матеріал втратив однотипність, що дозволило диференціювати функції окремих частин. Тепер кожна диференційована частина могла краще виконувати конкретну функцію. Так утворилася протоклітина.

У подальшому були постійні модифікації та відбір кращих протоклітин. Серія симбіозів дозволила отримати нові органіди (мітохондрії, пластиди, джгутики). В результаті такого процесу з'явилася прокаріотична клітина.

Оскільки, протоклітини були міцно пов'язані із органічними комплексами неорганічних атомів (P, S, N), то енергія також отримувалася хемотрофним шляхом через окислення сполук цих атомів. Крім вищеназаних були ті, які окисляли Ферум і Гідроген. Окислювачів Фосфору на сьогодні невідомо. Крім цього отримання електронів на поверхні планети де велика кількість атомів у нижчих за максимальний ступенях окислення було енергетично та системно простішим процесом.

Остигання землі, зниження вулканічної активності та перерозподіл хімічних елементів між протоклітинами чи випадання їх в осадові породи – призвело до їхнього дефіциту. Разом із організмами, які боролися за енерговмісну сировину, з'явилися ті, які використовували вже готові пакети електронів включені в органічні речовини. Так деякі протоорганізми перейшли до часткового або повного гетеротрофного живлення. Водночас з'явився шанс для панування фототрофів, ресурси яких були необмежені.

Нам на сьогодні невідомо про вищі еволюційні форми хемотрофного життя. Розвиток планети рано чи пізно призводить до зменшення необхідних для хемосинтезу елементів. Хемотрофні форми вимушені рано чи пізно переходити в статус екстремофілів, концентруючись біля джерел необхідних речовин (наприклад, вулканів). Відомі нам екосистеми океанічних курільщиків мають вищі форми багатоклітинних організмів лише за рахунок симбіозу хемотрофів із гетеротрофами. Можливо, лише поява фототрофів є запорукою подальшої еволюції біосистем.

У процесі еволюції сформувалися складні системні взаємодії між біотичними компонентами екосистем, що отримують енергію із різних джерел. Автотрофні організми переносять енергію із абіотичної частини екосистеми в біотичну. Оскільки, цей процес супроводжується продукуванням біомаси, то їх називають продуцентами. Організми, які використовують синтезовану продуцентами біомасу як джерело енергії називають консументами. І нарешті організми, які остаточно руйнують біомасу, роблячи її абіотичним компонентом екосистем називаються редуцентами або деструкторами. Такий розподіл на компоненти є умовним, так як ознаки деструкторів проявляють усі живі організми, а умовну гетеротрофність ми можемо спостерігати і в продуцентів. Крім того існує цілий ряд проміжних форм, які в різні періоди свого життя або в різних умовах ведуть себе як продуценти, або як консументи. Таким прикладом можуть бути представники евгленових та деякі комахоїдні рослини (drosera (фото 1), utricularia, aldrovanda тощо).

Кожен із підходів до класифікації компонентів екосистем має споріднені риси. Це дозволяє їх об'єднати в єдину схему (рис. 3). Наведені в схемі одиниці можна дробити за таксономічними, біоморфологічними чи поведінковими (в широкому сенсі слова) ознаками. Також, можна застосовувати загальноживані синонімічні або аналогічні назви. Наприклад, консументів можна поділити на групи різних порядків. До першої групи входять ті, які споживають біомасу продуцентів, а до другої консументів першого порядку. Велика частина консументів першого порядку є фітофагами, а другого – зоофагами. За звичай, в природі не часто зустрічаються види із дуже вузькою спеціалізацією, за якою вони відносять лише до одного типу компонентів екосистем. Докладніше це розглянемо в пункті 3.2.



Фото 1. Типова комахоїдна рослина Полісся *Drosera rotundifolia* L. Оліготрофне болото в районі села Кошечки Овруцького району Житомирської області (2004).

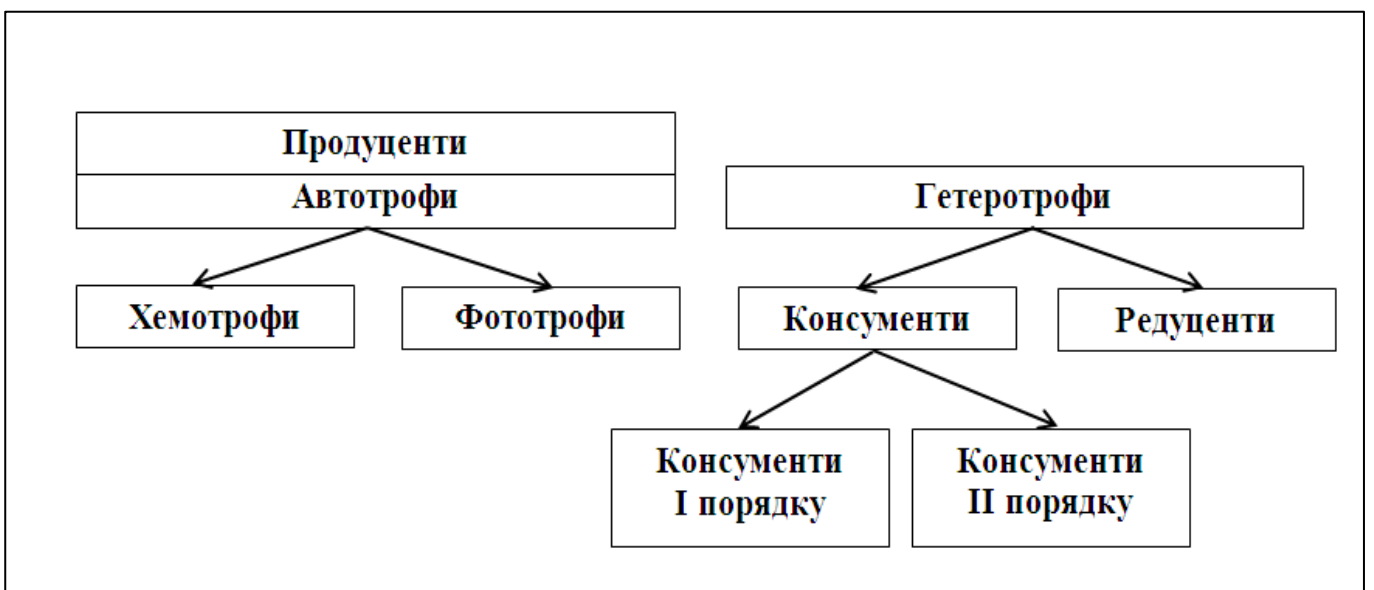


Рис. 3. Схема класифікації біотичних компонентів екосистеми за джерелами енергії

### 2.3. Просторова структура екосистем.

Розміщення джерела енергії в екосистемах та розподілені поміж представниками біоти ролі, призводять до просторової неоднорідності самої екосистеми. На це, також, впливатимуть умови середовища, які сприяють або перешкоджають процесу перетворення абіотичної енергії в біомасу. Оскільки, екосистеми планети є, за словами В.І. Вернадського, «плівкою життя», що розтягнулася на її поверхні, то просторову структуру визначає, насамперед, розміщення по відношенню до неї. У зв'язку із цим ми розділяємо просторову структуру екосистем на горизонтальну та вертикальну.

**2.3.1. Горизонтальна структура екосистеми.** Горизонтальна структура обумовлена неоднорідністю едафічних та орографічних умов середовища. Вона може бути природного або антропогенного походження. У першому випадку вона викликана геологічними (рухи геологічних плит та блоків, водна і вітрова ерозія, ілювіальні та алювіальні явища), зоогенними (діяльність груп тварин, включаючи особливості їхньої міграції, токування, хомінг, тощо) та фітогенними (алелопатія, особливості розселення в тому числі вегетативного, домінування певних видів едифікаторів) процесами. Горизонтальна просторова неоднорідність екосистем антропогенного походження пов'язана із прямою чи опосередкованою діяльністю людини. До прямої дії належить переміщення представників біоти (насадження або винищення, вилов або вселення). Непрямий антропогенний вплив обумовлений змінами в комплексі едафічних або орографічних факторів. На перший погляд, непряма дія третього і далі порядків частіше за все мало впливає на мозаїчність, так як носить більш глобальний характер. Наприклад, збільшення викидів вуглекислого газу спричиняє всепланетарні зміни клімату. Однак, в кожному конкретному регіоні ми спостерігатимемо відмінності у цих змінах. Наприклад, на території Полісся це супроводжується ксерофітизацією. Інше питання, чи можуть такі опосередковані зміни впливати на мозаїчність самі по собі. За результатами міжнародної експедиції у 2019 році ми відмічали зменшення площ перезволожених ділянок, особливо в мезогігрофітних луках та мезотрофних болотах. Лучна рослинність в першому випадку ставала більш одноманітною та більш домінуючою. Це в свою чергу призвело до зниження біорізноманітності. Адже, така мозаїчність створює екологічні ніші\* для видів із дещо відмінним екологічним спектром\*. Чим нижча мозаїчність тим бідніша упаковка еконіш і тим бідніше біорізноманіття. Це напряду діє на стійкість екосистем. Під час коливань умов середовища (насамперед, мезокліматичних) види одних горизонтальних просторових плям, погіршують свою життєвість, а з інших покращують. Це дозволяє екосистемам зберігати цілісність під час постійних коливань умов середовища. Однотипні маловидові екосистеми є більш вразливими і можуть бути зруйнованими.

Просторову горизонтальну структуру екосистем часто називають мозаїчністю. Ця гетерогенність дозволяє виділити окремі блоки в екосистемах, які М.В. Диліс називав парцелами\*. Під час спроб класифікації екосистем, особливо за просторовим принципом, постійно виникає дискусія про межі дроблення таких одиниць. Іншими словами, у якому випадку ми маємо справу із окремими парцелами, а в яких із окремими екосистемами. Це питання більш докладно буде розглянуто в пункті 6.1. Наприклад, аналіз розміщення екосистем на території Словечансько-Овруцького кряжу, дозволяє виділити два просторових типи екосистем із автотрофним блоком рівня геоботанічного району. Територія кряжу належить до Коростенсько-Житомирського округу фізико-географічної області Житомирського (Центрального) Полісся. Тут розташовані два райони: Червонсько-Городецький район ацидофільних скельно-дубових лісів та Овруцький район дубово-грабових лісів, які повністю корелюють із традиційним поділом кряжу на лесову та скелясту (кварцитну) частини (рис. 4). Окремі частини цих екосистем з одного боку є проявами мозаїчності, а з другого боку є самостійними ландшафтними екосистемами рівня урочища.

Кожне із таких урочищ формує свої відмінності від сусідніх ділянок через сукупність причин, починаючи від геологічних і закінчуючи антропогенними. На території першого району виділяємо:

1) Тхоринсько-Піщаницьке урочище ацидофільних сосново-дубових лісів (розташоване на півночі кряжу, складається з п'яти скелястих масивів, зайнятих трансформованими лісовими угіддями, розділених річками Словечна, Ясенець, Звонка, Полохачевка);

2) Бігунсько-Городецьке урочище ацидофільних сосново-дубово-рододендронових лісів (розташоване на північний захід від лінії Бігунь-Городець, зайнятий трансформованими лісовими угіддями та реліктовими угрупованнями з *Nedera helix* L);

3) Червонсько-Городецьке урочище типових ацидофільних скельно-дубових лісів (розташоване в трикутнику Городець – Червонка – Усово, зайнятий трансформованими і природними лісовими та болотними угіддями);

4) Листвинсько-Перебродське урочище ацидофільних скельно-дубових лісів (розташоване між населеними пунктами Переброди і Листвин на південь від плато з висотою 319 і на північ від висот 250 і 261, зайнятий трансформованими та природними лісовими і болотними угіддями);

До Овруцького району дубово-грабових лісів належить:

1) Городецько-Словечанське урочище балок із типовими широколистяними лісами (включає в себе західну частину лесових масивів до лінії Верпа –Черевки);

2) Білківське урочище балок із сильно трансформованою рослинністю (включає в себе території з балками долини річки Білка);

3) Велідницьке урочище балок із частково трансформованою рослинністю (включає в себе території з балками на південному схилі кряжу між долинами річки Білка і річки Іллімка);

4) Ілімківсько-Клинецьке урочище балок із сильно трансформованою рослинністю (включає в себе території з балками на південному схилі кряжу від долини річка Іллімка до долини річки Клинець);

5) Левковицько-Коренівський урочище аграрних угідь і прибережних чагарників (розташоване на північному схилі лесової частини кряжу і простягається на схід від долини річки Ясенець).

На територію кряжу (вище 200 м над рівнем моря з виходами овруцьких кварцитів) заходять окраїни Убортсько-Словечнянського району соснових лісів зелено мохових і лишайникових, мезотрофних та оліготрофних боліт на території кряжу й Жеревського району соснових лісів зелено мохових на території кряжу.

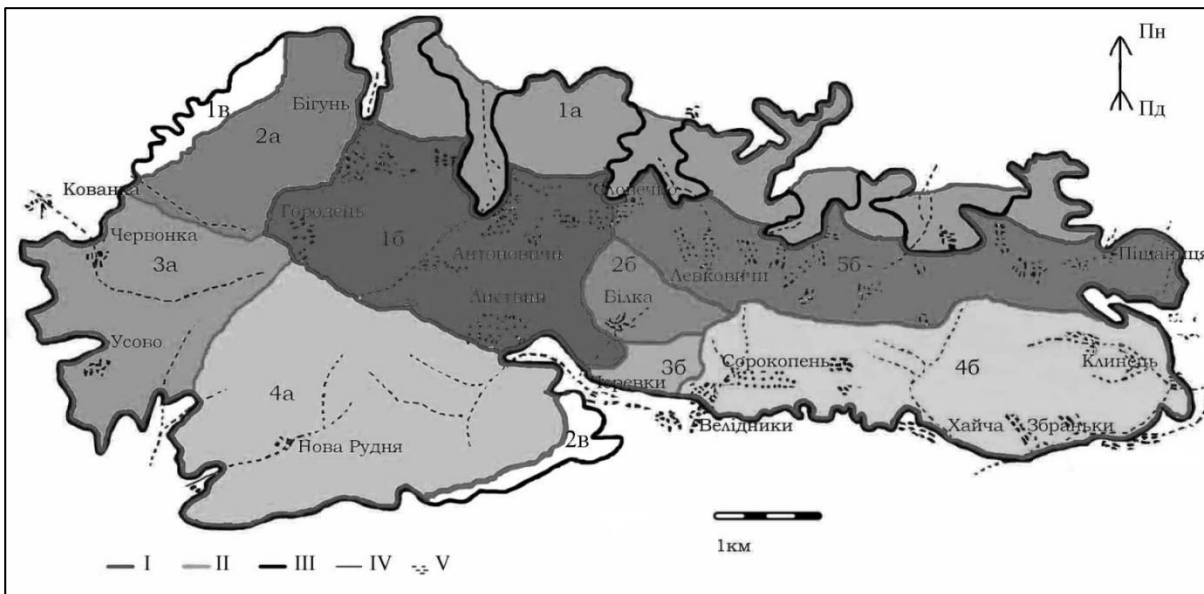


Рис. 4 Карта-схема геоботанічного районування Словечансько-Овруцького кряжу

**Пояснення до рис 4:** Умовні позначення: I – межі геоботанічних районів; II – межі геоботанічних урочищ; III – фізико-географічна межа кряжу; IV – річки і струмки; V- територія населених пунктів. 1а – Тхоринсько-Піщаницьке урочище ацидофільних сосново-дубових лісів; 2а – Бігунсько-Городецьке урочище ацидофільних сосново-дубово-рододендронових лісів; 3а – Червонсько-Городецьке урочище типових ацидофільних скельно-дубових лісів; 4а – Листвинсько-Перебродське урочище ацидофільних скельно-дубових лісів; 1б – Городецько-Словечанське урочище балок з типових широколистяними лісами; 2б – Білківське урочище балок з сильно трансформованою рослинністю; 3б – Велідницьке урочище балок з частково трансформованою



рослинністю; 4б – Лімківсько-Клинецьке урочище балок з сильно трансформованою рослинністю; 5б – Левковицько-Коренівське урочище аграрних угідь і прибережних чагарників; 1в – частина Убортсько-Словечнянського району соснових лісів зелено мохових і лишайникових, мезотрофних та оліготрофних лісів на території кряжу; 2в – частина Жеревського району соснових лісів зелено мохових на території кряжу.

На південь від села Черевки вздовж південного схилу кряжу вузькою стрічкою тягнуться соснові ліси. Їх довжина становить близько 8 км а ширина біля 700 м (від 300 м до 2200 м). Рослинність та показники факторів середовища відмінні від решти території кряжу. Вони подібні до сусіднього Жеревського району соснових лісів зелено-мохових, який прилягає до кряжу з південного сходу. Належність цієї території до Червонсько-Городецького району ацидофільних дубових і скельно-дубових лісів сумнівна. Аналогічна ситуація спостерігається і на північно-західній околиці кряжу. Ця територія прилягає до Убортсько-Словечнянського геоботанічного району Північнополіської округи. У процесі аналізу територіальної диференціації біогеоценозних екосистем виділено 9 ландшафтних екосистем (екохор) рівня геоботанічних урочищ. (рис 4). Виділені екохори дозволяють узагальнювати дані по властивостях взаємопов'язаних екотопів, що є основою для прогнозування розвитку екосистем, вирішення проблем екологічної та оптимізації природоохоронної мережі. Особливе практичне значення має потенціал розвитку регіональних екомереж, для яких масштаб геоботанічного району часто незручний.

Деякі автори заперечують такий підхід до встановлення мозаїчності, вважаючи нею виключно ознаки змін біоти в межах території із однорідними умовами екотопу. Для підтвердження своєї позиції ми можемо навести приклад проведеного через територію Словечансько-Овруцького кряжу еколого-ценотичного профілю.

Профіль тягнеться в широтному напрямку через усю територію кряжу (рис. 5). Він починається за 2,5 км на захід від села Червонка і закінчується за 2 км на схід від села Піщанка. Довжина профілю 46 км. Відносна висота над рівнем моря коливається від 200 м (на кінцях профілю) до 310 м. 24 км на заході схили і пагорби скелястої частини кряжу.

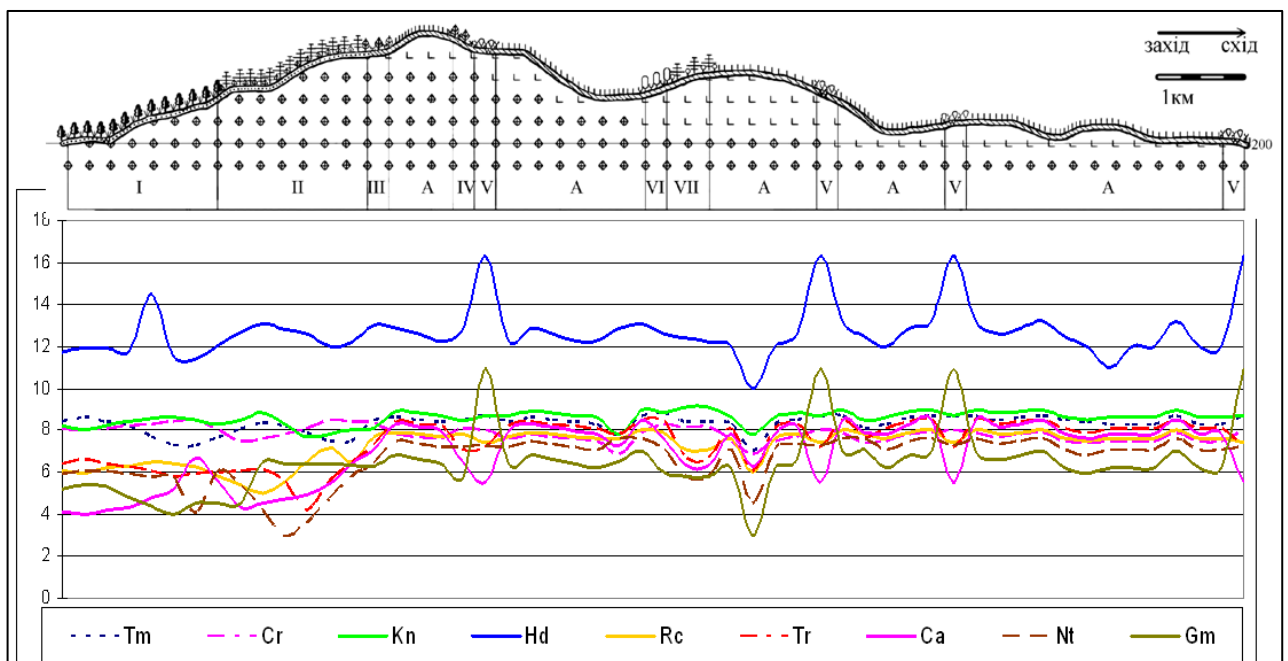


Рис. 5 Зміна режимів екологічних факторів залежно від структури рослинності та рельєфу на широтному еколого-фітоценотичному профілі Словечансько-Овруцького кряжу. Показники факторів за уніфікованою шкалою Дідуха-Плюти: Tm – терморезим, Cr – кріорезим, Kn – континентальність, Hd – багаторічний режим зволоження, Rc – кислотність, Tr – загальний сольовий режим, Ca – вміст карбонатів, Nt – вміст доступного нітрогену, Gm – вміст гумусу.



Він займає підвищення на захід від річки Червонка (2 км), власне долину річки Червонка (0,5 км), західний схил кряжу до села Городець (5 км, 40-50°), витoki річки Червонка (1 км), скелястий схил пагорба на схід від села Городець (3,5 км 45-69°), лесовий пагорб на захід від села Антоновичи (2,5 км 30-45°), балки на захід від села Антоновичи (1,5 км), долина річки Словечна (1,5 км), долина річки Білка (5 км), балки на південний захід від села Левковими (2,5 км), пагорб в районі села Левковичи (5 км 30-45°), долина річки Звонка (1 км), пониження в районі села Стоговщина (3,5 км) долина річки Полохачевка (1 км), лесові пагорби в районі села Нагоряни (9 км), долина річки Желонь (1,5 км)

Широтний профіль репрезентує ліси західного схилу кряжу, найвищі лесові пагорби, та північний схил лесового хребта.

На західному схилі кряжу спостерігаємо ацидофільні скельно-дубові ліси асоціації *Calamagrostio arundinacea-Quercetum petraea*. У верхній частині території зайнятої цими угрупованнями в чагарниковому ярусі переважає *Rhododendron luteum*, який у межах висот 240-260 м створює суцільні важко прохідні зарості.

Вище 250 м над рівнем моря, на територіях, де велася вирубка з подальшим насадженням *Pinus sylvestris*, розташовані угруповання асоціації *Quercus roboris-Pinetum*. На межі з лесами з'являються угруповання класу *Quercus-Fagetum* (*Carici pilosae-Carpinetum*, *Stellario-Carpinetum*). Ці угруповання також займають борти і схили балок західної половини кряжу (на захід від лінії Верпа – Черевки). Береги річок, які перетинає профіль, вкриті угрупованнями асоціації *Salicetum pentandro-cinereae*. На цих ділянках спостерігаються різкі (стрибокподібні) зміни багатьох показників чинників середовища. Балки центральної частини кряжу є ектопами для угруповань *Chamaecytiso zingeri-Pinetum* (в місцях багаторічних насаджень *Pinus sylvestris* і незначного опідзолення) та *Salicetum capreae* var. *Betula pendula* (у місцях насаджень *Betula pendula*).

Щоб впорядкувати аналіз мозаїчності, В.В. Мазинг запропонував виділяти модельні або ідеальні типи горизонтальної структури (рис. 6). Наприклад, радіальна структура характеризується високим ступенем впорядкованості компонентів. У ній особини або консорції\* розташовуються навколо певного центру на приблизно однаковій відстані. Зміна факторів середовища (градієнтів) відбувається радіально від центру до периферії. Смогова структура візуально сприймається, як наявність паралельних рядів із різними представниками біоти. Градієнти факторів направлені перпендикулярно до візуальних смуг. Дехто розглядає смугову структуру як різновид радіальної, в якій величина радіуса наближається до нескінченності. Ще одним різновидом є чарункова горизонтальна просторова структура. Вона передбачає наявність окремих ділянок, що нагадує соти неорієнтовані в просторі вздовж якихось простих геометричних елементів. На основі запропонованої класифікації типів горизонтальної структури можна виділяти і більш складні форми: острівкові, комплексну, деревоподібну, тощо.

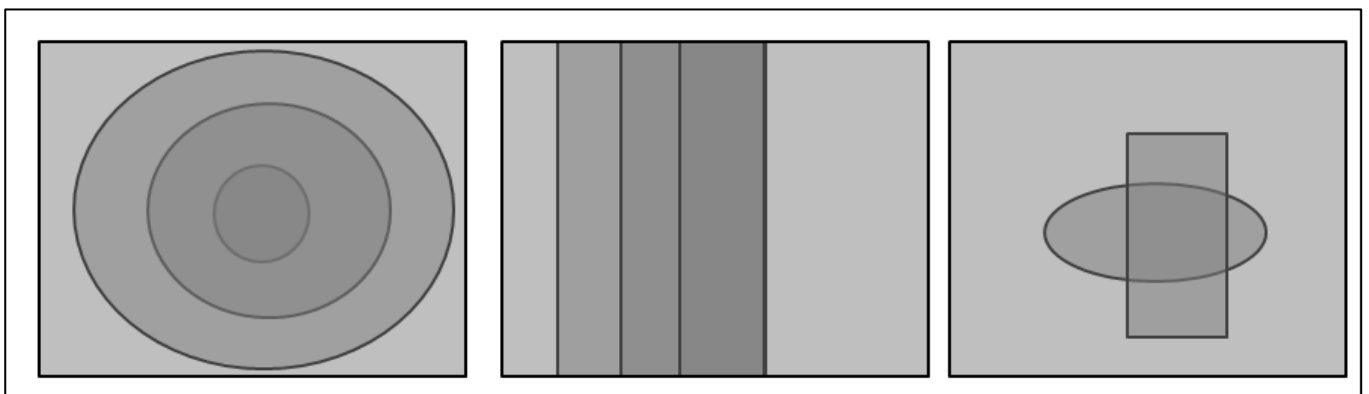


Рис. 6. Типи мозаїчності за В.В.Мезингом: (зліва на право) радіальна, смугова, чарункова.

**2.3.2. Вертикальна структура екосистеми.** Боротьба за енергетичні ресурси призводить виникнення видів із різними стратегіями виживання. Частина продуцентів намагаються перемогти конкурентів в спробах захопити максимальну кількість енергії. Інші, уникаючи конкуренції, розташовуються на бідних на ресурси територіях. Ще деякі, прилаштовані до споживання

залишків енергетичних ресурсів, після того як вони використовуються іншими видами. Цьому питанню приділяється особлива увага в роботах Роберта Віттекера, Л.Г. Раменського та Дж. Грайма.

Р.Віттекер виділяє три типи стратегій. К-стратегія характерна для видів із високою чисельністю за рахунок добре диференційованих екологічних ніш. L-стратегія, навпаки характерна для малочисельних видів, які переживають стресові умови середовища в стані спокою. Види із r-стратегією можуть бути довільної чисельності.

Більш оригінальну систему розробив Л.Г. Раменський. Він розділив усі види рослин на віолентів («левів»), патієнтів («верблюдів»), експлерентів («шакалів»). Основним способом виконання своєї стратегічної ролі є особливості розмноження, прилаштування до фотосинтезу та формування певних біоморф. Х. Раункієр виділяє п'ять типів життєвих форм. Він використав за основу для своєї класифікації розміщення бруньок по відношенню до середнього статистичного рівня снігового покриву. У фанерофітів бруньки відновлення розташовані над сніговим покривом та мають систему захисту від вимерзання. До фанерофітів відносять дерева та чагарники. Хамефіти низькорослі лігнізовані рослини зимуючі бруньки яких розміщуються в товщі снігу. Гемікриптофіти – трав'янисті багаторічники, чії бруньки знаходяться біля поверхні ґрунту. У криптофітів такі бруньки знаходяться під землею або під водою. Їх розділяють на геофітів (підземні бруньки), гелофіти (бруньки під дном болота або водойми) та гідрофіти (бруньки на поверхні дна водойми). Терофіти – однорічники, які не мають зимуючих бруньок та зимують у вигляді насіння. В межах кожної стратегічної моделі домінують певні життєві форми.

До віолентів належать види, які мають високу конкурентну здатність в боротьбі за енергетичні ресурси. Вони найчастіше займають мало порушені екотопи із близькими до оптимальних умовами. Це частіше за все фанерофіти, які домінують та займають панівне становище над іншими видами. В прибережно-водних екосистемах це можуть бути представники високотрав'я (очерет, рогази, високі осоки).

Патієнти уникають конкурентної боротьби, займаючи екстремальні екотопи. Вони добре пристосовані до життя та розмноження в стресових умовах при дефіциті ресурсів у віддалених від оптимуму показниках факторів. Це можуть бути різноманітні життєві форми. Однак, фанерофіти серед них трапляються не часто.

Експлеренти прилаштовані до життя в оптимальних умовах, програючи конкуренцію віолентам. Вони здатні генерувати велику кількість насіння, більш ефективно реагувати на вміст елементів живлення та вологу в ґрунті, виживати в умовах дефіциту енергії. Серед них велика кількість нітрофілів, тіньюлюбних та тіньювистривалих видів.

Крім основних типів стратегій, існують види із проміжними та змінними формами. Дж. Грайм побудував модель яка розподіляє види за стратегіями відповідно до зміни трьох параметрів: рівня стресу, сили конкуренції, та рівня порушень (рис. 7).

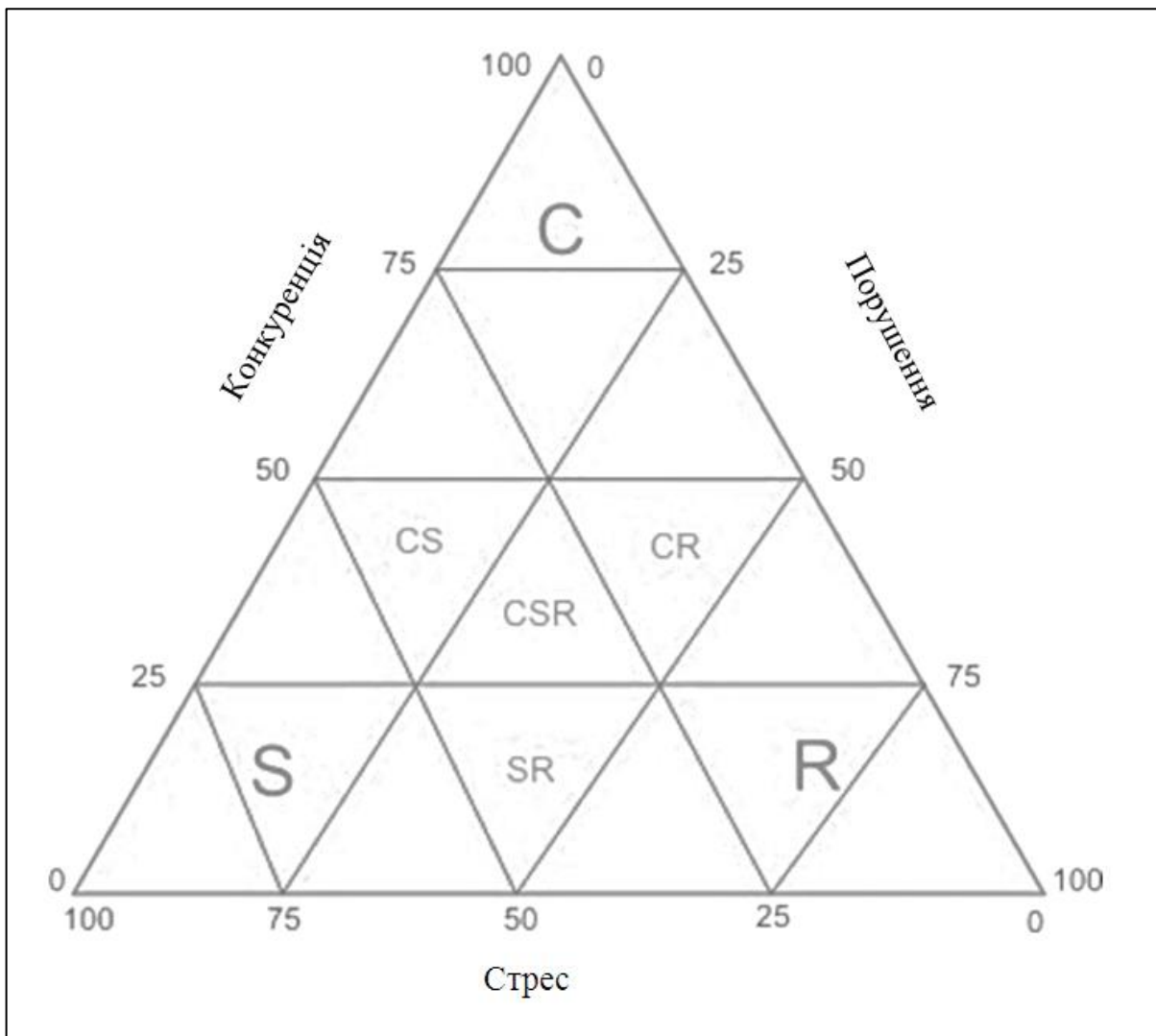


Рис. 7 Схема стратегій рослин за Дж. Граймом. С – віоленти, S – пацієнти, R – експлеренти.

Різні стратегічні ролі та біоморфи, які їм відповідають, формують вертикальну структуру екосистем. В боротьбі за енергоресурси віоленти займають домінуючі позиції створюючи верхні яруси. Експлеренти прилаштовані до виживання в умовах їхнього дефіциту.

Ярусність в різних екосистемах може мати більше або менш помітні ознаки. Найбільшу кількість ярусів мають екосистеми вологих тропічних лісів. Мінімальна кількість ярусів у первинних епілітних екосистемах, сформованих водоростями чи лишайниками. У помірній кліматичній зоні\* добре помітні яруси із чітким розподілом біоморф мають лісові екосистеми. Тут ми можемо виділити шість ярусів:

1) Перший (верхній) деревний ярус формують високо бонітетні\* дорослі дерева. Зазвичай, першого та другого бонітету.

2) В другому деревному ярусі знаходяться молоді дерева видів першого ярусу та ті, які не здатні вирости до величини видів першого ярусу.

3) Третій ярус формують лісові чагарники та ювенільні особини деревних видів. Лісівники цей ярус називають підліском.

4) У четвертому ярусі, знаходиться лісове високотрав'я та підріст фанерофітів 1-2 року життя.

5) В п'ятому ярусі розміщені низькорослі трави.

6) Шостим ярусом є угруповання наземних водоростей, мохів та лишайників.

У екосистемах сформованих гемікриптофітами, криптофітами, хамефітами та терофітами яруси менш виразні, але також присутні. Вони формуються не лише через належність до різних груп організмів, але й через спроможність вирости до певної висоти. Часом, окремі види мають

в межах однієї і тієї ж території дві генетично відмінні популяції із прилаштуванням до різних ярусів. Наприклад, *Trifolium repens* L. має високорослу та низькорослу генетичну групи (популяції). Це дозволяє виду виживати в умовах мінливого рекреаційного навантаження. Якщо воно зростає, то виживає низькоросла група із бруньками відновлення, схованими на поверхні ґрунту. Такі види легко переносять інтенсивне витоштування, але не здатні демонструвати високу життєвість за наявності високорослих конкурентів. Друга група, навпаки, здатна підніматися на значну висоту, конкуруючи із різними видами злаковників. Тому, коли ґрунтові стежки і дороги перестають використовуватись тут отримує вищі шанси високоросла група *Trifolium repens*.

### 3. Кругообіг речовини та енергії

Контроль за потоками енергії всередині системи – це один із основних способів підвищення її шансів на виживання. З початку нового еволюційного циклу Всесвіту, саме через здатність окремих елементів утримувати та контролювати енергію, ми отримали сучасну картину світу. Ті субатомні часточки чи ядра атомів, які не могли тривалий час контролювати енергію зникали швидше і з вищою ймовірністю. На рівні організації, де з'являється стратегія «гнучкість», збереження контролю за потоками енергії не втрачає своєї актуальності, хоч і набуває нових емерджентних форм. Ускладнення біосистем, дозволяє змінювати потоки енергії на відміну від абіотичних систем. Вони можуть рухатися в напрямках, які ведуть до підвищення стійкості живих систем, сприяти їхньому розмноженню та експансії, запасатися, тощо.

#### 3.1. Екосистема як термодинамічна система.

Незважаючи на те, що потоки енергії в екосистемах рухаються зміненими шляхами, закони термодинаміки тут діють, як і в усьому Всесвіті. Насамперед, мова іде про перше начало термодинаміки, відоме як закон збереження енергії. Екосистеми здатні запасати енергію протягом тривалого часу, але вона не може взятися нізвідки і в нікуди зникнути.

Основними джерелами енергії для екосистем нашої планети є окремі частини спектру сонячного електромагнітного випромінювання та хімічні сполуки в нижчих ступенях окислення. З моменту появи фотосинтезу та кисневої катастрофи, ним викликаної, хемотрофний спосіб отримання енергії перестав домінувати. Він присутній переважно в екстремальних умовах середовища, де є джерела необхідних для подальшого окислення речовин, але низька конкуренція із боку більш активних продуцентів та пов'язаних із ними видів. Це можуть бути екосистеми чорних курців, вулканічних джерел, тощо. Інший різновид хемотрофів пов'язаний із окисленням нітрогену. Оскільки, запаси нітрогену в атмосфері величезні, то види, які беруть енергію із його перетворень, досить численні і поширені. Вони зустрічаються повсюдно, але домінують лише в ґрунті (частіше в симбіозі із фототрофами) та на поверхнях незаселених іншими продуцентами (виходи гірських порід). Домінування таких продуцентів, часто пов'язане із екстремальними умовами середовища.

Після кисневої катастрофи, головним джерелом енергії для наших екосистем є окремі частини сонячного спектру. Вибір саме цієї частини не випадковий та обумовлений, як особливостями проміння, так і існуванням самих систем. В основному фотосинтез отримує енергію із визначених частин видимого світла. Світозбиральні комплекси\* – це пігменти, які вбирають хвилі різної довжини (фікоеритрини (блакитний-зелений, 495-565 нм.), фікоціани (зелений-жовтий-помаранчевий, 550-615 нм), алофікоціани (помаранчевий-червоний 610-670 нм), хлорофіл (червоний 680-700 нм)). Більш довгі, наприклад, інфрачервоні хвилі для фотосинтезу мало придатні через низьку енергію фотонів – менше 1,68 еВ. Ультрафіолетове проміння, із дуже короткими хвилями, несе порівняно великі запаси енергії – більше 3,26 еВ. Однак, така кількість енергії, з одного боку призводить до вільного проходження фотонів через світозбиральні комплекси, а з другого, через високу іонізаційну здатність, призводить до утворення всередині клітини значного числа радіотоксинів, які завдають їй шкоди. Таким чином, спрацьовує закон оптимуму\*, в якому використовується певна середня частина електромагнітного спектру. Різні за

еволюційним положенням та середовищем життя види, використовують різні частини спектру із цього діапазону. Енергія інших довжин електромагнітного випромінювання також використовується організмами, але не стає частиною внутрішніх енергетичних потоків. Так, усі використовують інфрачервоне випромінювання для отримання та передачі тепла. Деякі види орієнтуються з його допомогою в темну пору доби (наприклад, змії роду *Crotalus*). Так само, деякі комахи розрізняють ультрафіолет. Однак, первинний синтез біомаси (формування первинної продукції) відбувається при використанні лише вищезазначених частин спектру.

Також, слід зазначити, що фотосинтезуючі організми не завжди використовують воду, як відновник, виділяючи при фотосинтезі кисень. В умовах високої концентрації солей може існувати аноксигений фотосинтез. Деякі бактерії (пурпурні, зелені, геліобактерії) та археї використовують, як відновник сірководень або двовалентне залізо. В результаті фотосинтезу вони виділяють у середовище елементарну сірку, тривалентне залізо або молекулярний водень. Першим продуктом такого фотосинтезу є не глюкоза\*, а формальдегід\*. Прикладом може бути *Oscillatoria limnetica*, яка живе в озері Солар-Лейк (затока Ейлат, Ізраїль). Взимку в анаеробних умовах вона використовує сульфід, як донори електронів а влітку переходить до використання води як в звичайному фотосинтезі. Аналогічно ведуть себе *Phormidium*, *Synechocystis*, *Lyngbya*, *Prochlorothrix*. Це може відбуватися не лише в умовах гіперсалінності. Наприклад, в ціанобактеріальних матах пісків літоральних зон морів зустрічається *Microcoleus chthonoplastes*, яка веде себе аналогічно. Крім сульфідів та заліза в ступені окислення (II) деякі види здатні використовувати тіосульфати. Наприклад, *Synechococcus elongatus*, який виділяє вільну сірку не лише в навколишнє середовища а й всередину клітин.

Згідно із першою основою термодинаміки не існує систем які б використовували споживану енергію на 100%. Отже, не вся енергія, що направляється в екосистему, буде нею використана. Частина енергії відіб'ється в космічний простір або буде поглинута абіотичними чи гетеротрофними об'єктами. Цей процес можна описати формулою:

$$E_u = E_e - E_x$$

де  $E_u$  – енергія поглинута екосистемою,  $E_e$  – загальна енергія що поступає в екосистему,  $E_x$  – енергія втрачена в результаті відбиття або поглинання не автотрофними об'єктами (абіотичними чи гетеротрофними).

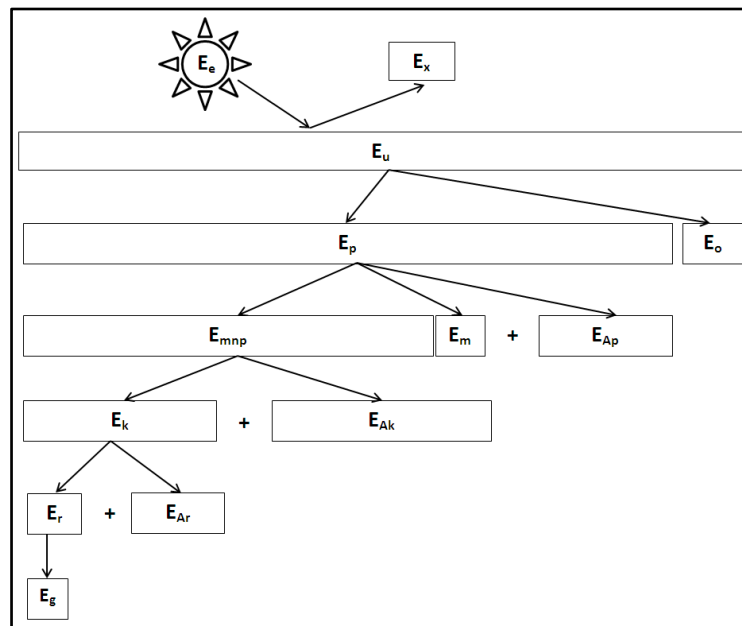


Рис. 8. Загальна схема розподілу енергії в екосистемах. Умовні позначення:  $E_e$  – загальна енергія, яка потрапляє в екосистему;  $E_x$  – енергія, яка розсіюється екосистемою без використання біотою;  $E_u$  – енергія поглинута біотою;  $E_p$  – Енергія зафіксована в первинній продукції;  $E_o$  – енергія, яку використовує біота без фіксації її в первинній продукції;  $E_{mnp}$  – енергія зафіксована в біомасі продуцентів;  $E_m$  – енергія, що запасається в біомасі продуцентів;  $E_{Ap}$  – енергія, що

витрачається на роботу продуцентів;  $E_k$  – енергія, що біомаси консументів;  $E_{Ak}$  – енергія, що виробляється на роботу консументів;  $E_r$  – енергія біомаси редуцентів;  $E_{ar}$  – енергія витрачена на роботу редуцентів;  $E_g$  – залишки невикористаної енергії, що запасуються в абіотичному середовищі екосистеми.

Такий розподіл енергії формують певні правила використання сонячних електростанцій. Сонячні панелі розміщені на індустріальних об'єктах або в місцях які позбавлені фототрофів на тривалу перспективу, є значним полегшенням від надмірного навантаження на ресурси довкілля. Особливо важливою є ідея перетворення усіх технотопів (індустріальних екосистем або створених людиною об'єктів) на своєрідні генератори електроенергії. Це зменшить навантаження на видобуток органічної та ядерної сировини, а також знизить кількість відходів, які утворюються під час її перетворення на електроенергію. Ці об'єкти все рівно не містять автотрофних елементів, хоча така ідея (використання штучного фотосинтезу) обговорюється. В короткотривалій перспективі великі за площею геліоелектростанції можна будувати в пустелях чи високогірних гірських масивах. При цьому, не слід забувати, що такі екосистеми також є важливими складно організованими системами із певною специфікою динаміки та побудови трофічних ланцюгів. Тож, зловживати їхньою експлуатацією (гіперексплуатацією) не потрібно.

Весь спектр енергії екосистеми слід розділити на дві групи. До першої належить та, яка перетворюється продуцентами в енергію хімічних сполук та передається по трофічних ланцюгах. Друга група об'єднує в собі енергію, яка використовується організмами індивідуально і часто без перетворень та передачі між ланками трофічних ланцюгів. До таких різновидів належать різні спектри електромагнітного випромінювання, іонізуюча радіація, тощо. Деякі види електромагнітного випромінювання та силу тяжіння організми використовують для орієнтації в просторі. Наприклад, деякі комахи бачать ультрафіолетове проміння. Так, у бджоли (*Apis*) спектр бачення зміщений у бік більш коротких хвиль. Бджоли не бачать кольорів червоної частини спектру, але бачать в ультрафіолетовому діапазоні. До речі, бджоли відвідують і червоні квіти, але вони приваблюють їх ультракороткохвильовими кольорами. У деяких тварин, в тому числі у людини, ультрафіолет є важливим елементом формування речовин, що впливають на кровотворення та мінеральний обмін в кістках.

Важливою енергією, яка не перетворюється на первинну продукцію є теплова енергія (інфрачервоне світло). Деякі нічні організми (гатерія, гримучі змії) використовують інфрачервоне світло із метою орієнтування в просторі. Однак, тепло саме по собі є набагато важливішим. Всесвіт сформований із груп атомів, які мають свої властивості. У зв'язку із тим є більш ймовірні переходи до стратегії «гнучкість», засновані на вуглецевих ланцюгах в водних розчинах і ряд інших малоімовірних варіантів, які існують виключно, як гіпотетичні або фантазійні. Жоден із існуючих хімічних елементів крім карбону не здатен утворювати такого великого різноманіття молекул і, при цьому, бути досить поширеним. Також, ми не маємо більш універсального розчинника ніж вода. Вона формується із досить поширених атомів і, водночас є оксидом, кислотою та основою. Саме тому діапазон існування рідкої води вважається найбільш оптимальним для формування та розвитку життя. В наших атмосферних умовах – це діапазон від 0 до 100°C. Планети, які потрапляють в такий діапазон знаходяться в умовному «Поясі Золотоволоски». Вони є кандидатами на пальму першості в пошуках позаземного життя. Слід зауважити, що згідно із законом оптимуму найбільш ймовірною зоною для зародження життя будуть умови при температурах від 25 до 75 °C. З часом, живі істоти зайняли і більш екстремальні екологічні зони із нижчими температурами. Крім того, підвищення температури призводить до зростання швидкості ряду реакцій та руйнування синтезованих речовин. Зниження, відповідно до сповільнення. Через це відбулося зміщення від показника 50°C до 21 °C. Важливу роль в формуванні температурного діапазону життя зіграли білки, як основний його будівельний матеріал. Оскільки, деякі білки починають руйнуватися при температурі вище 40-45 °C, то зниження оптимального температурного діапазону існування земних екосистем стало неминучим.

Зміна тиску призведе до зміщення цього діапазону. Так, при його зниженні температура переходу в газоподібний стан, також знижуватиметься. Саме тому, на високогір'ї важко

приготувати їжу звичним способом, адже, вода починає кипіти при низьких температурах і далі не нагрівається. На інших планетах, в умовах іншого атмосферного тиску діапазон температур кипіння-замерзання води зміниться. Але для формування життя є інші параметри, які знижують ймовірність зародження та розвитку живих систем. Мова іде, насамперед про зменшення концентрації речовин в занадто розрідженому середовищі і переході в рідкий стан ряду газів у стиснутому.

Оскільки, доцільно розглядати живі системи як хімічні комплекси, що можуть існувати в вузькому діапазоні температурних коливань, то теплова енергія є необхідною для існування екосистем.

Фотосинтетичну частину спектру організми також використовують для інших потреб. Наприклад, синя частина спектру для людини і багатьох інших організмів є одним із факторів регуляції біоритмів. Основним хімічним регулятором біоритмів людини є мелатонін, який синтезується в епіфізі. Його концентрація в мозковій рідині зростає вночі і знижується в день. Виробляється він особливими секреторними клітинами пінеалоцитами. Синтез і виділення мелатоніну залежить від особливостей освітлення. Найбільший вплив мають хвилі довжиною від 440 до 565 нм (синє, блакитне та зелене світло).

Інформація про особливості освітлення потрапляє зоровим нервом в парне супрахізматычне ядро гіпоталамусу. Через шийний відділ спинного мозку імпульси повертаються назад в головний мозок (епіфіз). Під час сну (в темряві) бездіяльні нейрони супрахізматычного ядра на своїх закінченнях виробляють норадреналін, який активізує синтез мелатоніну (із амінокислоти триптофану) в пінеалоцитах. Яскраве світло блокує цей процес синтезу. Нейрорегуляторний цикл людини не дорівнює 24 годинам нашої доби. Частіше за все він більший на декілька хвилин. Кожного дня у людини відбувається «перезавантаження» цього ритму, що запобігає його зміщенню від 24 годин до більших величин.

Порушення природного ритму освітлення призводить до порушень сну (насамперед, інсомнії\*, асомнії\*, дисомнії\* та агрипнії\*). Наприклад, у повністю незрячих спостерігається збій циркадного ритму\* на 12-15 хвилин. В умовах, коли природне освітлення неможливе (космос, тривала ізоляція в замкнутому приміщенні) важливим є регуляція циркадних ритмів за допомогою періодичності та повночленності штучного освітлення. Це буде важливим фактором під час тривалих космічних подорожей та колонізації інших планет. Біоритми людини прийдеться підлаштовувати під природні умови їхнього середовища. Вже зараз проведено експерименти по зміщенню біоритмів від 23,5 до 24,65 годин. Марсіанська доба (сол\*) триває 24 години 39 хвилин та 35,24 секунд а рік рівний 668,59 сола або 686,98 земних діб.

Концентрація мелатоніну в крові починає підвищуватися за 2 години до звичного засинання. Максимальна концентрація виникає між північчю та 5 годинами ранку. Пік припадає на 2-3 години ночі. За добу в дорослої людини синтезується до 30 мг мелатоніну. В ембріоні людини до 3 місяця розвитку мелатонін не синтезується. Його максимум досягається на п'ятому році життя. Після цього рівень поступово (під час статевого дозрівання різко) знижується.

Зважаючи на те, що синтез мелатоніну впливає не лише на нашу активність (через цикли активізації та перезавантаження мозку), а й на дозрівання клітин імунітету, виникає зв'язок між дотриманням гігієни сну та здоров'ям і працездатністю. Рекомендовано готуватися до сну після 10 години поясного часу, спати до 5 години і всіляко уникати неспанья в проміжку між 24 і 4 годинами. Штучне освітлення в нічну пору доби є однією із причин частих порушень сну, що призводить до зростання частки різноманітних невротичних, інфекційних, обмінних та онкологічних захворювань. Крім зеленого та синього світла на синтез мелатоніну ймовірно впливають і інші частини електромагнітного спектру та різні геомагнітні явища. Таким чином, енергія електромагнітних хвиль певного спектру використовується екосистемами за допомогою складних механізмів і поза межами перетворення фізичної енергії на енергію біогенних хімічних сполук.

Подібною є історія із впливом гравітації на біоту. Вона необхідна не лише для орієнтування рослин в просторі, за відсутності геліотропізму чи пошуку опори для витких рослин. Як продемонстрували експерименти в умовах мікрогравітації формування зародків (ембріонів)



багатьох організмів неможливе без сили тяжіння певної порогової величини. Крім того, в дорослих організмах відбувається серія складних паталогічних змін (порушення перистальтики, зменшення м'язової маси, зменшення концентрації кальцію в кістках тощо). Це є однією із головних перепон в процесі космічної експансії. Тривале перебування людей та організмів, які є необхідним для їхнього живлення, поза межами звичних показників гравітації, робить їх недієздатними. Якщо на марсіанська гравітація нижче порогу для багатьох необхідних людині організмів і для неї самої, то мрія про Ілона Маска про місто мільйонник на цій планеті буде нереалізована.

Вищеописані закономірності можна описати у вигляді такої математичної моделі:

$$E_u = E_p + E_o$$

де  $E_u$  – енергія поглинута екосистемою,  $E_p$  – енергія первинної продукції\*,  $E_o$  – види енергії, які не включаються в трофічні ланцюги.

Енергія первинної продукції синтезованої автотрофами не передається повною мірою на інші рівні трофічних ланцюгів. Частина її, відповідно до першого закону термодинаміки витрачається на роботу, яка виконується продуцентами (рослинами, археями та бактеріями). Серед багатьох людей закріпився стереотип, що робота – це переміщення якогось матеріального об'єкту відносно поверхні Землі. Навіть класичне визначення говорить про роботу, як механістичний процес, де спостерігається використання енергії для переміщення або деформації фізичних тіл. Маючи справу із біосистемами, на роботу потрібно дивитися ширше. В них енергія витрачається не лише за класичною схемою. Наприклад, енергія, яка витрачається на синтез речовин, також веде нас до такої величини як робота. Адже, не лише самі речовини є носіями отриманої енергії, а й процес їхнього утворення також. Мова іде не лише про необхідність переміщень компонентів організмом чи клітиною. Так, направлене переміщення речовин ендоплазматичним ретикулуом в клітині також є енергозатратним процесом. Тим більше, коли ми говоримо про транспорт речовини тілами багатоклітинних організмів.

Крім вищеописаних прикладів, робота витрачається і за класичною схемою на ріст продуцентів та на різні форми тропізму\* (геліотропізм\*, геотропізм\*, хемотропізм\*, термотропізм\*, гідротропізм\*, тригмотропізм\* автотропізм\*). В деяких експериментах ми можемо спостерігати складніші системи руху рослин, більш характерні для тварин із організованою нервовою системою (Trewavas, 2003). Наприклад, це передача сигналу про небезпеку між деякими фанерофітами Африки. Коли до однієї із рослин підходять копитні, щоб їх об'їдати, то рослина починає виробляти речовини, які роблять листя неїстівним. При цьому, вона передає сигнал для інших рослин, які починають виділяти специфічні речовини ще до контакту із копитними. Ще більш складна взаємодія була помічена канадськими ботаніками у представників роду *Impatiens*. Якщо поруч із групою рослин з'являються їхні генетичні родичі, то вони призупиняють ріст, щоб не затінювати їх і розвиватися синхронно. Якщо з'являються генетично віддалені особини, то навпаки прискорюють ріст, намагаючись перекрити «чужинцям» потоки сонячної енергії. На такі форми складної взаємодії із навколишнім середовищем, також витрачається певна кількість енергії. Цю діяльність в певному розумінні ми також можемо назвати роботою.

Ще одним важливою частиною енергії цього рівня є та яка залишається у продуцентів. Ця енергія дозволяє існувати автотрофам протягом тривалого часу і не зникати після виконання роботи та поїдання консументами. Залежно від їхньої життєвої форми вона може зберігатися в малих кількостях, як насіння в терофітів, або формувати багаторічні запаси, як у фанерофітів.

Таким чином, ми можемо побудувати модель розподілу енергії на цьому рівні екосистеми:

$$E_p = E_{mnp} + E_m + E_{Ap}$$

де  $E_{mnp}$  – енергія доступна для використання консументами,  $E_m$  – енергія накопичена продуцентами,  $E_{Ap}$  – енергія витрачена на виконання роботи продуцентами.

У свою чергу енергія, яка рухається трофічними ланцюгами знову буде використовуватися двояко: та яка іде на виконання роботи й та, яка іде на будову тіла. Таких рівні буде довільна



кількість, але, у зв'язку із постійним зниженням її кількості на основі першої основи термодинаміки, їхня кількість буде обмежена. На рівні переходу енергії через ряди консументів математична модель процесу має такий вигляд:

$$E_{mnp} = +E_k + E_{km} + E_{Ak}$$

де  $E_{mnp}$  – енергія доступна для використання консументами,  $E_k$  – енергія консументів певного рівня,  $E_{km}$  – енергія маси тіла накопиченої,  $E_{Ak}$  – енергія витрачена на роботу консументів певного рівня.

Попередня математична модель стосується виключно переходу від ланки продуцентів до ланки консументів першого рівня. Для наступних рівнів ця модель матиме такий вигляд:

$$E_{kn} = E_{kn+1} + E_{kmn+1} + E_{Akn+1}$$

де  $E_{kn}$  – енергія консументів n-ного рівня,  $E_{kn+1}$  – енергія консументів наступного рівня,  $E_{kmn+1}$  – енергія маси тіла накопиченої консументами,  $E_{Akn+1}$  – енергія витрачена на роботу консументів

Завершують кругообіг енергії в екосистемах редуценти. Вони використовують залишки енергії, виводячи рештки синтезованої речовини в абіотичне середовище. Однак, це досить спрощене і не точне уявлення. По перше, редуценти включаються в роботу не після останнього із консументів, а на усіх стадіях перетворення енергії. По друге, частина енергії екосистемою не використовується до кінця. Це в малій кількості спостерігається в більшості екосистем. У специфічних умовах частка енергії, яка напряму переходить в абіотичне середовище досить помітна. Наприклад, анаеробних умовах дна глибоких водойм формується сапропель. Він містить до 15% за масою органічних речовин. З часом із нього можуть формуватися вуглеподібні гірські породи сапроеліт та сапрокол. В солоних озерах Австралії зустрічається каучукоподібний куронгіт. Частина виведеної із біотичного кругообігу органічної речовини залишається в товщі води у вигляді детриту. Іншим прикладом є формування гумусу. В степовій зоні цьому сприяє низька вологість та кислотність. Протягом певного часу його концентрація зростає до великих значень так в Українському Лісостепу його концентрація піднімається до 9%, в Північному степу – 6% а в південному Степу – 4%. Ще одним прикладом виведення органічних речовин є відкладення торфу. В оліготрофних умовах за присутності високої вологості та відсутності кисню розкладання відмерлих решток мохів сповільнене. На початкових етапах руйнування органіки піднімається концентрація оцтової та карболової кислоти. Вони пригнічують діяльність редуцентів, що веде до консервування речовин. Щорічний приріст торфу в оліготрофних болотах Полісся дорівнює 1 мм. Сучасний запас торфу 6,5 мільярдів кубічних метрів.

Крім сучасних процесів виведення органіки в абіотичну частину екосистеми відомі і більш давні. Наприклад, це процес утворення вугілля. Буре вугілля сформувалося в палеоген-неогеновий період на глибині більше 1 метра. Камінне – на більших глибинах, починаючи від девонського періоду.

Ці процеси можна подати у вигляді математичної моделі:

$$E_r = E_{mnr} + E_{Ar} + E_g$$

де  $E_r$  – енергія редуцентів,  $E_{mnr}$  – енергія маси редуцентів,  $E_{Ar}$  енергія витрачена на роботу редуцентів,  $E_g$  – енергія, яка виводиться в абіотичне середовище.

Вищеописані моделі можна ускладнити і подати дещо в іншому вигляді. Наприклад, для порівняння різних типів екосистем, що розташовані в різних умовах, на різних територіях чи на етапах еволюційного розвитку, ми можемо використовувати показник ефективності трансформації енергії продуцентами. Він розкриватиме відмінності не лише ефективності (ККД\*) фотосинтетичних механізмів окремих видів чи індивідуумів, а й їхнє співвідношення в екосистемі та її просторову організацію. Не варто думати, що комбінація виключно із видів, що мають високоефективні фотосинтетичні машини (наприклад, C4 фотосинтезу) матиме перевагу над

складними комбінаціями різних систем. Монодомінантні та маловидові шувари\* дають значний приріст фітомаси. Їхня первинна продукція часом досягає 10 т/га. В складних за просторовою організацією екосистемах, поміж високопродуктивних віолентів, завжди знайдеться еконіша для видів інших стратегій. Наприклад, це можуть бути затінені стовбури дерев. Ці поверхні можуть бути зайняті ліанами або іншими епіфітами. В умовах дефіциту ресурсів (теплових, мінеральних, водних) такі епіфіти мають бути дуже стійкими і витривалими. Разом із тим вони не зможуть забезпечувати процес високоефективного фотосинтезу. Саме тому такі місця займають водорості, фото- та хемосинтезуючі бактерії і їхні симбіотичні союзи з ліхнеофільними грибами (фото 1).



Фото. 1. Гриби та лишайники на відмерлій гілці *Quercus robur* в долині річки Кам'янка Житомирського району (Центральне Полісся).

В умовах більш сприятливих (підвищена вологість, менші кути нахилу до горизонту серед епіфітів переважають угруповання мохів (фото 2-3). Для мохів характерним є класичний і поширений в помірних широтах С3 фотосинтез (Marschall, 2004). Це дає їм можливість в таких несприятливих умовах мати стійкіші процеси перетворення сонячної енергії, ніж у носіїв С4 фотосинтезу.



Фото 2. Угруповання епіфітних мохів, водоростей та ліхнеофільних грибів на нижній частині стовбура та оголеному корінні *Quercus robur* на березі річки Кам'янка Житомирського району (Центральне Полісся).



Фото 3. Угруповання гіпнобрієвих мохів (*Hypnales*) на стовбурі *Quercus robur* в долині річки Кам'янка Житомирського району (Центральне Полісся).

Таким чином, важливо знати не лише сумарну енергію екосистем, а й показники ефективності її фіксації в цілому чи для її компонентів чи ценопопуляцій, із яких складається її автотрофний блок. Це можна подати у вигляді математичної моделі:

$$E_e = K_p E_p + E_{bb}$$

де  $E_e$  – енергія екосистеми;  $K_p$  – показник ефективності трансформації енергії продуцентами;  $E_{bb}$  – енергія використана біотою, що недоступна для трансформації продуцентами.

Решта перетворень матимуть такий вигляд:

$$E_0 = E_e + E_k$$

де  $E_0$  – енергія, що потрапляє в екосистему,  $E_k$  – загальна енергія невикористана екосистемою,  $E_e$  – енергія первинної продукції;

$$E_k = E_{kp} + E_{kb} \quad (1.4)$$

де  $E_{kp}$  – невикористана енергія доступна для продуцентів;  $E_{kb}$  – невикористана енергія недоступна для продуцентів

Також помилковим є думка, що хемотрофний синтез первинної продукції присутній виключно в екстремальних умовах, де сучасні фототрофи вижити не зможуть (вулканічні джерела або гейзери, екосистеми чорних курильників дна океану, тощо.) Незважаючи на те, що киснева катастрофа\* 2,4-2,0 мільярди років тому (сидерійський період початку протерозойської ери) перервала домінування серед продуцентів хемотрофних організмів, вони присутні та відіграють неабияку роль в поширених і звичних для нас екосистемах. Доброю ілюстрацією є різні варіанти бактерій, що використовують для джерело енергії нітроген.

До нітрофікуючих бактерій належать види із родів *Nitrosococcus*, *Nitrosomonas*, *Nitrobacter* та *Nitrococcus*. Їх можна розділити на аміачно-окислюючі та нітрит-окислюючі. Усі живі організми нашої планети потребують значне число нітрогену, який входить до більшості ключових сполук організму (амінокислот, нуклеотидів, тощо). Однак, незважаючи на високий вміст азоту в атмосфері, його нітроген для більшості живих істот є недоступним. Наприклад, рослини здатні засвоювати нітроген у вигляді солей нітратів чи сполук амонію.

Організми, які здатні отримувати нітроген із атмосферного повітря називають діазотрофами\* (Postgate, 1998). Серед них найбільш відомими є представники ризобій. Вони об'єднують 7 родин, 12 родів та 57 відомих на сьогодні видів. Ризобії живуть в ґрунті та віддають перевагу симбіозу (найчастіше із кореневою системою представників родини *Fabaceae*). Часом вони утворюють симбіотичні союзи із грибами. Наприклад, відомим їхнім симбіонтом є гриби роду *Frankia* – *Frankia brunchorstii* та *Frankia subtilis*. Найбільш вивченими представниками цієї групи є види *Klebsiella pneumoniae* і *Azotobacter vinlandii*.

Є також і вільноживучі діазотрофи\*. До них належать анаеробні\* представники роду *Clostridium*, які проживають в перегної або добре муміфікованому ґрунті. Також здатні до фіксації нітрогену сульфат-відновлюючі бактерії океанів (наприклад, *Desulfovibrio*) та археї метаногени, які живуть в органічних відходах та кишківнику. До групи діазотрофів факультативних анаеробів\* належать *Bacillus polymyxa*, *Bacillus macerans*, *Klebsiella pneumoniae* та *Escherichia intermedia*, які споживають кисень з такою швидкістю, що його рівень в обмеженому середовищі постійно дуже низький. Аеробні\* діазотрофи відчують певне пригнічення в присутності кисню, але не припиняють синтез речовини. Із цієї групи найбільш відомим є *Azotobacter vinlandii*.

Деякі види бактерій (насамперед, ціанобактерій) здатні одночасно і фотосинтезувати і фіксувати молекулярний азот. Частіше за все це колоніальні бактерії або ті, які входять в симбіоз із ліхнеофільними грибами. Ці організми є перспективними кандидатами для тератрансформації планет під час їхньої колонізації. Їхня здатність виживати в екстремальних умовах, поєднана із добуванням нітрогену із атмосферного повітря і при цьому вміння фотосинтезувати, роблять їх важливими видами для освоєння космосу. Це наприклад такі види як *Anabaena cylindrica*, *Nostoc commune* або представники роду *Plectonema*

Не менш важливе значення мають і симбіотичні діазотрофи. Їх можна розділити на групи в залежності від типу їхнього симбіонта. Так ризобії вступають в симбіотичні відносини із корінням рослин, а франкії із певним родом грибів. На сьогодні відомо, що в таких союзах беруть участь певні види дерев що не належать до бобових. Сюди відносять *Alnus*, *Casuarina equisetifolia* L., *Syringa vulgaris* (Callifornia Rose), *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench. У симбіотичні союзи, як і згадувалося вище входять численні ціанобактерії. Їхні симбіонти – це ліхнеофільні гриби, печіночники (*Marchantiophyta*), папороті (*Filicophyta*) та саговники (*Cycadaceae*). Наприклад, важливою для водних екосистем є симбіоз між водною папороттю *Azolla* та бактеріями роду *Anabaena*. Вони є важливим природним удобрювачем під час вирощування рису.

Часом утворюються симбіотичні зв'язки діазотрофів із тваринами. Їх часто знаходять в кишківнику тварин. Це створює певний науковий парадокс, адже тут присутні достатньо сполук аміаку, щоб зупиняти фіксацію азоту. Експерименти із термітами\* (*Isoptera*, *Brulle*) показують, що на бідній азотній дієті такі симбіонти стають ефективними, хоча і дають незначну частку необхідних сполук для свого симбіонта. Єдиний вид, який дійсно отримує велику кількість нітросполук від своїх симбіотичних діазотрофів це корабельний черв'як\* (*Teredo navalis*).

Вищенаведені приклади вказують, що у більш точній моделі енергії доступної для продуцентів, потрібно враховувати енергію електромагнітного випромінювання і енергію хімічних сполук, для усіх типів екосистем. Ця математична модель матиме такий вигляд:

$$E_p = E_{pc} + E_{pp}$$

де  $E_{pp}$  – променева енергія доступна продуцентам;  $E_{pc}$  – енергія хімічних сполук доступна продуцентам.

Важливою умовою хемосинтезу є наявність донора електронів. У якості окисника (акцептора електронів) можуть бути різні речовини. Наприклад у сульфатвідновлюваних бактерій (роди *Desulfocapsa*, *Desulfomonile*, *Dehalospirillum*) акцептором виступає іон сульфат або тіосульфат а донорами можуть бути молекулярний водень, органічні речовини (вуглеводні, спирти, вуглеводи, карбонові кислоти) і навіть металічне залізо (Pereira, 2011). Інші бактерії такого типу використовують як акцептор сульфат-іон. У результаті їхнього метаболізму утворюються сульфіди або сірководень.

Такі бактерії в певні періоди еволюції екосистем відігравали ключову роль в кругообігу речовини та енергії. Найдавніші сульфатредуктори (сульфат відновлювальні бактерії) існували вже 3,5 мільярди років тому. Вони домінували в анаеробному середовищі океанів перед великим вимиранням на межі між пермським та тріасовим періодом (250 млн. років тому). Ці організми вважаються відповідальними за пермські відкладання сірководню в гірських породах.

У сучасних екосистемах такі організми відіграють важливу і часто ключову роль. Вони населяють переважно екосистеми дна морів. В прісних водоймах їхню екологічну роль виконують метаногенні бактерії. Для свого існування потребують великої кількості органічних речовин, тому їх можна зустріти за межами водойм в скупченнях органічних відходів. В цих екосистемах вони утворюють специфічні мікробоценози\*. Більшість сучасного сірководню утворюється саме ними. Вони є ключовою ланкою в кругообігу сульфур у біосфері. Також вони, після Кисневої катастрофи, є основними постачальниками сульфідів для аноксигенного фотосинтезу. Ми стикаємось із їхньою присутністю, коли ми відчуваємо специфічний запах та темний колір донних відкладень, солончаків та лікувальних грязей. В своїх екосистемах вони є конкурентами із метагеновими бактеріями за водень та інші донори електронів. На відміну своїх конкурентів вони здатні рости при низьких концентраціях водню, через більш енергетично вигідні обмінні реакції. В таких умовах вони здатні витіснити метаногенні бактерії і ставати домінантами, а також освоювати більшу різноманітність субстратів.

Екосистеми, в яких основними продуцентами є сульфатвідновлювані бактерії, мають ряд відмінностей функціонування. Наприклад, існує пряма залежність термодинамічного балансу угруповань від потоку водню. Також, існують взаємозалежні відносини із іншими групами бактерій. Наприклад, вони здатні використовувати лактати, що синтезуються молочнокислими бактеріями. Це призводить до сповільнення закислення середовища, якому сприймають останні.

Енергетичні вигоди, які отримують такі угруповання від використання метану, водню, лактату, ацетату та жирних кислот, мають зворотний бік – збільшення концентрації сірководню. Кожна група організмів має свої пороги толерантності до її величини. За винятком угруповань тіофільних мікроорганізмів, інші не здатні тут існувати. Таким чином, це посилює конкурентну здатність екосистем в цих умовах хоча і вносить обмеження щодо динамічних процесів (мікробних сукцесій). Ще одним фактором взаємодії із іншими організмами своєї екосистеми є здатність синтезувати метанол, який для них є нейтральною речовиною, але приваблює деяких метаногенів. Також, це створює проблему, коли ми намагаємось використовувати ці угруповання для утилізації органічних відходів. З одного боку, ми не можемо забезпечити повноцінний розклад органіки через витіснення інших редуцентів. З іншого боку, ми отримуємо в процесі утилізації токсичну речовину із неприємним запахом – сірководень.

Для формування угруповань сульфатвідновлюваних бактерій важливими є цілий ряд біотичних та абіотичних факторів із показниками певної величини. Наприклад, сильним

лімітуючим фактором є міграція сульфатів із зовні. Це може відбуватися за рахунок окислення іншими членами екосистеми сірководню аеробно або анаеробно фототрофними бактеріями. Разом із тим, що в окремих екосистемах ці угруповання відіграють роль ключової ланки автотрофного блоку в інших вони можуть стати шкідливим фактором. Наприклад, вони можуть стати однією із причин масового вимирання риби та інших гідробіонтів через підвищення концентрації сірководню

У індустріальних екосистемах такі бактерії часом призводять до серйозних проблем. Вони оселяються в системах транспортування нафти і викликають корозію труб та інших елементів конструкції. Ще у 1956 році в США збитки від них складали біля 600 млн. доларів, в Великобританії – 20 млн. фунтів стерлінга а в Японії біля 0,2 млн. доларів (Егоров, 1989).

Від цих організмів страждають не лише виробы із феруму, який є важливими елементом їхнього метаболізму. Відмічається руйнування алюмінієвих та бетонних конструкцій. При цьому, виробы зроблені із стикію, цинку і свинцю не страждають. Такі особливості ще більше ускладнюють масове використання цих організмів для утилізації органічних відходів.

За особливостями руйнування сплавів феруму цей процес є катодною деполіаризацією. Повільна корозія заліза в кислому середовищі призводить до утворення плівки молекулярного водню, який приваблює таких і подібних бактерій як донор електронів. Вони використовують ферменти гідрогенази і використовують цей водень, позбавляючи металічні конструкції захисної протикорозійної плівки. При цьому, атоми феруму вступають в реакцію із сульфідами та гідроксидами або взагалі транспортуються всередину бактеріальної клітини для її потреб. Крім нафтопроводів описані випадки бактеріальної корозії водопроводу. Тут вони діють в «співпраці» із залізобактеріями. А, об'єднуючи зусилля із деякими грибами та бактеріями роду *Pseudomonas*, прискорюють корозію алюмінієвих конструкцій. Крім того, через здатність до окислення метану в присутності сульфату, можуть створювати проблеми під час видобутку та транспортуванні природного газу чи його отриманні при утилізації органічних відходів.

Спрощена математична модель умови присутності в екосистемі хемотрофних продуцентів має такий вигляд:

$$I_{pc} < I_{max} \quad (2.4)$$

де  $I$  – ступінь окислення атомів в сполуках, що використовуються хемотрофами.

Як це демонструвалося вище, існує багато різних другорядних факторів, які впливатимуть не лише на кількісні показники хемосинтезу, а й на можливість його існування. Побудова специфічних технотопів (індустріальних екосистем), розширює ареал поширення таких екосистем. Вони все частіше формуються за межами морського дна, перебираючись в об'єкти нафто-газової промисловості та звалища відходів. Незважаючи на велику кількість проблем із угрупованнями сульфатредуючих бактерій, вони залишаються перспективними організмами для нових технологій утилізації та переробки органічних відходів (Бурлака та ін., 2007)

Перший закон термодинаміки певною мірою визначав напрямок еволюції екосистем. Популярним є твердження В.І. Вернадського про те, що кількість живої речовини в біосфері була незмінною із початку архейської\* ери. Він вважав, що здатність до розмноження в геометричній прогресії та уміння адаптуватися до умов середовища, призвело до швидкого заселення усїєї планети. Це твердження викликає ряд заперечень. Вони помітні навіть у самого В.І. Вернадського.

Він писав: «Таким чином кількість живої речовини, більш за все є планетарною константою з часів архейської епохи, тобто на протяжності усього геологічного часу (Вернадский, 1983. С. 220). Він аргументував це сталістю хімічного складу живої речовини. Тобто, якщо об'єм доступних для кругообігу елементів в архейську еру і тепер, то і об'єм живої речовини буде таким само. Разом із тим він пише: «Область життя, більш за все розширюється в геологічну епоху» (Вернадский, 1967. С. 245) та «Життя поступово, повільно пристосовувалося і захопило біосферу та це захоплення не закінчилося. (Вернадский, 1967. С. 297)



В попередньому твердженні В.І Вернадського не враховано кілька важливих моментів. Насамперед, мова іде про подібність хімічного складу. До палеоархею\* (3,6 млрд. років тому) домінували хемотрофні організми. Їхня активність впливала на кругообіг речовин не так як в сучасній біосфері. Крім того, вони були залежні від джерел енергії (необхідних хімічних речовин), які не прив'язували їх до поверхні. Поява перших фотосинтезуючих організмів поміняла ситуацію. Хімічний склад біосфери почав активно мінятися. Більшість хемотрофів була витіснена, а біота концентрувалася в плівках життя. Це трапилося вже в іншу еру, протерозойську\* (2,5 млрд. років тому). Тобто, вже в сусідніх геологічних епохах кількість живої речовини сильно відрізнялася через різні об'єми, які займають домінуючі продуценти, найбільш масивна частина екосистеми.

Говорячи про плівку життя, ми повинні розуміти, що тривалий час суходіл не був заселений живими організмами. Отже, її площа була набагато меншою до силурійського періоду (443 млн. років тому) поки перші рослини не заповнили суходіл. На жаль, Вернадський опирався на помилкові (на три порядки) дані про біомасу океану та суходолу, тому ця біомаса не була ним врахована. І тут виникає ще один фактор – товщина плівки життя. Адже, для того щоб фотосинтезувати в водоймах на різній глибині, потрібно мати різні типи фотосинтезу із різними наборами пігментів. Щоб це було можливо потрібно було пройти певний еволюційний розвиток. Так бурі водорості могли жити на глибині до 100 м, червоні до 200 метрів, а зелені лише до 30 м. Перші червоні водорості з'явилися лише в каліміїському періоді протерозойської ери (1,6 млрд. років тому). Отже океанічна плівка життя на основі фотосинтезу до цього часу була набагато тонша – майже у 7 раз. Те саме було на суходолі. Зарості риніофітів, які домінували в силурійський\* період були висотою були висотою 0,2-0,4 м. (лише окремі особини досягали 1 метра). У такому випадку їхня гіпотетична фітомаса не перевищувала 4-5 т/га. Лише в девонському періоді (419 млн. років до нашої ери) з появою плаунів, хвощів і папоротей наземні екосистеми піднялися вертикально до 20 метрів. Це дозволило їм збільшити наземну фітомасу до 100-150 т/га. І лише, коли в результаті еволюції з'явилися механічні тканини, які дозволили формувати біоморфи типу дерев фітомаса екосистем змогла сягати 500-700 т/га. Це стало можливо лише із середнього девону (398-385 млн. років до нашої ери). Таким чином, без еволюції можливостей формувати сучасну вертикальну структуру екосистем, неможливо було в ранні геологічні епохи набувати сучасних значень кількості живої речовини. Це без врахування коливань кліматичних умов та великих геологічних катастроф, що міняли горизонтальну мозаїку та співвідношення площі різних за продуктивністю екосистем.

На основі цих аргументів ми можемо стверджувати, що співвідношення між енергією доступною для продуцентів та енергією, яка приходила в екосистему мінялося протягом еволюції біосфери. Оскільки, на побудову вертикальної структури екосистеми потрібна була певна кількість постійно присутньої фітомаси, то мінялося і співвідношення між енергією зосередженою в первинній продукції і тією, яку екосистеми законсервовують на певний час. Мінялося співвідношення і між променевою та хімічною енергією доступною продуцентам. Математична модель цього співвідношення має такий вигляд:

$$E_p = E_{pc} + E_{pp}$$

$$\frac{E_{pp1}}{E_{pc1}} < \frac{E_{pp2}}{E_{pc2}} < \frac{E_{pp3}}{E_{pc3}}$$

де  $E_{pp}$  – променева енергія доступна продуцентам;  $E_{pc}$  – енергія хімічних сполук доступна продуцентам; 1 – час до появи фотосинтезу; 2 – час між появою фотосинтезу і кисневою катастрофою; 3 – час після кисневої катастрофи.

Таж можемо змодельювати процеси, які відбувалися із еволюцією джерел енергії та коефіцієнтом корисної дії їхнього засвоєння:

$$B_{e1} < B_{e2} < B_{e3} \quad (2.2)$$

де  $V_e$  – різноманітність типів джерел енергії

Зміни простору із доступною для продуцентів енергією в процесі еволюції відбувалися таким чином:

$$S_{e1} < S_{e2} < S_{e3} \quad (2.3)$$

де  $S_e$  – простір із доступом до енергії придатної для трансформації продуцентами.

На загал, це призвело до еволюції кількості енергії, якою могла оперувати глобальна екосистема біосфера або найбільш продуктивні її конкретні екосистеми. Математична модель цієї залежності має такий вигляд:

$$E_{p1} < E_{p2} < E_{p3} \quad (2.4)$$

## 3.2. Поняття про трофічні мережі

Трофічний (харчовий) ланцюг – це система, в межах якої між ценопопуляціями відбувається перехід енергії у вигляді біомаси. Починається він із автотрофів (продуцентів) які перетворюють різні види абіотичної енергії на хімічну біогенного походження. Згідно із законами термодинаміки більшість енергії витрачається і розсіюється, виходячи за межі біотопу. Відмічається, що кількість розсіяної енергії залежить від довжини трофічного ланцюга. Чим він коротший, тим більше енергії доступне для кожної його ланки. В екосистемах ми можемо об'єднати групи організмів за подібністю їхнього положення в трофічних ланцюгах

Спрощена схема, з якою знайомлять нас в школі, відсутня в реальних екосистемах. Ланцюги рослини→травоїдні→хижаки→мікроорганізми-редуценти не відображають усієї повноти картини міграції біомаси ланцюгами живлення (табл. 1). По перше, консументами першого, як і будь якого іншого порядку, є паразитичні організми. Сюди входять організми, що належать до різних царств. Це протисти\*, хромисти\*, рослини\*, тварини\*, гриби\*, бактерії\* та археї\*. Незважаючи на те, що серед архей є паразити для яких живителями є лише інші археї, їх також потрібно відносити до консументів I порядку. Мова іде про відкритих у 2002 році *Nanoarchaeota*. На сьогодні відомо лише два види цього типу *Nanoarchaeum equitans* та *Nanobesidians stetteri*. (Munson-McGee, 2015). Те, що вони можуть розвиватися лише в угрупованнях спільно із хемотрофними археями роду *Ignicoccus*, певний час сприймали за симбіоз. Однак, на сьогодні вважають ці відносини паразитичними.

Виникає запитання чи є логічним і семантично вірним називати організми, які споживають таких консументів, хижаками. За класичним визначенням хижацтво – це використання в їжу інших тварин. Однак, паразитичні рослини, гриби та мікроорганізми такими не є.

Ще одним проблемним питанням є завершення трофічного ланцюга редуцентами. Відомо, що ці ж редуценти згодом поїдаються іншими організмами, які є консументами. Це створює в кінці кожного трофічного ланцюга певну петлю. Можливо проблема в самому визначенні поняття редуцентів. Ми до них відносимо детритофагів, сапрофагів, копрофагів. З одного боку, виніс речовини за межі біотопу відбувається на усіх рівнях усіма організмами. З другого боку редуценти поїдаються консументами першого порядку, запускаючи нові ланцюги. У зв'язку із цим Ю.Одум виділяє два типи ланцюгів – пасовищний та детритний (Одум, 1986. С. 142).



Таблиця. 1. Розділення популяцій на групи відповідних ланок і рівнів трофічних ланцюгів.

Ланка трофічного ланцюга	Продуценти	Консументи I порядку	Консументи II порядку	Консументи N-го порядку	Редуценти
Характеристика ланки трофічного ланцюга	Автотрофи, які перетворюють енергію електромагнітного випромінювання або хімічних сполук на біомасу	Травоїдні тварини та різноманітні паразитичні організми, які отримують енергію від продуцентів.	Хижаки та пожирачі детритофагів, які живляться консументами I порядку.	Хижаки в раціон яких входять інші хижаки.	Організми, які перетворюють біомасу в мінеральні речовини.
Приклади	<i>Betula pendula</i> , <i>Nostoc commune</i> , <i>Agrobacterium tumefaciens</i>	<i>Lepus europaeus</i> , <i>Nanoarchaeum equitans</i> , <i>Erysiphe cichoracearum</i> , <i>Lathraea squamaria</i> , <i>Phytophthora infestans</i> , <i>Streptomyces scabies</i> , <i>Pythium debaryanum</i>	<i>Vulpes lagopus</i> , <i>Drosera rotundifolia</i> L., <i>Daphnia atkinsoni</i> .	<i>Canis lupus</i>	<i>Aspergillus niger</i> , <i>Nicrophorus antennatus</i> , <i>Athyreus acuticornis</i>

На цьому схожість із ланцюгом системи передачі енергії закінчується. Проблема не лише в тому, що «детритний» тип перетворює лінійну модель на серію петель за участі редуцентів та консументів першого порядку. Більшість видів мають більш гнучку стратегію живлення. Деякі рослини здатні бути консументами різних порядків. Наприклад, комар роду *Anopheles* може бути консументом 2, 3 і вищих порядків. Водночас *Drosera*, яка спіймала його могла б бути консументом на один порядок вище, незважаючи на свою здатність для фотосинтезу та належність до рослин. Насправді комахоїдних рослин цікавить не стільки вуглеводні, як джерело енергії, скільки мінеральні речовини із тіла комахи. Тож їх не можна назвати консументами в прямому сенсі слова. Разом із тим, багато хижаків включають в свій раціон рослинну їжу. Крім того, видів пристосованих до споживання лише одного якогось іншого виду дуже мало. Більшість віддають перевагу високому видовому різноманіттю раціону, що підвищує їхні шанси на виживання. Отже, ми маємо в реальних екосистемах не трофічні ланцюги, а трофічні мережі (рис. 9)

### 3.3. Моделі руху речовини та енергії в екосистемах

Рух енергії через екосистему дозволяє нам розділяти її популяції на групи за участю в ньому. Це дозволяє краще розуміти їхню роль в екосистемах та особливості еволюційних пристосувань. З іншого боку, визначення місця виду в трофічній мережі, дозволяє перейти до визначення кількісних показників. Багато видатних екологів другої половини ХХ століття стверджували, що енергія екосистем – це екологічна валюта. Таке справедливе твердження визначає важливість визначення кількісних показників енергії в процесі або при плануванні охорони і експлуатації екосистем.

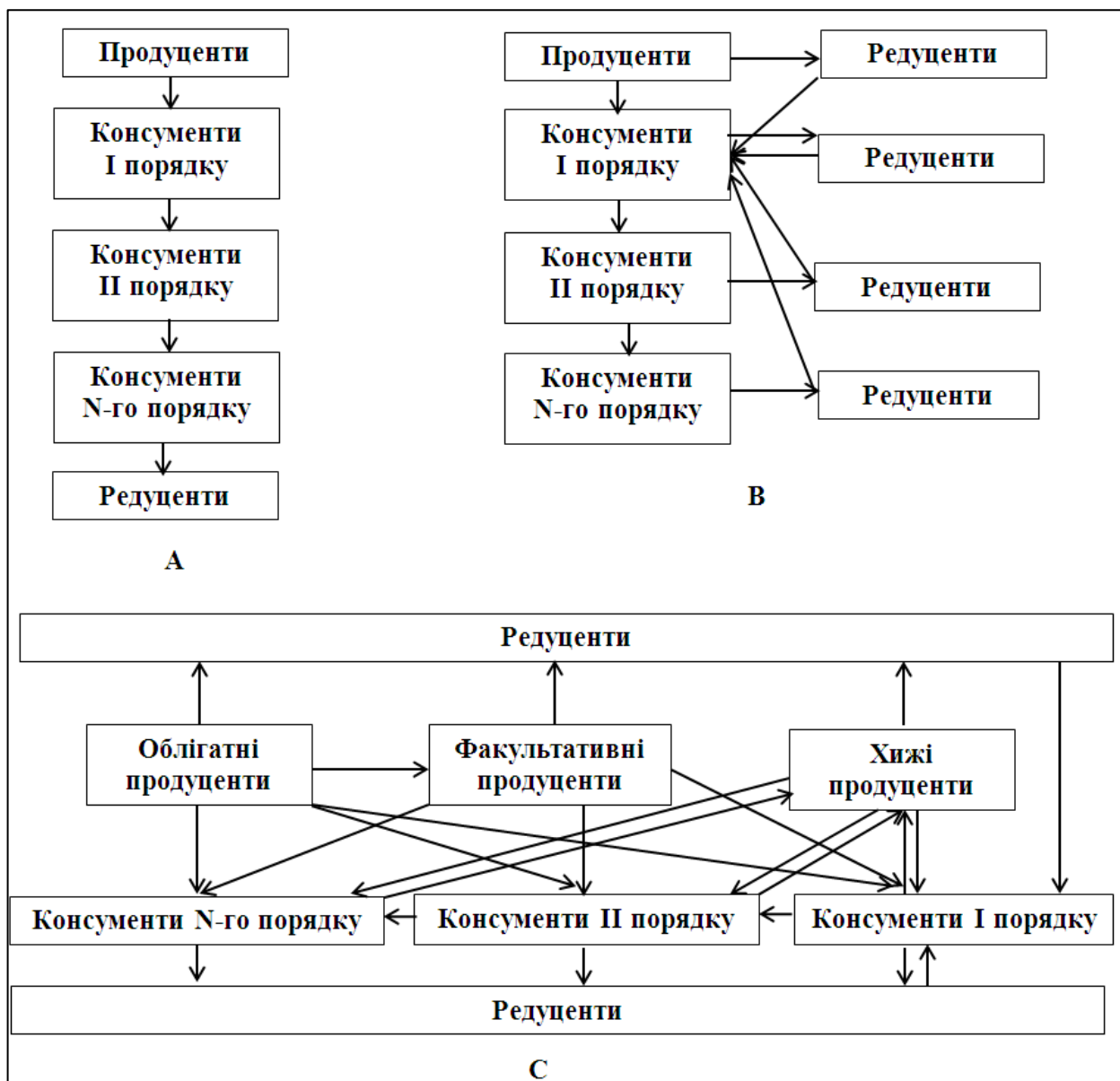


Рис. 9. Три моделі трофічних зв'язків різної складності. А – популярна спрощена модель трофічного ланцюга. В – модель за участі двох типів трофічних ланцюгів: «пасовищного» і «детритного», С – трофічна мережа із врахуванням більшості ймовірних потоків енергії між елементами екосистеми.

**3.3.1. Закон Ліндемана.** Одним із перших встановив закономірність переходу енергії між окремими ланками трофічної мережі Раймонд Ліндемман. Цей англійський мікробіолог в 1942 році стверджував, що перехід енергії на вищий трофічний рівень призводить до її втрати в середньому 10%. Ця ідея виникла в багатьох дослідників цієї епохи. Весь час виникають суперечки про, те хто був першовідкривачем закону переходу енергії між рівнями. Відомо, що таке правило ще в 1931 році сформулював радянський еколог і орнітолог, професор Харківського університету В.В. Стачинський. Однак, доля талановитого дослідника та природоохоронця склалася трагічно. Виступи на захист природоохоронних об'єктів, зокрема заповідної Асканії Нової, привернули увагу радянських каральних органів. Була відкрита справа про контрреволюційну асканійську організацію, на чолі якої нібито був В.В. Стачинський разом із професорами А.С. Серебровським та М.М. Завадовським. Під тортурами вони зізналися в змові і були засуджені на п'ять років виправних робіт. Через чотири роки після звільнення (1940) справа була поновлена. Володимир Володимирович був знову заарештований і помер 29 березня 1942 в Вологодській тюрмі.

У своєму зізнанні, вибитому сталінським катами В.В. Стачинський писав: «Поставлені ж мною теоретичні проблеми екології та біоценології були абсолютно відірвані від господарських

вимог.» (Архів СБУ). Насправді, його відкриття були надзвичайно важливими для господарської діяльності, але комуністичних ідеологів та їхніх посіпак це не цікавило.

Дехто із екологів, які розглядали історію своєї рідної науки вважали відкривачем цього закону Л.Б. Слободкіна (McIntosh, 1985; Маргалеф, 1992; Slobodkin, 1962). Однак, американський еколог Лоуренс Слободкін народився за три роки до формулювання цього закону В.В. Стачинським в кількох своїх публікаціях.

Сам Раймонд Ліндеман відкрити ним закономірність не вважав законом. Більш того, нам цей закон відомий також під назвою «правило 10%». Р.Ліндеман вказував на діапазон 0,1%-37,5% втрат при переході із рівня на рівень. 10% це усереднене значення для більшості екосистем, зокрема для агроекосистем пасовищного типу. Ю.Одум, приділяючи заслужено багато уваги обігу енергії в екосистемах, не згадував цього вченого, хоч і вніс його роботу в список літератури. Він багато цитує В.Одума, Г.Одума, Сіднея Хольта та Чарлі Елтона, демонструючи різні варіанти показників ефективності. У той же час, він сам часто згадує усереднене значення «10%» або «зниження на один порядок» (Одум, 1986, с. 143).

Для найпростішої лінійної моделі трофічного ланцюга із використанням узагальнення Р.Ліндемана ми отримуємо таку закономірність:

$$E_p = 10nE_{k_n} = 10(m + 1)E_r$$

де  $E_p$  – енергія групи продуцентів,  $n$  – рівень консументів,  $E_{k_n}$  – енергія консументів  $n$ -ного рівня,  $m$  – число рівнів консументів,  $E_r$  – енергія редуцентів.

Якщо ми розглядаємо складніші моделі трофічних зв'язків, то кожен перехід ми маємо оцінювати як фрагмент лінійної схеми. Складніше із розгалуженнями трофічних мереж. В такому випадку ми мусимо експериментальним шляхом встановлювати коефіцієнти переходу енергії із рівня на рівень.

Поява лінійної моделі в поєднанні із кратним зниженням енергії призвів до формулювання закону односпрямованості потоку енергії. Насправді, цей закон не можна трактувати в абсолютному розумінні. Звичайно, через детритні ланцюги і хижих рослин рухається в зворотному напрямі незначна кількість енергії – 0,25%. Така величина не говорить про кругообіг енергії. Однак, в екологічному аналізі потрібно уникати лінійності і поверхневості мислення. А ще необхідно завжди остерігатися прямого трактування метафор. На мою думку із цим законом відбувається саме така історія. Г. Одум говорить, що цей закон обмежує прямі аналогії із «екологічною валютою». Адже, реальна валюта рухається постійно від споживача до виробника. Якщо простежити рух окремих квантів енергії через екосистему, то ми помітимо, що вони рано чи пізно зникають в трофічних ланцюгах. Окрема гривня чи долар можуть існувати доти, доки ними користується певна спільнота. Тоді, коли конкретні кванти енергії зникають, їхні потоки продовжують існувати. Тобто, цей закон описує не усі потоки енергії в екосистемах, а лише основну їхню частину. Більш важливою є закономірність, яка описує існування окремих квантів енергії отриманих біотою. Ми можемо говорити, що ймовірність існування окремих квантів енергії доступних для біоти знижується під час руху трофічними ланцюгами незалежно від їхнього напрямку. Так мухоловка строката (*Ficedula hypoleuca*) і росичка круглолиста (*Drosera rotundifolia* L) отримують від звичайного комара (*Culex pipiens*) лише певний відсоток квантів, які він має від крові своїх жертв. При цьому, остання, отримує лише економію енергії на видобування мінеральних речовин в своєму оліготрофному екоотопі.

**3.3.2. Піраміди енергії.** Класичне трактування закону односпрямованості енергії призвело до побудови кількох просторових моделей – екологічних пірамід. Серед них найбільш популярними є три: піраміда біомас, енергій та чисел. Ці моделі придатні для загальної характеристики екосистем, але створюють проблеми під час роботи із конкретними екосистемами і навіть окремими їхніми типами.

Юджин Одум, за особливості енергозабезпечення, поділив усі екосистеми світу на кілька груп. Уже із аналізу закону односпрямованості енергії ми розуміємо що екосистема є не просто

відкритою системою. Її біота отримує енергію із зовнішніх джерел. Існування замкнених енергетичних циклів рано чи пізно призводить до виснаження ресурсів і загибелі. Це може бути одним із додаткових пояснень парадоксу Фермі\* (Великого мовчання). Якими б не великими були хімічні джерела енергії але вони все рівно обмежені. Без переходу до більш довговічної електромагнітної енергії зірок вони не лише вичерпують необхідні ресурси, зводячи їх до кількох обмежених місць пов'язаних із діяльністю надр, а й забруднюють середовище своїми відходами. Можна припустити, на основі спостереження за ізольованими або напівізольованими екосистемами, що вони здатні подібно до фототрофів спричинити аналог Кисневої катастрофи. Це може бути перенасичення окисленими формами різноманітних елементів. Вони спочатку об'єднуюватимуться із більш активними металами в солі. Нерозчинні солі осідатимуть на дно морів та океанів, а розчинні залишатимуться в ньому підвищуючи засоленість. З часом, коли можливості нейтралізувати утворені катіони гідрогену та кисневмісні аніони знизяться, почне зростати кислотність. Таким чином внутрішні джерела енергії рано чи пізно вичерпуються і на планетах, де не виникла біота, що користується позапланетною енергією, життя припиняє своє існування або сповільнює хід еволюції. На таких планетах будуть лише окремі локальні плямки найпростішого життя, навколо джерел живлення або в найменш «забруднених» місцях, замість багатокілометрової плівки життя, що її повністю охоплює.

Таким чином, ми матимемо на рівні продуцентів найбільшу кількість енергії, а на кожному наступному рівні їхня кількість зменшуватиметься. Згідно із лінійною моделлю, просторово це нагадуватиме піраміду.

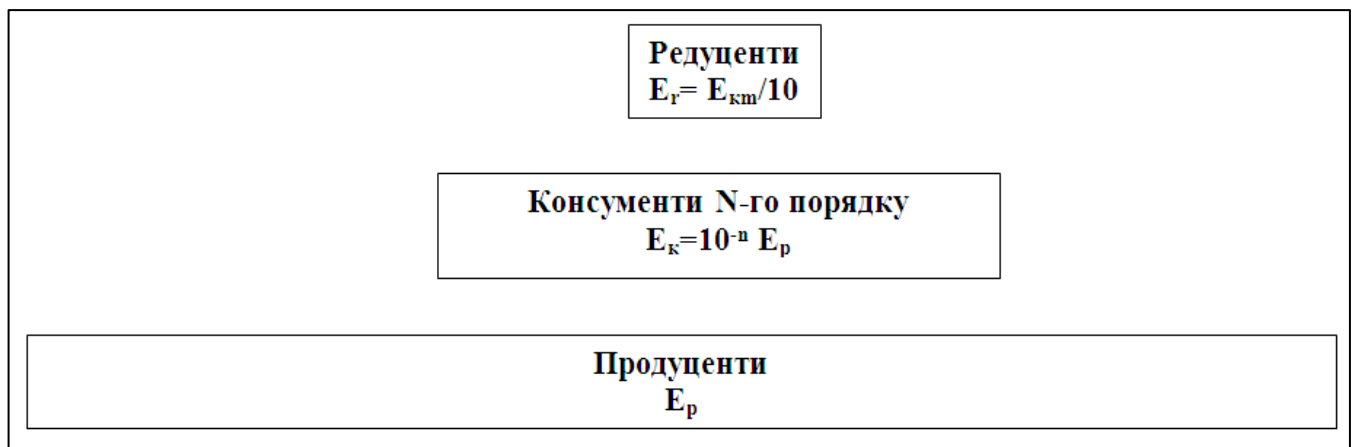


Рис. 10 Піраміда енергій. Умовні позначення:  $E_p$  – енергія продуцентів,  $E_k$  – енергія консументів,  $n$  – номер порядку консументів,  $E_r$  – енергія редуцентів,  $m$  – число рівнів консументів.

**3.3.3. Піраміди біомаси.** Оскільки, енергія зафіксована продуцентами рухається в екосистемах у вигляді хімічних сполук, які формують біомасу, то важливою ознакою є її зміни на різних рівнях трофічної мережі.

Піраміда біомас має більш важливе практичне значення ніж піраміда енергій. Справа в тому, що енергетичні перерахунки становлять технічно важку та ресурсозатратну задачу. Біомаса набагато доступніша для вимірювання. Це дозволяє створювати придатні для теоретичних і практичних моделі екосистем.

Піраміда чисел характерна лише для окремих випадків передачі енергії. Якщо ми маємо багато дрібних консументів першого порядку, то крупних консументів другого порядку має бути чисельно менше. Але це не завжди так. Хижак не обов'язково має бути крупнішим за травоядного, на якого полює. А якщо додати полювання зграєю, то його розміри можуть бути ще меншими. Оскільки не обов'язковим є пропорційне збільшення або рівність ваги тіла окремої особини, то і кількість коливатиметься більш довільно. Звичайно десятикратна різниця буде проявлятися в багатьох екосистемах, але не буде аж на стільки значною. Наприклад в південноамериканських

річках проживає хижа риба *Pygocentrus nattereri*. Вага однієї особини не перевищує 1,5 кг, однак її жертвами стають крупні водоплавні тварини або ті, які випадково чи з наміром заходять у воду. Незважаючи на те, що в цьому ланцюгу ми спостерігаємо пірамідоподібне зниження маси та енергії, щодо кількості на цьому рівні така модель не формується. Узагальнюючи дискусію про піраміду чисел, маємо визнати, що в багатьох випадках вона буде справедливою моделлю зміни чисельності на рівнях живлення але це співвідношення не відповідатиме закономірностям, які спостерігаються у випадках із пірамідами енергії та біомаси.

## Модуль 2. Динаміка екосистем

Динаміка систем виявляється в зміні якісних характеристик її елементів чи підсистем, появі нових або зміні якості і кількості зв'язків між ними, чи кількісного співвідношення між різними елементами, підсистемами та зв'язками. В широкому сенсі слова ми можемо вважати динамікою екосистем будь-які зміни в їхній структурі, що відбуваються в будь-який проміжок часу, за умови існування цієї екосистеми.

### 4. Основні види динаміки екосистем.

Для зручності вивчення ми розділяємо динаміку екосистем на певні групи за найважливішими для наших практичних і теоретичних цілей ознаками. Цей процес проходить через моделювання динаміки екосистем, тобто ми спрощуємо картину усієї множини перетворень та беремо до уваги лише ті, які виходять за межі статистичної похибки і ймовірно виникають не із випадкових причин.

Усі процеси, які відбуваються в екосистемах пов'язані із зовнішніми впливами або внутрішньою самоорганізацією. Оскільки наша біосфера є невід'ємною частиною космосу, в якому відбуваються циклічні явища, то ми маємо відокремлювати поступові та циклічні різновиди динаміки екосистем. При цьому, ті явища, які часто повторюються і супроводжуються відхиленнями від певного стану із подальшим поверненням до нього, не можуть відноситися до циклічних. Циклічні зміни є адаптацією до певних повторюваних космічних явищ (день-ніч, сезони, обертання супутників) або до періодів розвитку окремих організмів, які є важливими або ключовими елементами екосистем. Решта змін навіть у зв'язку із їхнім повторюваним характером ми вважаємо поступовими.

#### 4.1. Біоритми екосистем.

Циклічні зміни в екосистемах пов'язані із адаптацією до космічних циклів. Оскільки, екосистема діє як єдине ціле, адаптація окремих груп видів до зовнішніх змін призводить до синхронізації екосистеми в цілому. Кожна популяція має свої біоритми\*, як спосіб пристосування до циклічно мінливого середовища. Автоматизм реакції на природні цикли є значно енергоефективнішим, а після синхронізації із іншими популяціями він дає ще більші переваги.

Більшість біоритмів пов'язана із космічними циклами. Це формується обертанням планети навколо своєї осі і кутом нахилу до площини екліптики\*, наявністю супутників, обертанням навколо зірок, інколи прямими чи опосередкованими впливами інших планет (частіше планет гігантів). У зв'язку із цим ми виділяємо добові, селенічні, річні та багаторічні типи біоритмів.

Для планет, що мають супутники та обертаються навколо своєї осі ми виділяємо два типи добових ритмів – сонячно добовий та місячно добовий. Перший визначається обертанням планети навколо своєї осі. У випадку землі це може бути зоряна доба\* (обертання навколо осі із орієнтуванням на сходження зірки) або сонячна доба\* (обертання навколо осі із орієнтуванням на сходження Сонця). В першому випадку ми маємо тривалість 23 год. 56 хв. 4 с., а другому 24 год. 00 хв. 30,4 с. (грудень) 23 год. 59 хв. 39,5 с. (вересень). Ці відмінності досить незначні тож в більшості випадків ми не помічаємо біоритмів на рівні популяції синхронізованих під зоряну або сонячну доби. Ці розбіжності знаходяться в межах статистичної похибки, тож висновки на основі середніх даних є некоректними.

Циркадний або добовий ритм пов'язаний із зміною дня і ночі. Під час цього переходу відбуваються зміни освітленості, в тому числі спектру необхідного для фотосинтезу, температури, вологості повітря, тощо. Це обмежує припиняє світлову фазу фотосинтезу у рослин та активність тварин, які орієнтуються у просторі переважно опираючись на зоровий аналізатор. Далі немов хвилі на воді розходяться опосередковані реакції. Комахи запилювачі, які пішли шляхом нічного способу життя, уникаючи швидких і численних хижаків або своїх конкурентів, відвідують квіти



помітні при мінімальному нічному освітленні. Адже, нічна темрява не буває абсолютною. Коли в яскравий сонячний день яскравість освітлення сягає від ста тисяч люкс ( на відкритій місцевості) до 10-25 тисяч лк. в затінку, в похмурий день 100 лк., під повним місяцем до 1 лк., а під зоряним безмісячним небом 0,002 лк. Квіти не лише прагнуть привабити запилювачів, вони також хочуть підвищити ймовірність того, що цей пилок перенесеться на представників свого виду. Для цього вони використовують різноманітні пристосування. Частіше за все це пов'язано із будовою квітки, яка не дозволяє окремим представникам добратися до пилку і нектару. Чудовою ілюстрацією є історія із Чарльзом Дарвіном. У своїй книзі «Fertilisation of Orchids» 1962 року він вказав, що для запилення Мадагаскарської орхідеї *Angraecum sesquipedale* необхідна комаха, ймовірно бражник, із хоботком більшим за 30 см. Таке передбачення науковий світ сприймав скептично, аж поки у 1903 році Волтер Ротшильд і Карл Йордан не знайшли *Xanthopan morgani*.

Крім анатомічних пристосувань до запилення, квіти мають особливі реакції на освітлення або на періодичні зміни дня і ночі. Вони можуть закриватися і відкриватися, як це робить *Taraxacum officinale* або виділяти сильний аромат, як це роблять представники роду *Matthiola*.

Серія взаємних пристосувань призводить до того, що в цей ритм стає важливим для більшості організмів екосистеми. Тварини також спеціалізуються на денному, нічному або сутінковому способу життя. Цікавими і важливими є експерименти пов'язані із дослідженнями механізмів добових ритмів. Це має не лише загальне теоретичне значення, а й практичне використання. За рахунок штучного освітлення та способу життя в технотопах людина входить в конфлікт із закладеними в неї природними біоритмам. Слід додати, що людина ще кілька десятків тисяч років жила виключно в тропічних та екваторіальних умовах. За цей короткий час вона розселилася далеко на північ, де відбуваються серйозні зміни між тривалістю дня і ночі в різну пору року. Це все разом є стресовим фактором, який може впливати на здоров'я та працездатність людини. Експерименти над тваринами показують на елементи генетичних механізмів в формуванні біоритмів. Наприклад, Рональд Конопка і Сеймур Бензер (Каліфорнійський технологічний інститут) виділили чотири генетичні лінії *Drosophila*. Ті, що жили в лабораторіях відрізнялися від диких форм плодової мушки. Мутації стосувалися локусу «*per*». У диких форм добовий ритм становив 24 години. В лабораторних 19, 29 або був відсутній загалом. Проводилися також експерименти із формуванням біоритмів у мушок вирощених в темряві за допомогою спалахів світла тривалістю 0,5 с.

У тварин, в тому числі і людини є специфічні нейрогуморальні центри, які керують адаптацією до добових ритмів. Було проведено експерименти із участю людей, в яких група піддослідних ізолювалася від коливання світлових подразників. Незважаючи на це, вони вкладалися спати та прокидалися приблизно в один і той же час. Їхній циркадний ритм тривалий час залишався 24 години. Згодом він почав зростати і досягнув позначки 36 годин. Після відновлення присутності світлових сигналів він знову повертався до попередніх показників.

Розтягнення циркадного ритму утворюється складною взаємодією із світловими подразниками. Воно обумовлене складною нейрогуморальною регуляцією добового ритму. Рецептори, які реагують на певні довжини світла посилають сигнали в супрахіазматичне ядро. Це в свою чергу стимулює вироблення специфічних гормонів. Насамперед, мова іде про виділення шишкоподібною залозою мелатоніну (N-ацетил-5-метоксітриптаміну). Кількість цієї речовини знижується з віком, що пояснює проблеми неспання у старих людей. Водночас, це ядро регулює температуру тіла, тиск, вироблення сечі, тощо. Ці процеси міняють свою активність під час сну. Також, запускаються процеси регулювання ритмічності подачі інших гормонів. Наприклад, знижується вироблення під час сну вазопресину, який регулює активність вироблення сечі. Порушення такого ритму, яке частіше трапляється в дітей, веде до енурезу (нічного нетримання сечі). Пошкодження або дефекти нейронів супрахіазматичного ядра призводять до ряду небезпечних захворювань. Серед них смертельне спадкове безсоння або деяких аналогічних симптомів хвороби Кройцфельда-Якоба. Це пріонові хвороби\*. Їх частіше викликають специфічні білки, які проникають в організм зовні і активізують ген PrNP, що запускає синтез аналогічних білків. Дія нагадує вірусну атаку та є певною мірою специфічною інфекцією. Також, пріонові хвороби можуть виникати ендогенно, через мутацію цього гену. Збудник поступово

накопичується в організмі (від кількох місяців до кількох десятиліть) і призводить до масової загибелі клітин. Тоді, коли більшість тканин організму можуть продовжувати виконувати свої функції тривалий час після ушкодження, нервова система вражається найбільш сильно. Оскільки, нервова тканина погано регенерує і функції кожної групи нейронів є неповторними, то таке враження (відоме під назвою губчастої енцефалопатії) призводить до серйозних порушень роботи нервової системи і смерті після враження життєво-важливих центрів.

Важливою екологічною ілюстрацією пріонних хвороб є хвороба куру. Вона зустрічається в центральних високогірних (1500-2000) районах Нової Гвінеї переважно серед представників племені форє. Перший контакт із європейцями тут відбувся лише 1932 року, а перша місія з'явилася в 1949. Перше повідомлення прийшло від патрульного Джона Макартура в грудні 1953. Він описав хвору дівчинку із специфічними неврологічними симптомами, які місцеві жителі пояснювали чаклунством. Під час своєї роботи Дж. Макартур спостерігав багато випадків із подібними симптомами. Він розповів про свої спостереження санітарному лікарю Вінсенту Зигасу, який в 1956 році зібрав і узагальнив матеріали про 26 випадків хвороби. Спочатку (1957) разом із американським вірусологом Данієлом Гайдусеком доводять, що це якась самостійна але досить незвична інфекція. Було підтверджено, що хвороба пов'язана із ритуальним канібалізмом. При цьому, на нього хворіють переважно жінки та діти і лише 2% хворих є дорослими чоловіками. Інколи, хвороба зустрічалася в зв'язаних нечастими шлюбами із форє народів яте і юсануфа.

Антропологам відомо кілька способів організованого поводження із покійниками. Серед них переважають закопування, спалювання та поїдання покійників. Як і кожна традиція, ця з одного боку носить адаптаційний характер, а із іншого боку є непов'язаним із довкіллям, в тому числі й соціальним, ритуалом\* (Хом'як, Коростецький, 2011). Коли ми моделюємо трофічні ланцюги, то проводимо настільки сильне спрощення, що велика частка енергетичних потоків ігнорується. Вони в окремих випадках мають ключове значення. Мова іде, насамперед, про умови жорсткої конкуренції між особинами, які конкурують за подібні або одну і ту саму еконішу. Часто це екосистеми, які віднесені Ю.Одумом до групи субсидованих із природною субсидією. Для них основним джерелом енергії є біомаса, що потрапляє в них із інших екосистем. Однак, ресурсів тут небагато, тому під час виконання певних життєвих функцій, організми намагаються зменшити втрати власної біомаси. Так наприклад, *Proteus anguinus*, що живе в балканських печерах після лінки обов'язково з'їдає свою шкіру.

Часом, в умовах наявного чи очікуваного дефіциту їжі тварини стають схильними до канібалізму. З позиції енергообміну екосистем це за циклювання частини потоку енергії в середині трофічного рівня. Це досить поширено серед водних популяцій (до 90%), починаючи від восьминогів до саламандр чи акул. Також, велика частина павуків та комах здійснюють це в процесі шлюбних ритуалів, забезпечуючи самку ресурсами на час догляду за потомством.

Канібалізм серед людських популяцій може бути пов'язаний із існуванням певних релігійних ритуалів, різким дефіцитом їжі або соціально-психічними розладами. Часом трапляються змішані форми. Племена, які живуть в високогір'ї Нової Гвінеї відчують тривалий постійний дефіцит ресурсів. Коли вони прийшли на цю територію близько 50 тисяч років тому, то дуже швидко знищили крупну дичину. Виник не просто дефіцит їжі, а критична нестача незамінних речовин тваринного походження та білків. В таких умовах вижили ті, які почали практикувати ритуальний канібалізм. Решта просто були стерті із сторінок людської історії. З часом, це трансформувалося в релігійну практику. По перше, це пов'язано із страхом перед покійниками. Різні народи використовують різні практики «захисту» від них. Їх зв'язували (нитка на ногах (пута) в сучасній поховальній практиці України), пеленали в саван, спалювали, посмертно вбивали, та багато іншого. Форє вважали, що якщо тіло не буде з'їдене, то покійник ходитиме і робитиме шкоду для живих. А якщо тіло покійника з'їсти, то його сила та знання перейдуть до співплемінників. Тож, чоловіки їли в основному м'язи, а жінки і діти все решта. В тому числі мозок, де було зосереджено максимальну кількість пріонів. При цьому, жінки і діти готували їжу недотримуючись жодних гігієнічних норм. Це прискорювало зараження. Таким чином, та форма поведінки, яка дала можливість вижити в умовах критичного дефіциту білкової тваринної їжі, призвела до загибелі значного числа людей. Останній зафіксований випадок смерті



від куру трапився в 2005 році. Заборона канібалізму була запроваджена ще в 1956 році. Вона часом порушувалася. Наприклад, в сімдесяті був знаменитий процес над кількома молодими людьми, які здійснили цей акт. Верховний суд Австралії їх виправдав їх за пунктом канібалізм із аргументацією: «Кожен народ має право на власне поводження із покійниками». Загиблі від куру на початку XXI століття більш за все пов'язані із тривалим інкубаційним періодом хвороби, так як були народжені до 1956 року.

Пріонні хвороби, в тому числі і куру, пошкоджують різні ділянки мозку. Враження ретикулярної формації, шишкоподібної залози та супрахіазматичного ядра призводить до швидкого порушення ритму сну. Спочатку добовий сон скорочується до 1 години на добу (4 місяці від першого прояву хвороби), потім через безсоння з'являються галюцинації та тривожні розлади (4-5 місяців), повне безсоння, прискорене старіння та психічні розлади (3 місяці), смерті, якій передують деменція і кома. Сон має важливе значення для підтримання гомеостазу на усіх рівнях. Наприклад, процес старіння пов'язують із діяльністю окремих частин хромосом. Однак, відомо, що під час летаргічного сну, процеси старіння сповільнюються. Можна припустити, що казка про сплячу красуню, мала в основі спостереження за такою патологією. Однак, після пробудження процеси старіння прискорюються і людина доганяє свій вік. Тому принца, який розбудив принцесу за кілька тижнів очікував би не дуже приємний сюрприз. Ще одним доказом зв'язку сну і процесів старіння є зміни, які відбуваються на третій стадії смертельного спадкового безсоння. Таким чином, біоритми це не лише спосіб економити енергію переходом від стадії відпочинку до стадії активності. Це ще й багато складних біохімічних процесів, починаючи від активізації окремих ділянок хромосом і до процесу дозрівання лімфоцитів.

Крім сонячної та зоряної доби значення має і місячна доба. Вона має тривалість 24 години і 50 хвилин. Особливий вплив такий ритм має на екосистеми приливних зон там, де приливні хвилі океанів мають значну висоту. Приливні хвилі зумовлені не лише рухами Місяця, а й Сонця. Крім цього цей ритм впливає на навігацію багатьох птахів і комах. Обертання планети це не лише зміна опромінення його атмосфери електромагнітними хвилями та потоками часточок від центральної зірки або певних секторів космічного простору. Тут значення має повний набір змін викликаних обертанням фізичних параметрів, в тому числі і гравітаційних.

Окрема історія може відбуватися із планетами, швидкість обертання яких узгоджена із циклом обертання навколо зірок. Аналогом такої системи є Місяць. Під час свого обертання він завжди повернутий до планети Земля одним боком. Те саме буде із планетою. У цьому випадку, в середовищі такої біосфери, не відбуватимуться помітні добові впливи. Отже, тут не виникатимуть добові ритми.

Також, цікавим питанням астроєкології буде моделювання екосистемних біоритмів в планетарних системах із двох зірок і більше зірок. Періодичність зміни гравітаційних та радіаційних полів мінятиметься за дуже складною схемою. Як формуватимуться пристосування щодо неї? Ми маємо подібний приклад. В нашій планетарній системі є масивна планета Юпітер. Вона обертається навколо Сонця із періодичністю в 11,86 років. Також ми маємо цикли сонячної активності 11,2 роки. Можливо, схожість цих періодів випадкова. Юпітер має масу  $1,8986 \times 10^{27}$  кг, що трохи не дотягує, щоб запустити самовільну термоядерну реакцію і перетворити його на зірку. В космосі, який доступний нашому спостереженню, більшість зірок є кратними. За деякими даними до 70%.

Можливий вплив Юпітера на екосистеми проявляється в популяційних хвилях на півночі помірної зони і в приполярній зоні північної півкулі. Було відмічено коливання кількості зайця (*Lepus timidus*) і рисі (*Lynx lynx* L.). Це було пов'язано із зв'язком лише між цими видами. Однак, більш розширені дослідження вказали на наявність 12 річного циклу. Під час підвищення сонячної активності в місцевих рослин виробляється більше білків. Це сприяє виживанню малят зайців. Більше дорослих зайців виживає більше рисі, яка ними живиться... Таким чином, обертання Юпітера запускає зміну сонячної активності, яка впливає на обмінні процеси в продуцентів і викликає популяційні хвилі в консументів. Аналогічна ситуація накладання кількох ритмів буде спостерігатися на більшості біосфер.

Супутники планет також здатні запускати певні біоритми. Часом їхнє виникнення легко пояснюється через зв'язок між зміною гравітаційних полів або освітлення відбитим світлом для чутливих до цього популяцій і екосистем. Існують випадки, коли селенічні ритми поки що не вдається пояснити. Наприклад, це менструальний цикл у жінок, який співпадає із періодом обертання місяця. Цей цикл досить мінливий і здатний до перебудови, але його період все рівно рано чи пізно повертається до тривалості 29 днів. Наприклад, якщо жінки тривалий час перебуватимуть в одному приміщенні, то їхні цикли рано чи пізно синхронізуються навколо циклу домінуючої самки.

Річні цикли найкраще проявляються на територіях віддалених від тропічних та екваторіальних широт. Це пов'язано із холодними і теплими сезонами. Максимальна вегетація (робота фотосинтетичних систем) можлива лише при літніх температурах. Тож, із початком теплого сезону активізуються більшість продуцентів, а холодний сезон переживають в різних формах анабіозу.

Окремим випадком є реакція рослин на саму тривалість дня. Їх розділяють на дві групи: рослини довгого дня і рослини короткого дня. Також існують проміжні або універсальні форми. Це явище називається фотоперіодизмом\*.

Багаторічні цикли практично, за винятком 12-річного, не відображаються в біоритмах екосистем чи популяцій, із яких вони складаються. Це обумовлено співвідношенням між тривалістю періоду (наприклад, цикл Бонда  $1470 \pm 500$  років) та максимальним віком більшості представників біоти.

#### **4.2. Еволюція екосистем.**

Найбільш тривалою в часі є вид динаміки, що призводить до появи нових різновидів екосистем – еволюція екосистем. Ці зміни незворотні, тому зовнішні фактори або процеси внутрішньої самоорганізації нездатні призвести до їхнього повернення в попередній стан. Еволюція екосистем – це формування нової упаковки еконіш на певних ділянках біосфери. Її спричиняють постійні процеси видоутворення чи вимирання видів або інвазії чужорідних видів на території, які знаходилися за межами їхнього ареалу. Інвазійна форма еволюції екосистем, на сьогодні, єдина форма доступна дослідженню в режимі реального часу. Більш масштабна структурна реорганізація екосистем відбудеться лише під час значних змін її компонентів: глобальних змінах клімату, планетарних катастроф, появи видів із більш ефективними способами перетворення енергії (вище КПД).

Перші екосистеми виникли близько 3 млрд. років тому, коли із кооцерватів, які частково відокремлювалися від оточуючого середовища «первинного бульйону», виникли форми здатні до більш менш точного самовідтворення та споживання енергії навколишнього середовища. Як тільки між ними сформувалися відносно стійкі зв'язки, вони створили єдине ціле із навколишнім середовищем – екосистему. Використання такої стратегії, дало значну перевагу і біота заповнила усю поверхню планети, де були необхідні матеріальні та енергетичні ресурси. Головним джерелом енергії для тогочасних продуцентів є енергія неорганічних хімічних сполук. Загальна біомаса таких екосистем була надзвичайно низькою, а зв'язки між компонентами відносно слабкими та лінійними.

Після того як частина продуцентів почала використовувати світло, як джерело енергії почали відбуватися різноманітні зміни. З'являється не лише окремий тип екосистем, обов'язковим компонентом яких є кліматотоп або пов'язані із ним поверхневі шари океану, а й можливість до ускладнення організмів. Серія симбіотичних об'єднань різних організмів привела до індивідуальної еволюції видів, що створило нові можливості для зв'язків між ними. Палеозой став переходом від одноклітинного до багатоклітинного життя. Це створило можливість для виконання популяціями різних функцій в екосистемах. Екосистеми ускладнюються. Їхня еволюція іде через реалізацію різних стратегій. Частина намагалася бути більш стійкими, запасаючи значні резерви фітомаси, інші намагалася створити механізми швидкого відновлення, поширюючи на значні

території насінневу діаспору своїх продуцентів, деякі намагалися бути більш гнучкими, щоб виживати в мінливих умовах.

Подальший процес еволюції екосистем ішов кількома шляхами, часто переплітаючись і створюючи еволюційне мереживо. Він був обумовлений еволюцією популяцій, яка мусила відбуватися синхронно між пов'язаними групами і середовищем (коеволуція\*).

Там, де домінувала ставка на вищу стійкість виникали види продуцентів здатні накопичувати значну фітомасу на одиницю площі. В критичні періоди, які траплялися в історію біосфери досить часто, ці запаси давали можливість вижити багатьом видам за допомогою активізації детритних ланцюгів в крайній формі. В менш критичних формах вони ставали стартовим майданчиком для самих продуцентів.

Для того, щоб накопичити велику фітомасу потрібно було виростати все вищими і вищими. Однак, тут виникала проблема із ефективністю використання простору. По перше, не скрізь на поверхні планети, були необхідні умови для ефективного виробництва такої кількості первинної продукції. По друге, збільшення товщі плівки життя призвело до формування в екосистемах підпологового простору де був відсутній фотосинтез. Це призвело до розвитку трьох стратегій продуцентів. Одні, віоленти, намагалися сформувати максимальну фітомасу. Інші вижити в умовах дефіциту ресурсів непривабливих для віолентів. А треті, жити під пологом віолентів, використовуючи їхній сприятливий вплив на мікроклімат та едафотоп, але користуючись малою кількістю світової енергії. Так від перших низькорослин ринофітів, перейшли до гігантських, в порівнянні із сучасними аналогами, хвощів і папоротей, а потім до дерев. Разом із домінуючими за фітомасою продуцентами еволюціонували й інші пов'язані із ними популяції.

Таким чином, від морських та літоральних водоростевих екосистем, відбувався перехід до літофільних та псамофільних суходільних і врешті решт з'явилися лісові екосистеми. Поява людини привела до виникнення великого числа різновидів екосистем. Однак, вона не створила абсолютно нових типів. Наші індустріальні екосистеми (технотопи) мають аналоги серед літофільних піонерних екосистем, а рудеральні та сеgetальні – це екосистеми пов'язані із вторинними сукцесіями в районі значних порушень (докладніше в пункті 5.3). Єдине, що людина більш активно робить, то це здійснює зміни на рівні конкретних видів. Вона свідомо і спонтанно переносить види із місця на місце і через їхню інвазію відбувається переформатування упаковки еконіш, що є ще одним різновидом еволюції екосистем.

Рослинні інвазії антропогенного походження одна із першопричин еволюції екосистем в кайнозойську еру. Чужорідні елементи флори, які переносяться за межі природного ареалу, проникають в аборигенні фітоценози впливають на їхню динаміку та стійкість. Це призводять до змін структури фітоценозів через переформатування еконіш, та до зміни векторів сукцесії, з причини порушення сингенезу. Цей процес має прогнозовано важкі наслідки, тому що ми отримуємо фітоценоз з новими властивостями. Виходячи із досвіду досліджень, такі фітоценози можуть перейти до стадії катастрофічного клімаксу, зупинивши процес сукцесії на певній стадії розвитку, критично змінити біорізноманіття, привівши до зникнення раритетних видів або нести загрозу для життя і здоров'я людини, завдяки присутності небезпечних організмів. Оскільки, ми поки що не можемо створити математичної моделі для загальної закономірності для еволюції фітоценозів шляхом інвазії, то кожен конкретний випадок потрібно розглядати окремо. Можна припустити, що найбільш вразливими є ті стадії сукцесії, в яких контроль людини за флорою фітоценозу послаблюється і стійкість фітоценозу недостатня. Такими вразливими оселищами є екосистеми перелогів. Тож, актуальною задачею є дослідження усіх прикладів інвазій на різних стадіях відновлення природних екосистемна місці перелогів.

На більш ранніх стадіях в них легше проникати чужорідним видам. Агроекосистеми як приклади порушених оселищ в результаті рільництва знаходяться під постійним жорстким контролем людини. В їхніх межах ведеться механічна і хімічна боротьба з «небажаними» видами. На більш пізніх стадіях сукцесії, у лісових екосистемах, аборигенна упаковка еконіш ущільнюється, спеціалізація видів звужується, що веде до ускладнення інвазій. В таких екосистемах частота інвазій низька. Вони відбуваються через антропічне спонтанне чи цілеспрямоване перенесення видів.

Ми можемо визначати популяції трансформери за здатністю докорінно змінювати екосистему, в яку вони проникають, за класифікацією D. Richardson et al. (Richardson, 2000; Протопопова та ін., 2014; Бурда та ін., 2015). У межах перелогів Українського Полісся нами виділено 16 видів-трансформерів: *Acer negundo* L., *Anisantha tectorum* (L.) Nevski, *Ambrosia artemisiifolia* L., *Conyza canadensis* L., *Elaeagnus angustifolia* L., *Echinocystis lobata* (MICHX.) TORR. & A. GRAY, *Grindelia squarrosa* (Pursh) Dunal, *Impatiens parviflora* DC, *Hippophae rhamnoides* L., *Heracleum sosnowskyi* Manden, *Robinia pseudoacacia* L., *Phalacrolooma annuum* (L.) Desf., *Rudbeckia laciniata* L., *Solidago canadensis* L., *Xanthium albinum* (Widd.) Scholz & Sukopp. *Salix fragilis* L., Дехто з інших авторів до цього переліку відносить *Arrhenatherum elatius* (L.) J. Presl et C. Presl (Протопопова та ін., 2014), але цей вид є натуралізованим для частини Українського Полісся. Решта популяцій трансформерів, що трапляються на цій території нами не враховувались через те, що вони заселяли екотопи, що не належали до перелогів. Наприклад, деякі представники роду *Parthenocissus*.

Усі види вторинних автогенних сукцесій на перелогах нами були розділені на 2 групи: ранні і пізні стадії відновлення природної рослинності. Рання стадія диференціювалася на підгрупи відповідно до класифікації Бориса Євдокимовича Якубенко (Якубенко, 2014): бур'янова; кореневищна; кореневищно-пухкодернова і щільнодернинна. Пізню стадію розділено на три загальноприйнятих етапи: чагарничкову, чагарниково-лісову і лісову, які обумовлені домінуванням біоморф здатних до накопичування більших об'ємів фітомаси (Хом'як, 2012).

Матеріалами дослідження стали 537 стандартних геоботанічних описів створених авторами у 2004-2016 роках на території Українського Полісся. Вони здійснювалися під час досліджень організованих згідно із маршрутньо-експедиційним методом.

Ми встановлювали відсоток описів, де були присутні види-трансформери, замість традиційного розрахунку класів постійності, Справа в тому, що у абсолютній більшості спостережуваних випадків (51 із 53) постійність виду буде рівна першому класу постійності. Це робить класичний метод неінформативним.

Вивчення зустрічуваності видів трансформерів під час різних стадій автогенної сукцесії на перелогах, демонструє нерівномірність їхнього представлення і неоднакову роль в фітоценозах (табл. 2). На відміну від більшості рудеральних екосистем смітників та узбіччя доріг, або сегетальних систем ріллі, у більшості випадків, ми спостерігаємо їхнє низьке проективне покриття та низьку частоту трапляння. За цими характеристиками перелоги Українського Полісся, близькі до природних екосистем аналогічних стадій автогенної сукцесії, на відміну від описаних в Лісостепу (Бурда та ін. 2015; Протопопова та ін.. 2014; Якубенко та ін. 2014).

На окремих стадіях заростання перелогів найвищі показники трапляння популяцій мають *Acer negundo* (біля 27%) і *Robinia pseudoacacia* (біля 60%). Їхнє проективне покриття досягає 75-100% на заключних етапах формування лісової рослинності колишніх перелогів. Це демонструє загрозу заміни природної аборигенної лісової рослинності на трансформовані стійкі екосистеми із рослинністю класу угруповань *Robinietaea* Jurko ex Hadač et Sofron 1980. За сучасними даними припускають, що вони є катастрофічними клімаксами. Активно насичуючи ґрунти сполуками доступного нітрогеном, вони збіднюють флору до обмеженого числа видів нітрофілів, з якими решта види лісових стадій сукцесії не здатні конкурувати (Хом'як, 2012). Збільшення площ таких екосистем та активні інвазії таких видів-трансформерів являють велику небезпеку для біорізноманіття регіону. Найбільша площа подібних інвазій ми спостерігали в південній частині Волинського Полісся (наприклад, в Гощанському геоботанічному районі). Більш за все це обумовлено дуже низьким рівнем занесення насінневої діаспори аборигенних фанерофітів із оселищ природної флори через низьку ступінь лісистості.

Ми спостерігаємо, що присутність видів-трансформерів на різних стадіях сукцесії відмінна. Найнижчі показники за кількістю представників видів має чагарничкова стадія – біля 19%. Це пояснюється тим, що сукцесії на перелогах не є лінійною серією. Вона більше дендроїдна, яка утворюється у залежності від едафічних умов та особливостей антропогенного тиску. Тому, чагарничкова стадія виникає на поліських перелогах, які утворилися у несприятливих едафічних

умовах – через дефіцит вологи або елементів мінерального живлення рослин. Саме тому, тут нами зафіксовані лише три популяції: *Phalacrolooma annuum*, *Conyza canadensis*, *Xanthium albinum*.

Табл. 2. Види-трансформери (у відсотках) і їхнього проективного покриття (в балах за семибальною системою) на різних стадіях заростання перелогів території Українського Полісся.

Види	Ранні стадії сукцесії на перелогах (згідно Б.С.Якубенко)				Пізні стадії сукцесії на перелогах		
	бур'янова	кореневищна	кореневищно-пухкодеринна	щільнодеринна	чагарничкова	чагарниково-лісова	лісова
<i>Acer negundo</i>	5 <sup>++</sup>	1 <sup>r-r</sup>	0	3 <sup>+2</sup>	0	11 <sup>+5</sup>	27 <sup>r-5</sup>
<i>Ambrosia artemisiifolia</i>	0	2 <sup>r++</sup>	2 <sup>r-r</sup>	0	0	0	0
<i>Anisantha tectorum</i>	3 <sup>++</sup>	3 <sup>+1</sup>	0	0	0	0	1 <sup>++</sup>
<i>Conyza canadensis</i>	11 <sup>+2</sup>	6 <sup>+3</sup>	12 <sup>r++</sup>	10 <sup>+++</sup>	8 <sup>+++</sup>	2 <sup>++</sup>	1 <sup>++</sup>
<i>Echinocystis lobata</i>	0	0	0	0	0	3 <sup>++</sup>	1 <sup>++</sup>
<i>Elaeagnus angustifolia</i>	0	0	0	0	0	8 <sup>+++</sup>	0
<i>Grindelia squarrosa</i>	0	1 <sup>++</sup>	2 <sup>r++</sup>	0	0	0	0
<i>Impatiens parviflora</i>	3 <sup>+++</sup>	1 <sup>3-3</sup>	0	0	0	9 <sup>r-4</sup>	8 <sup>+2</sup>
<i>Heracleum sosnowskyi</i>	0	0	0	6 <sup>+5</sup>	0	3 <sup>+2</sup>	1 <sup>r-r</sup>
<i>Hippophae rhamnoides</i>	0	0	0	0	0	2 <sup>++</sup>	0
<i>Phalacrolooma annuum</i>	6 <sup>2-2</sup>	12 <sup>r-4</sup>	1 <sup>+++</sup>	3 <sup>+++</sup>	1 <sup>r-r</sup>	1 <sup>++</sup>	9 <sup>r-3</sup>
<i>Robinia pseudoacacia</i>	0	0	0	2 <sup>+++</sup>	0	9 <sup>r-5</sup>	60 <sup>r-5</sup>
<i>Rudbeckia laciniata</i>	0	1 <sup>+++</sup>	0	0	0	0	0
<i>Salix fragilis</i>	0	0	0	0	0	6 <sup>+3</sup>	2 <sup>+2</sup>
<i>Solidago canadensis</i>	2 <sup>r-r</sup>	2 <sup>+1</sup>	8 <sup>r-4</sup>	0	0	3 <sup>2-3</sup>	4 <sup>+3</sup>
<i>Xanthium albinum</i>	0	1 <sup>+++</sup>	2 <sup>+++</sup>	0	3 <sup>r-r</sup>	0	0

Найбільшу кількість видів трансформерів ми фіксуємо під час кореневищної (69%), чагарниково-лісової (69%) і лісової (68%) стадії відновлення природної рослинності на перелогах. Усіх їх варто поділити на дві групи: це трав'яні рослини, які з'являються на ранніх стадіях саморозвитку і представники деревно-чагарникової флори, характерні для пізніх стадій. Представники першої групи добре почувають себе у момент, коли антропогенний тиск, пов'язаний з обробіткою ґрунту помітно знижується і взаємозв'язки між видами рослин в угрупованнях слабкі. Це найбільш характерно для кореневищної стадії. До другої групи належать фанерофіти і пов'язані із ними експлеренти. Лісові екосистеми, які формуються на перелогах, тривалий час не демонструють типового для лісу трав'яного покриву. Тут часто спостерігається типова лучна рослинність дещо пригнічена затіненням рідколіссям (деревними і чагарниковими видами). Такі умови добре підходять для *Impatiens parviflora* та *Echinocystis lobata*, а також для інших видів, які частіше трапляються під час ранніх стадій сукцесій. Окрім екосистем із автотрофним блоком у вигляді *Robinietaea*, спостерігаються також вражені інвазіями відновлювані ліси із рослинністю *Epilobietea angustifolii* R.Tx. et Prsg 1950 (Хом'як, 2016).

Різна присутність видів-трансформерів на певних стадіях, вказує на їхню екологічну неоднорідність у відношенні показників динаміки екосистеми. Види *Phalacrolooma annuum* та *Conyza canadensis*, більше присутні на перелогах незалежно від стадії їхнього розвитку. Ці види

близькі між собою за багатьма екологічними ознаками. Тому, ми спостерігаємо максимальні проективні покриття для них обох на кореневищній стадії.

У багатьох випадках популяції, які зустрічаються на ранніх і пізніх стадіях відновлення рослинності, ми не виявляємо на кореневищно-пухкодернинній або на чагарничковій стадії. Кореневищно-пухкодернинний етап – це відхилення від вектору автогенної сукцесії пов'язане із значним антропоїчним тиском (як приклад, із пасовищною депресією). Ювенільні\* проростки *Acer negundo*, супроводжувані *Anisantha tectorum*, *Solidago canadensis*, *Impatiens parviflora* часто не відмічаються в таких умовах. Чагарничкова стадія не приваблює їх через особливі едафічні умови.

Усі популяції трансформи у зв'язку із їхнім поширенням на певних стадіях заростання перелогів можемо розділити на групи:

- Добре поширені популяції: *Conyza canadensis* (100% стадій), *Phalacrolooma annuum* (100%); *Solidago canadensis* (71%), *Acer negundo* (71%), *Impatiens parviflora* (57%);

- Помірно поширені популяції: *Xanthium albinum* (43%), *Robinia pseudoacacia* (33%), *Heracleum sosnowskyi* (33%), *Ambrosia artemisiifolia* (29%), *Grindelia squarrosa* (29%), *Anisantha tectorum* (29%), *Salix fragilis* (29%), *Echinocystis lobata* (29%);

- Мало поширені популяції: *Hippopha rhamnoides* (14%), *Elaeagnus angustifolia* (14%), *Rudbeckia laciniata* (14%).

Зміни, що спричинені видами-трансформерами супроводжуються кількома явищами: відхилення вектору динаміки, сповільнення темпу динаміки та становлення катастрофічного клімаксу.

Інвазії популяцій трансформерів здатні сповільнювати темпи динаміки з різною силою або змінювати їхні вектори. У окремих випадках це може призвести до повної її зупинки, сформувавши катастрофічний клімакс (*Robinia pseudoacacia*), що є екосистемою нового еволюційного типу. Це відбувається через сповільнення сингенетичних процесів, через не допущення в оселище видів із більш пізніх стадій розвитку або через значне зміщення вектора динаміки (*Elaeagnus angustifolia*, *Heracleum sosnowskyi*). Для того, щоб подолати такий термодинамічний колапс необхідно буде мати тисячоліття або й мільйони років, поки не сформується звичайним шляхом еволюції екосистема здатна набувати необхідних запасів фітомаси, долаючи конкурентний опір виду-трансформера.

### 4.3. Флуктуації.

Флуктуації – це умовно зворотні зміни в екологічних системах, пов'язані з неоднаковими гідрологічними чи метеорологічними умовами в певні малі проміжки часу, також особливостями життєвого циклу деяких видів продуцентів, а також із локальними періодичними порушеннями (Уїткер, 1980). Повернення екосистеми до попереднього положення може відбуватися і без зовнішнього впливу з причин пов'язаних із внутрішньою самоорганізацією. Це відбувається тоді, коли зовнішній вплив, що спричинив зміщення рівноваги припинився і популяції в екосистемах відновлюють свою чисельність та зв'язки одне з одним.

Реакція екосистем на зовнішні впливи певної допорогової величини діє аналогічно до принципу Ле Шательє-Брауна\*. Вона перебудовує свої функції так, щоб зменшити ефекти, які виникли в наслідок цієї дії. Наприклад, після вирубки лісовій екосистемі активізуються швидкоростучі рослини. Саме тому на вирубках часто формуються похідні ліси, що сформовані швидкоростучими хоч і недовговічними фанерофітами (*Salix caprea* L., *Populus tremula* L., *Betula pendula* Roth.) та високим різотрав'ям (*Calamagrostis epigeios* (L.)Roth., *Rubus* sp.).

Для флуктуацій поставлено певну часову межу. Вважається, що вони тривають не довше від 10-12 років. Це пов'язано із циклами сонячної активності, які через вплив на продуцентів міняють потужність енергетичних потоків. Тож, в природоохоронній галузі прийнято не брати до уваги зміни, які відбуваються в оселищах за час менший за 10-12 років. Саме протягом цього час здійснюється переоцінка раритетності виду (його місця в охоронних списках типу Червоної книги). Робити висновки про покращення або погіршення стану якоїсь популяції за короткий час

не варто, тому що це може бути реакцією на флуктуації в екосистемах. Максимальний час, протягом якого існують флуктуації, поєднують його із системними біоритмами.

За Т. А. Работновим слід розрізняти чотири основні типи флуктуацій: екологічні (кліматогенні), зоогенні, фітоциклічні, антропогенні. Більш часто ми можемо спостерігати в лучних екосистемах, де склад автотрофів може різко мінятися від незначної зміни зовнішніх умов. При цьому, рівень первинної продукції може зростати чи спадати майже у десять раз. Оскільки, багато видів, що складають флору луків, належать до терофітів, насіння яких може зберігатися в ґрунті протягом кількох років, то в певних умовах частина насіння просинається, а частина очікує сприятливих умов. Через низькі запаси багаторічної фітомаси, під час флуктуацій в лучних екосистемах її рівень може коливатися досить сильно. Наприклад, типові луки можуть продукувати надземну фітомасу від 2 до 6 т/га. В несприятливі роки вона падає до мінімальних значень а в сприятливі (багатосніжна м'яка зима, рання весна і вологе літо) до максимальних.

Досить часто флуктуації проявляються як регенераційна мозаїка, що супроводжує процеси пов'язані із відновленням екосистем після малих локальних порушень. Ці явища є основою для побудови концепції мозаїчно-циклічної будови екосистеми. Вона стверджує, що стійке співіснування видів в межах однієї екосистеми можливе через локальні порушення в них і смерті окремих особин.

Флуктуації від інших типів динаміки відрізняються тим, що в екосистемах не відбувається перебудови упаковки еконіш. Тоді як еволюція екосистем створює нові оригінальні системи еконіш, сукцесія – є почерговою зміною вже існуючих систем, під час флуктуацій нові ніші не з'являються а старі не зникають. Відбувається коливання енергії і пов'язаної із нею ентропії в окремих популяція або еконішах, які вони займають. Ці зміни не досягають порогу, за яким існування старих еконіш стає неможливим, а для нових недостатнім.

## 5. Сукцесія

Найважливішим з позиції теорії і практики різновидом динаміки екосистем є сукцесія. Оскільки, еволюція та флуктуації є переважно стохастичними явищами, тому їх важко використовувати для побудови єдиної теорії екосистем. Сукцесія є найменш залежною від випадкових сторонніх факторів. Вона найбільше визначається внутрішньою самоорганізацією та стартовими умовами. Це дозволяє розглядати її, як систему детермінованого хаосу, на основі якої вибудовуються наукові знання в природничих науках. На практиці нам потрібно вибудовувати прогнози змін в екосистемах. Ми не можемо передбачити момент виникнення та масштаб флуктуацій та еволюції. Отже, при оцінці впливу на довкілля конкретної планової діяльності ми мусимо використовувати моделі сукцесій, а не інших різновидів динаміки.

Ми розглядаємо сукцесію, як послідовну закономірну зміну у певному однотипному об'ємі простору зміну однієї елементарної екосистеми іншою під дією внутрішніх процесів самоорганізації або факторів навколишнього середовища. Раніше цей термін використовували виключно щодо рослинних угруповань (Clements, 1916). У наш час він широко застосовується для опису динаміки екосистем (Одум, 1986).

### 5.1. Ендогенез та сингенез

За століття від першої фундаментальної роботи присвяченій динаміці екосистем, зробленої Ф. Клементсом у 1916, було створено велику кількість спроб класифікувати різноманітність випадків сукцесій. З позиції термодинаміки та синергетики ми можемо виокремити два великих блоки різновидів сукцесії – автогенна та алогенна. Перші – це зміни в екосистемах викликані внутрішніми процесами перебудови. Другі – перетворення викликані постійною дією зовнішніх для конкретної екосистеми впливів. Виокремлення зовнішніх факторів є складною теоретичною задачею, адже кожен фактор, який існує в екосистемі вже є її частиною. Наприклад, чи є діяльність людини в агроекосистемі зовнішнім фактором? Аналогом її в природних екосистемах є діяльність тварин та інших факторів, які виглядають «зовнішніми».



Як вказувалося вище для усіх біосистем характерна сукупність стратегій, що продовжують їхнє існування та збільшують стійкість. Насамперед, мова іде про структурну та енергетичну характеристику біосистеми. Отже, ми можемо висунути гіпотезу про те, що автогенною сукцесією є така перебудова її структури, що здійснюється за допомогою чинних в певний момент часу елементами і веде до збільшення термодинамічної стабільності. Алогенною сукцесією, в такому разі, буде протилежний процес, викликаний появою нових елементів, зміною кількості попередніх елементів, що призводять до зниження термодинамічної стабільності. Давайте розглянемо спроможність цієї гіпотези та розглянемо більш докладно процеси, які відбуваються в екосистемах під час сукцесій.

Б.М. Міркін разом із співавторами розділяє процеси характерні для автогенних сукцесій на сингенез і ендоекогенез (Міркін, Наумова, Соломещ, 2001).

Сингенез – це результат комплексної дії біотичних факторів, а ендоекогенез – це наслідок зміни абіотичного середовища біотою. В реальності обидва процеси відбуваються водночас. Сингенез можна розглядати як цілеспрямовану перебудову еконіш видів. На цей процес впливає велика кількість причин. Наприклад, на початкових стадіях сукцесії відсутній суцільний рослинний покрив, що спричиняє мінімізації конкуренції між видами. Як тільки він сформувався, рясність і проєктивне покриття видів визначатиметься їхньою конкурентоздатністю та стратегією поведінки. Одні із них зникатимуть, а інші з'являтимуться. Також, відбуватиметься заміна короткоживучих едифікаторів\* на довгожителів.

Ми можемо спостерігати за численними змінами в екосистемах під час сингенезу. Опираючись на моноцентричну модель, ми розглядаємо, насамперед, зміни, які відбуваються в продуцентах. Конкуренція між усіма видами іде за усіма видами ресурсів. У нашому випадку всі ресурси можна розглядати як фактори навколишнього середовища (рис. 10). Хімічні ресурси розташовані, як в ґрунті (водному середовищі, мінеральному чи техногенному субстраті), так і в атмосфері. Однак, високі динамічні властивості атмосфери, практично не впливають на змагання між продуцентами за сполуки, що входять до її складу. Вони є практично однаково доступними для усіх надземних видів. В ґрунті ситуація дещо інша. Хімічні речовини, заповнюючи його пори у вигляді газів чи розчинених у воді солей, менш мобільні. Отже, види, які мають кореневу систему більш пристосовану анатомічно, морфологічно чи фізіологічно, отримують перевагу над іншими.

Тип послідовної зміни комбінацій продуцентів обумовлюється умовами забезпечення ґрунту (субстрату) необхідними речовинами та наявністю необхідних для них видів. На це впливатиме не лише кількість солі та води, в яких вони будуть розчинені, а й внутрішня мікроструктура ґрунту, експозиція його поверхні, наявність допоміжних речовин (наприклад, гумусу). Оскільки, поверхня нашої планети давно стала суцільною екосистемою, то вся вона вже мала історію заселення продуцентами. Однак, в результаті певних геологічних чи антропогенних впливів можуть оголюватися ділянки земної поверхні, які не зазнавали контакту із біотою в найближчому минулому. До геологічних впливів можна віднести тектонічні (вулкани, землетруси, рухи тектонічних плит) та метеорологічні (водна та вітряна ерозія). До антропогенних належать будь які види діяльності людини, що призводять до оголення гірських порід і видалення горизонту насиченого живими організмами чи їхніми не до кінця мінералізованими рештками. В обох випадках такими порушеннями будуть вважатися оголення осадових порід, які сформувалися в давні геологічні епохи і не містять високомолекулярних органічних решток. Сукцесії, які розпочинаються із такого порушення називаються первинними.

Наявність в субстраті органічних решток у вигляді гумусових, гематомеланових чи фульвокислот, детриту чи їм подібних займає проміжне становище. Цей випадок можна розглядати як проміжний між абіотичним і біотичним фактор середовища – біокосний. В таких місцях практично ніколи не буду відсутнє присутність, хоч якихось форм життя. Сукцесії, які починаються із порушень екотопу, без втрати його біокосної компоненти називаються вторинними.



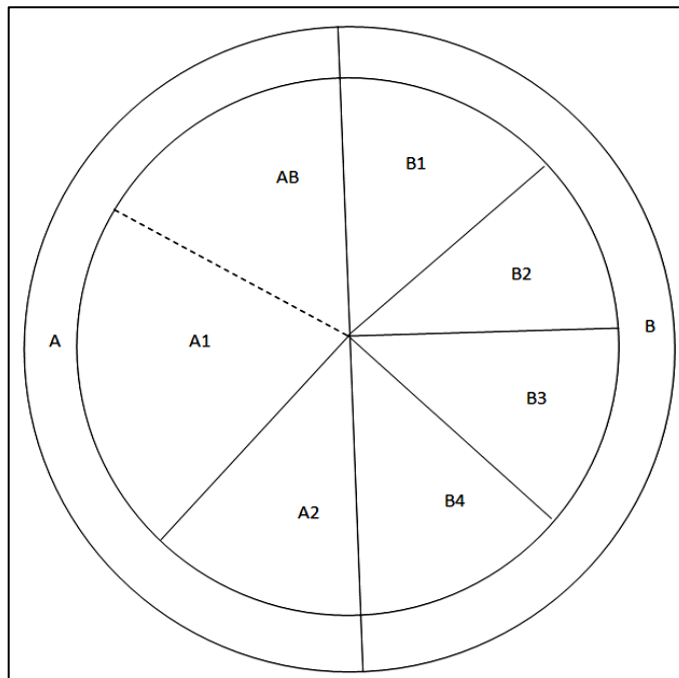


Рис. 10. Фактори середовища. А – абіотичні (неживої природи), АВ – біокосні, А1 – фізичні, А2 – хімічні, В – біотичні, В1 – трофічні, В2 – топічні, В3 – хоричні, В4 – соціальні.

У будь-якому випадку після заселення екотопу живими організмами, розпочинається встановлення між ними численних зв'язків. І взаємні впливи відноситимуться до біотичних факторів (Рис. 10). Для продуцентів – це конкуренція, за енергію, вологу та мінеральні речовини. Згодом додається боротьба за корисні зв'язки із іншими групами живих організмів. Наприклад, боротьба за увагу комах запилювачів. Однак, головним вектором протистояння є боротьба за оптимальну кількість енергії. Для фототрофних екосистем мова іде про сонячну енергію. За цим фактором можна усі види можна розділити на три групи геліофіти (світлолюбні), сціогеліофіти (тіньовитривалі) та сціофіти (тінелюбні). Згідно із законом оптимуму (рис. 11) для кожної із груп будуть свої ідеальні умови освітлення.

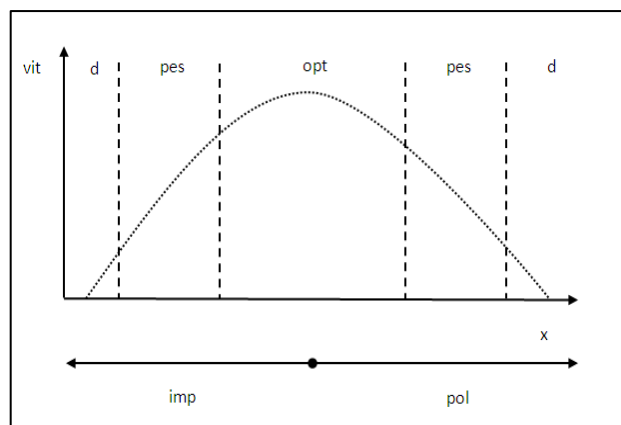


Рис. 11. Умовні позначення: vit – показник життєвості людських популяцій, x – показник фактору, d – зона загибелі, pes – зона песимуму, opt – зона оптимуму, imp – виснаження ресурсів, pol – забруднення.

На перших етапах первинного заселення субстрату створюються ідеальні умови для геліофітів. Практична відсутність конкурентів дозволяє їм не лише розширювати своє надземне фіто поле, а й збільшувати свою чисельність. Звичайно, цей процес можуть сповільнювати едафічні умови малопридатні для автотрофів піонерів. Такий процес продовжується, в межах можливостей едафотопу, до моменту створення суцільного покриву. З цього часу включається

конкуренція між геліофітами, яка, за наявності насіння чи вегетативних частин придатних до розмноження, призводить до заміни носіїв одних біоморфи іншими. В цих перегонах важливу роль відіграє здатність піднімати фотосинтезуючу частину над поверхнею ґрунту. Тож, однією із основних ознак, які ми будемо спостерігати при автогенних сукцесіях буде заміна більш низькорослих видів більш високорослими. Так терофіти\*, криптофіти\*, гемікриптофітами\* будуть замінюватися хамефітами і далі фанерофітами. Разом із конкуренцією на зміну комбінацій видів впливає і їхня взаємодопомога або інші форми взаємодії. Водночас затінок, які вони сформують, дозволить на цю територію заселятися сціофітним видам. Так складатиметься багатоярусний покрив продуцентів, який вдосконалюватиметься до моменту досягнення еволюційного максимуму. Еволюційний максимум – це наявність в певний період еволюції життя, видів певної природної зони, які можуть створити найвищий і найскладніший багатоярусний автотрофоценоз. Досягнення еволюційного максимуму є завершенням автогенної сукцесії і переходом її до певного стану динамічної рівноваги\*.

Однак, здатність виростати на певну висоту є не єдиною конкурентною перевагою виду на певних стадіях сукцесії. Часто, перевагу надають окремі фізіологічні механізми видів. Наприклад, це тип фотосинтезу (наприклад, C4 фотосинтез), здатність засвоювати позивні речовини (наприклад, доступний нітроген), алелопатія\* або здатність продукувати велике число насіння. У випадку із хемотрофними екосистемами важливими будуть лише ці ознаки – темпи розмноження, стійкість до середовища, хімічний антибіоз, симбіоз із гетеротрофами.

Хімічні, фізичні та біокосні фактори можуть бути розташовані в різних компонентах екосистеми. Тут також працює закон оптимуму і надлишок певного фактора може бути не менш шкідливим для організму. Доступність цих ресурсів або їхнє оптимальна величина не завжди присутня під час початку сукцесійного процесу. Особливо, коли це стосується первинних сукцесій. Біота разом із абіотичними геологічними процесами змінюють середовище паралельно із процесом сингенезу. Частіше, це відбувається в напрямку наближення його до оптимуму екосистем більш просунутих її стадій. Винятками можна було б назвати геологічні процеси, які ведуть до поступового зростання концентрацій хімічних елементів (засолення) чи вологи (підтоплення) або їхнього виносу (ерозія ґрунтів, в тому числі і хімічна, та ксерофітизація). Однак, вони відбуваються в результаті міграції певних компонентів екосистеми в середину неї чи за її межі. Таким чином, ми можемо розглядати такі випадки динаміки, як алогенні екосистеми. Це є одним із аспектів проблеми умовності розділення динаміки екосистем на алогенні та автогенні сукцесії. Разом із тим, є класичні приклади накопичення речовин, що виділяються в процесі життєдіяльності. Наприклад, це може бути накопичення нітратів через збільшення кількості симбіотичних азотфіксуючих бактерій (тривале зростання *Robinia pseudoacacia*) або накопичення метаболітів (виділення алелопатичних речовин *Solidago canadensis*). В окремих випадках це може бути опосередкована дія. Наприклад, опад глици *Pinus sylvestris* погано піддається бактеріальному розкладу, через наявність в них великої кількості фітонцидів. Він розкладається за допомогою грибків, які виділяють в ґрунт оцтову кислоту. Це призводить до вимивання карбонатів із А-горизонту в В-горизонт, що знижує доступність значної кількості солей для багатьох видів.

У більшості випадків в результаті ендоекогенезу під час автогенних сукцесій едафічні умови покращуються. В поверхневих горизонтах ґрунту накопичується більше мінеральних часточок оптимального розміру, між якими зростає концентрація високомолекулярних сполук. Вони здатні затримувати в своїх молекулярних структурах велику кількість доступної води та розчинених в ній хімічних сполук. Оскільки, сингенез супроводжується збільшенням розмірів продуцентів, то для забезпечення їхнього росту та тривалого існування необхідне наближення едафічних умов до оптимальних. Через це процес ендоекогенезу визначає успішність сингенезу, визначаючи його темп та ймовірну фінальну стадію. Наприклад, в урочищі «Корабель» (державний лісовий заказник «Поясківський ліс») ми можемо спостерігати три відмінні за едафічними умовами ділянки. Одна із них має близькі до оптимальних умови, друга – перезволожена, а третя – має виходи магматичних кристалічних порід на денну поверхню. Перша ділянка сформована багатоярусною рослинністю дубово-грабових лісів. В деревостані домінує *Quercus robur*, віком від 250 і за 400 років. Насадження високо бонітетне. Фітомаса дуба тут

становить 83% або 313 т/га. Загальна фітомаси цієї ділянки рівна 377,91 т/га, що є рекордом для Українського Полісся. Заболочена і кам'яниста ділянки мають в два рази нижчу фітомасу. Отже, надмірна волога та розмір ґрунтових часточок цих ділянок не дозволили тут сформувати угруповання, що відповідають еволюційному максимуму.

Ускладнення вертикальної структури екосистеми під час автогенної сукцесії, що призводить до збільшення фітомаси, не є фундаментальним процесом, що її супроводжує. Опираючись на філософську концепцію всесвітньої еволюції стратегій виживання, ми можемо припустити, що глибинна суть автогенної динаміки не в конкурентній боротьбі окремих за оптимальну кількість енергії, а в підвищення шансів на виживання екосистем із більш стійкими термодинамічними показниками. Адже, разом із геліофітними домінантами першого ярусу, з'являється велике число сціогеліофітів та сціофітів. Як показують емпіричні дослідження, на останні дві групи видів припадає близько 20% надземної фітомаси. Якщо ми рахуватимемо не фітомасу, а кількість особин (рясність), то абсолютна перевага буде за сціогеліофітами та сціофітами. Отже, це не лише зміна видів на тих, хто краще здатен перемагати конкурентів в боротьбі за енергію.

Із огляду процесів сингенезу та ендоекогенезу можна зробити висновок, що відбувається загальне зростання маси продуцентів. Маса редуцентів та консументів є похідною від вищеназваної (див. пункт 3.3.1.), тому їх до уваги можна не брати.

У проведеному стаціонарному дослідженні (Khomiak et al. 2019) спостерігалось щорічне закономірне збільшення наземної фітомаси (табл. 3).

**Табл. 3. Зміна величини надземної фітомаси під час стаціонарних досліджень автогенних сукцесій на перелогах.**

Роки	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
Ділянка	1	8,30	9,97	13,80	15,60	18,90	20,25	20,63	21,17	21,36	21,51
	2	5,65	9,09	15,16	18,13	25,93	33,65	37,50	44,29	46,69	48,00
	3	9,19	11,17	18,08	18,83	20,27	20,36	24,84	28,00	28,41	31,70
	4	8,73	11,17	20,23	21,53	40,52	42,72	45,39	46,59	53,43	55,25
	5	6,18	15,47	19,95	20,60	26,83	27,95	29,22	36,04	36,17	36,53
	6	8,22	14,77	18,00	19,83	19,93	21,52	21,52	21,55	21,80	21,48
	7	12,87	16,48	23,05	23,76	33,33	41,02	45,12	48,01	48,02	48,28
	8	5,47	15,59	16,80	19,26	21,39	38,81	42,58	45,38	47,30	50,89
Маса т/га											

Р. Ліндеман передбачав закономірне збільшення накопиченої енергії в екосистемах під час саморозвитку (Lindeman, 1942). Оскільки, ця енергія накопичується у вигляді органічних сполук, то такі зміни мають також стосуватися фітомаси або окремих її частин. Наші дослідження підтвердили зростання надземної фітомаси під час відновлення природної рослинності на перелогах (рис 12). Такий різновид динаміки є близьким до вторинної автогенної сукцесії. В природних умовах практично не можливо організувати масштабний експеримент, в якому буде змодельована ідеальна автогенна сукцесія, де зміни відбуватимуться лише за рахунок сингенезу та ендоекогенезу спричиненого впливом біоти на середовище без сторонніх впливів. Частіше ми зустрічаємо в природі поєднання автогенної та алогенної сукцесіями, баланс яких зміщений в певному напрямі або такий, що знаходиться в рівновазі (Odum, 1971). Однак, за умови контролю зовнішнього впливу ми можемо встановити напрямок і тип відхилень від моделі. Насамперед, мова йде про антропогенний вплив. Ділянки із мінімальними антропогенним впливом будуть ближчими до неї, а з максимальним найбільш віддалені.

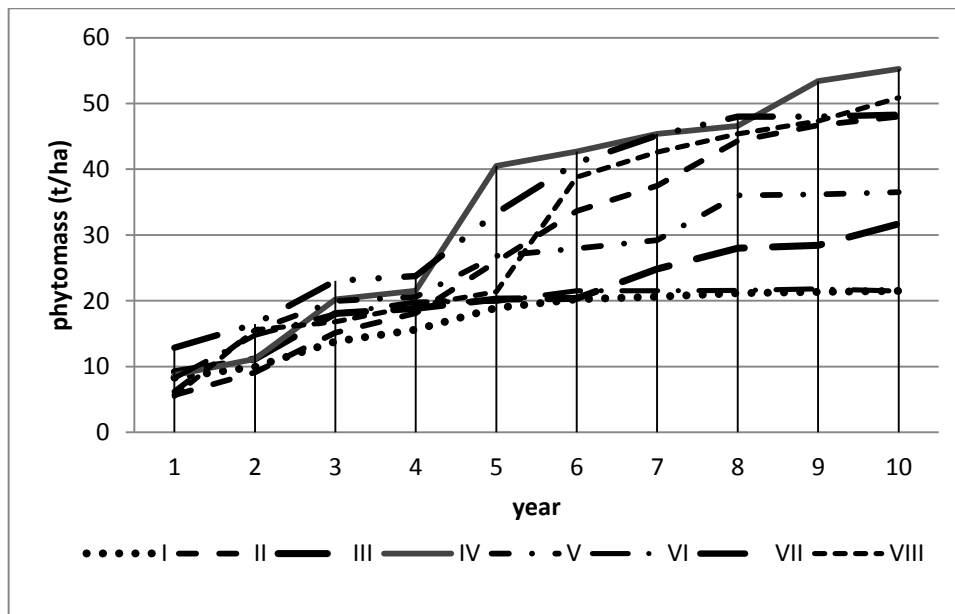


Рис. 12. Зміна показників надземної фітомаси ( в т/га) з часом (в роках).

Ми спостерігаємо, що темпи накопичення надземної фітомаси на різних ділянках відрізняються (табл. 5). І ця відмінність поглиблюється із часом. Результати аналізу вказують на дисперсійну неоднорідність ( $P=0,009$ ). Для перевірки достовірності відмінності внеску в дисперсію за показником надземної фітомаси проведено LSD-тест (ANOVA), результати якого оцінено з врахуванням поправки Бонфероні. Результати аналізу свідчать про достовірну відмінність між стаціонарами №1 і №4, №1 і №7 а також №4 і №6 (Табл. 5.).

Табл. 5. Показники достовірності внеску в дисперсію величини надземної фітомаси з врахуванням поправки Бонфероні.

	2	3	4	5	6	7	8
1	0,044336	0,476705	0,002283	0,133614	0,756575	0,003095	0,019049
2		0,187265	0,267753	0,598017	0,086919	0,313596	0,725953
3			0,016792	0,425322	0,687273	0,021723	0,096656
4				0,104020	0,005659	0,918971	0,446766
5					0,231780	0,126874	0,380988
6						0,007523	0,040387
7							0,509497

Пояснення різного внеску в дисперсію показників фітомаси на різних стаціонарах ілюструє діаграма на рисунку № 12. Основна відмінність між стаціонарами це абсолютні значення показників та амплітуда їхніх значень.

Існують дві найбільш ймовірні причини зміни темпів наростання надземної фітомаси: ендоекогенез та антропогенний вплив. Величина антропогенного впливу на окремі ділянки відрізнялася. Вона була завищеною на ділянках №1 та 6. Тут відмічалися сліди нерегулярного випасання домашніх тварин та вигоптування (рекреації). На ділянці №1 сліди випасу відмічаються, починаючи із 2 року спостережень, на ділянці № 6 – із 5 року.

Висока кореляція присутня для зміни надземної фітомаси та деяких показників едафічних факторів. Насамперед, це стосується загального сольового режиму (0,83), вмісту доступного нітрогену (0,83) та аерації ґрунту (0,85). В усіх цих випадках спостерігається зворотна лінійна залежність – з часом ці показники знижуються, а фітомаса продовжує наростати. Цей процес обумовлений кількома причинами. По перше, перелоги – це колишні агроєкосистеми, де штучно утримувалися завищені показники вмісту солей, в тому числі нітратів та солей амонію. Висока аерація утримувалася за рахунок регулярного обробітку ґрунту. Припинення рільництва запустило

природні процеси зниження таких показників. На окремих стаціонарах вони відбувалися швидше ніж на інших. Цьому сприяв інтенсивний ріст фанерофітів, які поглинали вищеназвані солі. Наприклад, це можна спостерігати на ділянці №4, де зниження сольового режиму відбувається найактивніше, одночасно високими темпами приросту фітомаси. Починаючи із п'ятого року заростання перелогів тут активно поширюється *Pinus sylvestris* L, яка є активним трансформатором едафотопу. Також на деяких ділянках, починаючи з шостого року заростання перелогів, з'являється *Betula pendula* Roth, що також здатна з часом трансформувати едафотоп в бік зниження вмісту солей. Це особливо сильно проявляється на дерново-підзолистих ґрунтах із малим вмістом гумусу (Наумова 2005; Сорокіна, Сорокін 2006).

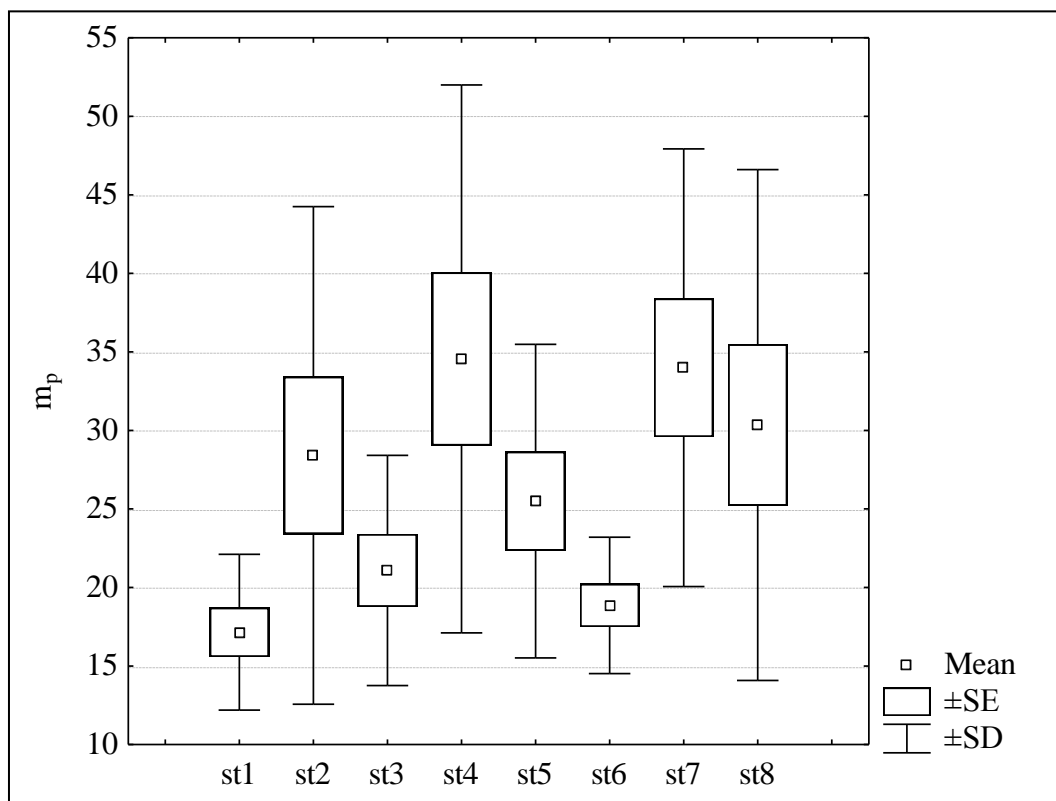


Рис.13. Діаграма внеску в дисперсію показників фітомаси на різних стаціонарах.

Сингенез пов'язаний із проростанням рослин, насіння чи вегетативні частини яких вже знаходилися в ґрунті або проникають зовні. В окремих випадках темп зростання фітомаси може мінятися в залежності від їхнього видового складу. Це може здійснюватися як через активний ендоекогенез спричинений цими видами так і через їхні аллопатичні властивості. Наприклад, поява на четвертій ділянці *Hieracium pilosella* L. разом із *Pinus sylvestris* призвела до активного пригнічування лучної рослинності та до формування флористичного блоку близького до класу *Koelerio-Corynephoretea* Klika in Klika et Novák 1941.

Таким чином, на поступове зростання дисперсії впливає як антропогенний тиск так і трансформація едафотопу через появу тут певних видів едифікаторів.

У першому наближенні динаміку величини фітомаси апроксимовані логарифмічною кривою, достовірність апроксимації якої найвища (0,59). Показник кореляції за цією закономірністю досить високий – 0,77. Незважаючи на відмінності в часі та умовах середовища, ці результати дуже близькі до отриманих Г.О. Хаурдіною для перелогів Київського Полісся.

Рівнянням для нашої моделі є логарифмічна функція:

$$y = 4,1159 + 14,645 \ln x$$

де  $y$  – запас надземної фітомаси, т/га

$x$  – час від початку заростання перелогів, років.

Слід відмітити, що існує схожість коефіцієнта «а». У нашому випадку  $a=4,1159$  а в дослідженнях Г. О. Хаурдіною  $a=3,8$ . Незважаючи на дев'яносторічну різницю тривалості

заростання перелогів, цей показник дуже близький, що може вказувати на ймовірну можливість створення універсальної математичної моделі прогнозування динаміки.

Вісімдесяти описів зроблених на стаціонарах за перші десять років заростання перелогів недостатньо для створення повноцінної моделі динаміки екосистем. Для розширення обраного масиву даних усього масиву в 835 описів ми обрали 251, які близькі за едафічними показниками до умов в межах стаціонарів (рис. 14).

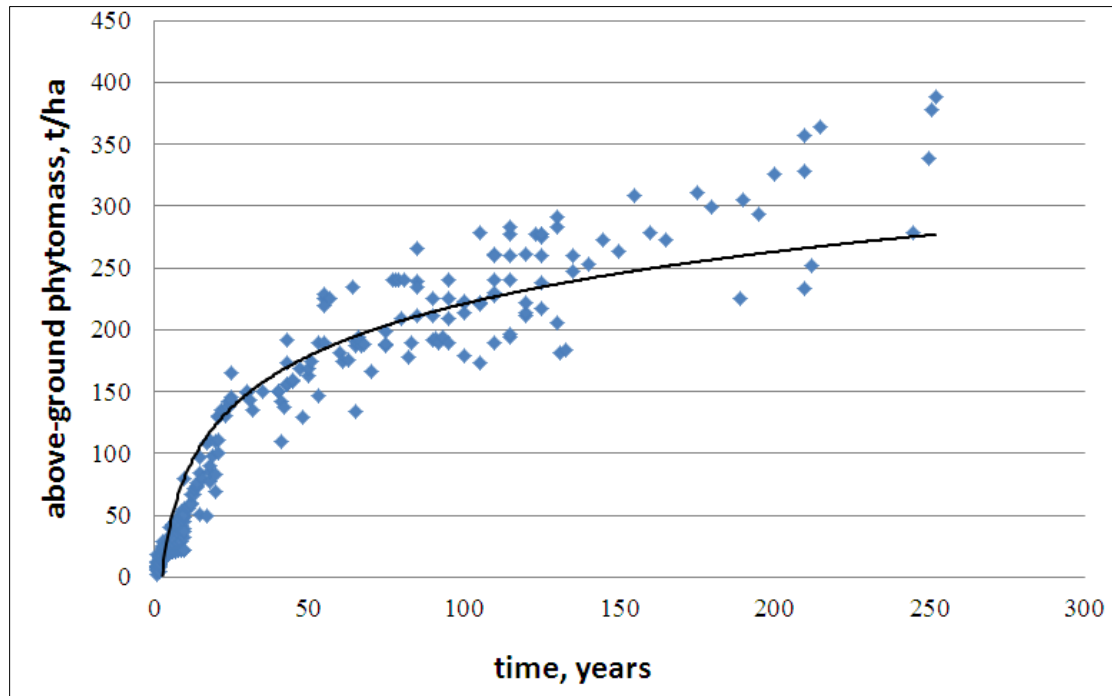


Рис 14. Зміна наземної фітомаси з часом в аналогічних умовах аналогічних стаціонарам.

У результаті апроксимації логарифмічною кривою, ми отримуємо рівняння:

$$y = 58,785 + 60,718 \ln x$$

Значна відмінність в показниках обумовлена різницею в віці насаджень, їхньому типі. Дослідження на стаціонарах охоплюють періоди заростання перелогів протягом перших десяти років, дослідження Г.О. Хаурдінової соснові лісові насаджень на перелогах протягом 100 років, а наше узагальнююче дослідження включає усі типи насаджень різних за походженням в подібних едафічних умовах. Крім того насаджень віком старших 120-130 років описано дуже мало. Тому точне положення множини точок в цій зоні нам невідоме. Велика частина вікових насаджень піддається антропогенному впливу різного типу (рекреації, санітарні рубки, тощо). Для виключення із нашої моделі випадків алогенних сукцесій, ми застосували фільтр, який виключив усі екосистеми старші за 10 років з рівнем антропогенної трансформації вище 9 балів за шкалою Дідуха-Хом'яка (еугемеробні за Blume Н.Р. та Sukopp Н.).

Це дозволяє нам поставити проблему існування єдиної математичної моделі для усіх варіантів динаміки екосистем. Іншими словами, необхідне лише розширення діапазону досліджень до універсальної формули чи для кожного варіанту сукцесій існує своя математична закономірність? Для розв'язання цієї проблеми необхідно інтегрувати усі можливі виміри запасів фітомаси в насаджень з відомим віком. Якщо допустити гіпотезу, що усяке відхилення від автогенної сукцесії в бік алогенної призводить до зниження фітомаси, то ми можемо взяти максимальні значення для кожної вікової групи і побудувати модель на основі закономірностей їхнього розміщення. Винятками із наведеного випадку може бути проникнення видів із вищою ефективністю фотосинтезу (тип С4 замість С3), антропогенна діяльність пов'язана із штучними насадженнями швидкоростучих фанерофітів або із підвищенням родючості ґрунту мінеральними добривами чи органічними відходами. Ці випадки не досить часто поширені. Їхній вплив можна зменшити, якщо застосовувати модель для окремої природної зони чи геоботанічної округи, а

також використати значну кількість вимірювань в контрольованих умовах (об'єкти природно-заповідного фонду).

У обох досліджених випадках спостерігається високі показники кореляції між віком насаджень та їхньою надземною фітомасою – 0,77 та 0,94 відповідно. Це вказує на можливість використання величини запасу надземної фітомаси, як основи для виведення показника динаміки. Ця величина дозволить не лише оцінювати стан екосистем як ланок сукцесійних серій, а й стати основою для прогнозування їхнього подальшого розвитку.

Ми висунули гіпотезу, що види можуть існувати лише за певних величин запасів надземної фітомаси в екосистемі. Для цього встановили, як міняється проективне покриття окремих видів рослин під час зміни надземної фітомаси угруповань, в які вони входили (рис. 15). Ці зміни можна описати нормальним розподілом (кривою Гауса) згідно з законом толерантності Шелфорда. Кожен із видів може знаходитися лише в певних межах витривалості. Відхилення від оптимуму супроводжується зниженням проективного покриття виду. Це відкриває можливості використання синфітоіндикаційних методів визначення показника динаміки.

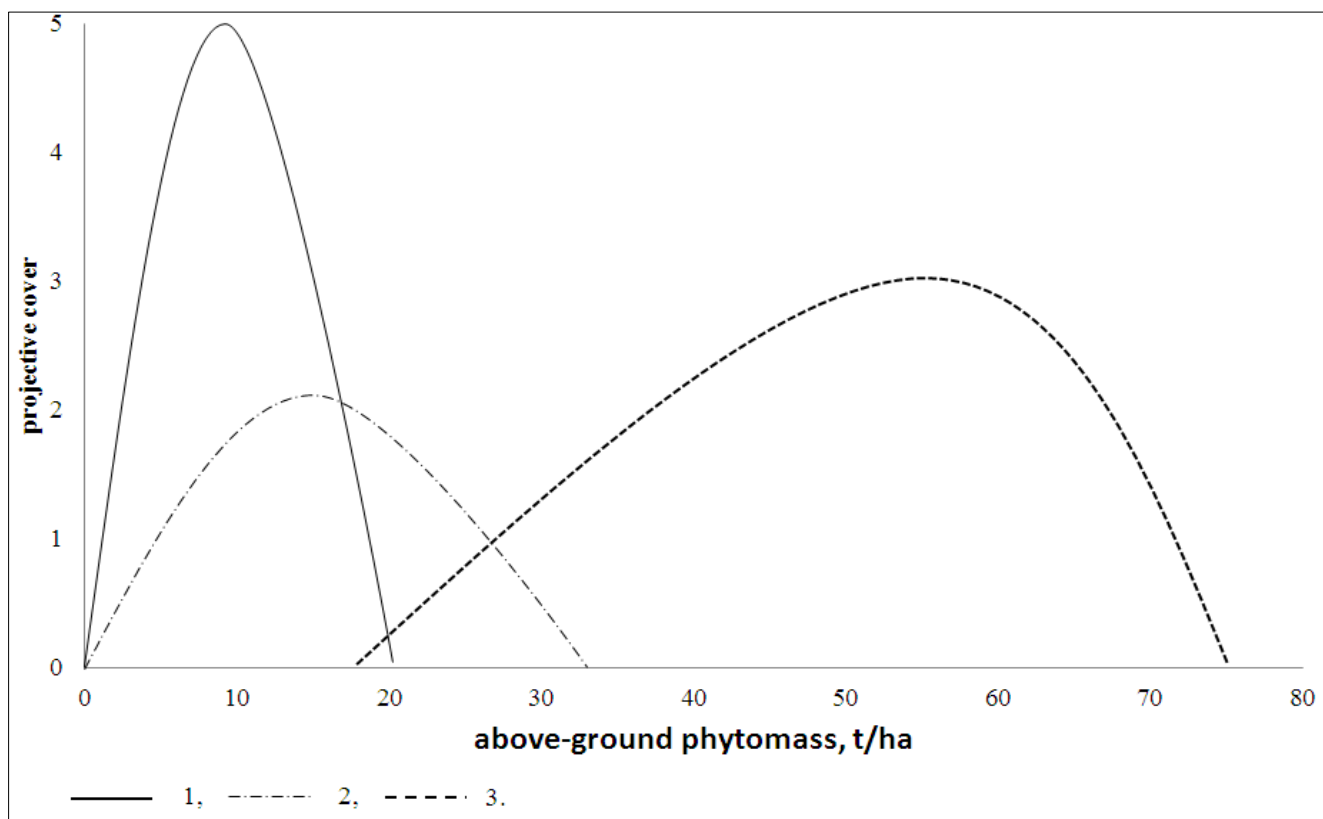


Рис. 15. Зміна узагальнених показників проективного покриття *Echinochloa crusgalli* (L.) P.Beauv. (1), *Convulvulus arvensis* L. (2) та *Salix caprea* L. (3) в угрупованнях із різними показниками надземної фітомаси.

Однак, існує ряд причини, через які надземна фітомаса сама по собі не може бути універсальним індикатором динаміки. В нашому дослідженні першими з'явилися угруповання сформовані переважно терофітами. Їхня фітомаса майже повністю розкладалася протягом міжсезоння. У перші 3 роки з моменту припинення обробітку ґрунту, енергія у екосистемі практично не накопичувалася. Збільшення надземної фітомаси відбувалося через зростання первинної продукції. Ці зміни обумовлені різким зростанням проективного покриття багатьох сегетальних рослин і заселенням більш продуктивними рудеральними видами. Вони ще не можуть говорити про відчутне зниження ентропії системи, тому не можуть служити індикаторами саморозвитку. Дехто із дослідників відмічали випадки, коли під час автогенної сукцесії спостерігається певне зменшення надземної фітомаси (Титлянова, Афанасьєв, Наумова, 1993). Це спричинюється витісненням високорослих рудеральних видів рослин лучними або заміні їхніх

домінантів відновлювальних лісів (*Betula pendula* Roth., *Populus tremula* L. *Salix caprea* L.) на представників передклімаксичних та корінних лісів (*Quercus robur* L., *Carpinus betulus* L. *Acer platanoides* L.). Зниження фітомаси на ранніх стадіях вторинної сукцесії, які описує Тітлянова А.А. із співавторами (Тітлянова, Афанасьєв, Наумова, 1993) мають аналоги й для лісової стадії. Це інколи спостерігається на території Центрального Полісся. Його спричиняє випадання домінантної *Betula pendula*, що протягом кількох років знижувало фітомасу. Наприклад, із 205т/га до 194,3 т/га, із 237,7т/га до 210,9т/га; із 232т/га до 194т/га. *Quercus robur*, що знаходився у другому ярусі, не міг одразу відновити цю втрату через його низьку швидкість росту.

Ще одним важливим показником природної динаміки (автогенної сукцесії) є темпи приросту фітомаси, що підсумовують, як збільшення продуктивності, так і накопичення маси багаторічників (рис. 16). На ділянках для стаціонарного дослідження відновлення рослинності перелогів темпи приросту відрізнялися в різний час. Ці відмінності викликані, як внутрішніми, так і зовнішніми причинами. Посеред зовнішніх факторів нами відмічено різні види антропогенного впливу, зоотичні та мікрокліматичні фактори, занесення насіння із сусідніх біотопів, тощо. Ці відмінності присутні на окремих стаціонарах. Деякі коливання темпів приросту надземної фітомаси були синхронізовані. Це вказує на те що вони викликані внутрішніми причинами – змінами домінантів чи їхніх біоморфи, структурними перебудовами фітоценозу, тощо. Вони проявлялися у момент зниження рівня домінування однорічників, формування стійкого лучного угруповання із участю дворічників, утворення ярусу фанерофітів.

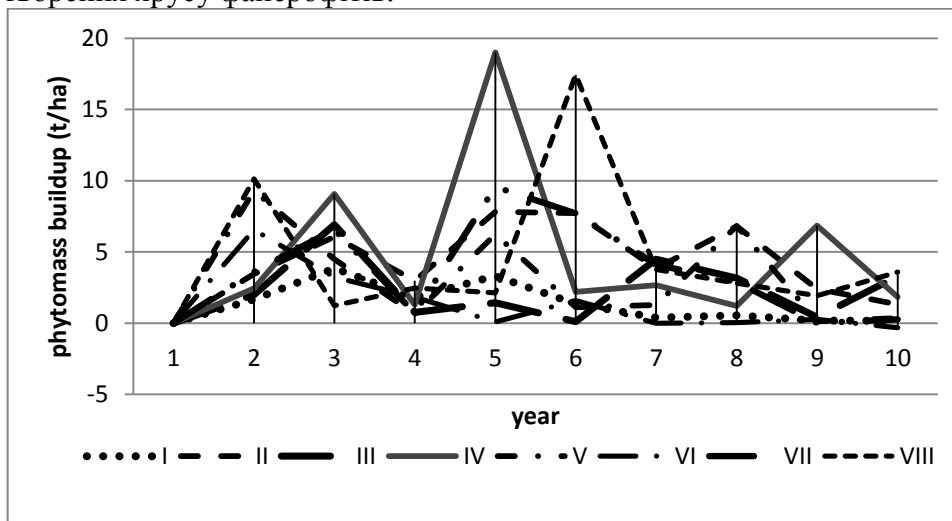


Рис 16. Темпи приросту фітомаси на перелогах (т/га).

Ми можемо припустити, що згідно з термодинамічними характеристиками, автогенні сукцесії супроводжуються закономірним підвищенням кількості законсервованої у біомасі енергії й пов'язаного із ним зниженням ентропії. Із позицій синергетики – це ускладнення структури екосистеми із збільшенням та ущільненням упаковки еконіш.

Реакція систем із рівнем організації нижче організму реагує на баланс енергії та ентропії майже миттєво. Ця реакція поширюється із швидкістю світла\*. Зважаючи на відстань між атомами під час хімічних реакцій на цей час можна не зважати. Екосистеми в порівнянні із швидкістю світла теж дуже малі об'єкти. Воно може поширитися усією біосферою за 0,13 с. Однак реакція елементів екосистеми чи її, як єдиного цілого, сповільнюється через численні непрямі механізми. Наприклад, опосередкований вплив циклічної зміни сонячної активності на популяцію рисі займає більше як один вегетаційний сезон. Вона проходить через процеси росту рослинності (фотосинтез, транспорт і накопичення речовин під час росту рослин) та життєдіяльність зайця (його пластичний і енергетичний обмін, зміни поведінки, тощо). Пролонгована реакція екосистеми на зміни призводить до паралельного існування двох протилежних процесів – алогенних і автогенних. Це певною мірою сповільнена реалізація принципу Ле Шательє-Брауна\*. В момент дії зовнішнього фактора відбуваються алогенні сукцесії, і водночас реакція системи на зовнішній фактор – автогенні сукцесії.



Незважаючи на видимі відмінності, більшість підтипів сукцесій та їхніх варіантів або моделей добре вписуються в описаний для екосистем принцип Ле Шательє-Брауна (Бажин, Іванченко, Пармон 2004). Таке трактування співвідноситься із теорією необоротних нерівноважних процесів І. Пригожина. Вона твердить що під дією на систему зовнішніх факторів, які перешкоджають її рівноважному стану, ентропія зростає, а при відсутності таких факторів вона зменшується, прямує до нуля (Дедю, 1990).

Отже, усі різновиди сукцесій можна описати алогенні зміни, що виникають під тиском зовнішніх чинників та автогенних змін, що є відповіддю систем на зовнішній вплив відповідно до принципу Ле Шательє-Брауна. При цьому, останні відбуваються через структурну самоорганізацію екосистеми (сингенез) і зміни екоотопів біотою (ендоекогенез).

Протягом останніх 70 років в середовищі екологів не стихає дискусія щодо твердження про те, чи буде знижуватися ентропія екосистем під час автогенної сукцесії. Наука спостерігає велику кількість прикладів другого закону термодинаміки\* у фізиці, хімії та астрономії, однак із іншого боку функціонування та еволюційний розвиток біосистем супроводжується зниженням ентропії, що на перший погляд порушує цей закон (Дідух, Лисенко, 2009; Гленсдорф, Пригожин, 1973). Причина цих відмінностей у такій властивості екосистем, як емерджентність. Системи атомного чи молекулярного рівня організації не можна на пряму порівнювати із екосистемами або біосферою. З погляду історії науки складалося враження, що на використання принципів термодинаміки в біології було накладено табу. Першим, хто порушив його був Е. Шредінгер, який в 1944 році розглядає його у своїй роботі «What is Life? The Physical Aspect of the Living.» Він описує термодинамічний парадокс у живих системах постійним обміном енергією з навколишнім середовищем і здатністю біосистем до самоорганізації. Перший випадок зі слів Е. Шредінгера та його послідовників спричинює зниження ентропії за рахунок перенесення її поза межі системи. Другий випадок, говорить про те, що самоорганізація є силою із протилежною дією до зростання міри хаосу, що проявляється в зростанні кількості і різноманітності складових елементів системи та зв'язків між ними. Ці ідеї Е. Шредінгера було втілено у ряд нових досліджень термодинамічних параметрів екосистем.

Теорія термодинаміки, яка зароджувалася в 18-19 століттях намагалася описати фізико-хімічні процеси. Наприклад, класичне рівняння Р. Клаузіуса (1850) вказує на зростання температури системи під час надходження у неї енергії чи зростання ентропії, якщо цього не відбувається (Пригожин, 1960; Гельфер, 1981):

$$dS = \frac{\Delta Q}{T}$$

де  $dS$  – ентропія фізико-хімічної системи,  $\Delta Q$  – теплота системи,  $T$  – температура системи.

Отже на рівні атомному чи молекулярному рівні організації надлишок енергії перетворюється на температуру. У біосистемах ми цього не спостерігаємо. Оскільки, живі системи є комплексом упорядкованих хімічних реакцій, ключову роль в яких відіграють високомолекулярні ферментні реакції у водних розчинах, то вони можуть існувати лише в вузькому температурному діапазоні. Отже зниження ентропії не супроводжується змінами температури. За словами Раймонда Ліндемана енергія витрачається не лише на виконання роботи живими організмами і на утримання балансу їхньої температури, а й на деякий час консервується у біомасі (Lindeman, 1942).

Ентропія надогранізованої біосистеми пов'язана із балансом між трьома потоками енергії: вхідного, вихідного і законсервованого. В межах цього переліку добре прогнозованому упорядкуванню й переміщенню у межах екосистеми підкоряється лише та, яка фіксується продуцентами. Одна частина такої енергії одразу ж розсіюється. Решта протягом певного часу рухається через ланцюги живлення (трофічною мережею). Кожна екосистема протягом тривалого часу зберігає певну кількість енергії, що не полишає першого енергетичного рівня (консервується продуцентами). Кількість законсервованої енергії екосистемою енергії буде оберненою до рівня її ентропії, тому що вона таким чином уникає прямого чи не надовго відтермінованого розсіювання. Оскільки, реакція екосистеми є пролонгованою, то другим важливим показником є час збереження цієї маси в продуцентах. Для хімічних чи фізичних реакцій час, протягом якого енергія

зберігається в цих системах без трансформації чи розсіювання, буде настільки малим, що ним логічно ігнорувати.

Таким чином, ми можемо виразити ентропію через співвідношення енергії зафіксованої автотрофами до тієї, яку вони затримують протягом певного часу:

$$S_e = \frac{\Delta E_a}{\sum E_k t}$$

де  $S_e$  – екосистемна ентропія;  $\Delta E_a$  – енергія поглинута автотрофами;  $E_k$  – енергія, яка утримується видом автотрофів;  $t$  – час, протягом якого енергії утримується певним видом автотрофів.

Поглинута енергія накопичується у вигляді спеціальних органічних речовин, тому основним показником ентропії буде величина її фітомаси:

$$E_k = \sum m_a k_m$$

де  $m_a$  – маса особин виду автотрофів в описі;  $k_m$  – коефіцієнт співвідношення фітомаси та поглинутої енергії.

Встановлення точних показників фітомаси буде складною емпіричною проблемою. Часто точні дані можна буде отримати лише через повне знищення продуцентів досліджуваної ділянки. Це у багатьох випадках є неприпустимим. Наприклад, коли досліджуються раритетні оселища, або ті, які містять раритетні компоненти біоти чи знаходяться на території об'єктів природно-заповідного фонду. Слід зважати на те, що енергоефективність маси різних частин рослини в різні періоди життя продуцентів та в різних умовах середовища відрізняються. Тому слід замінити абсолютні показники фітомаси на відносні. Дослідження показують, що кількість фітомаси буде прямо пропорційна проєктивному покриттю фототрофів або площі контактної із середовищем поверхні для хемотрофів. Однак, під час обрахунків маси окремих особин ми отримуємо значну похибку. Особливо це стосуватиметься крупних видів. Для великих масивів даних похибка вимірювання знизиться до практично допустимих величин. Це можна виразити за допомогою формули щодо енергії, яка утримується певним видом автотрофів у межах опису:

$$E_k = \sum P k_p k_m$$

де  $E_k$  – енергія, яка утримується видом автотрофів;  $k_p$  – коефіцієнт перерахунку зв'язку проєктивного покриття з масою;  $P$  – проєктивне покриття.

При цьому, ми можемо використовувати лише надземну фітомасу. Існують певні співвідношення між проєктивним покриттям підземної та наземної частини рослин. Це призводить до пропорційних відмінностей між їхніми масами. Наприклад, в умовах оптимальної зволоженості вони часто співвідносяться як один до одного. Коли зволоженість росте, то співвідношення між покриттям підземної і надземної частин змінюється обернено пропорційно. Отже, формула ентропії екосистем після спрощення набуває такого вигляду:

$$dS_e = \frac{\Delta E}{\sum m_{apn} t_n}$$

де  $S_e$  – ентропія,  $\Delta E$  – різниця між енергією, що потрапляє в екосистему і залишається в ній,  $m_{apn}$  – надземна фітомаса виду  $n$ ,  $t_n$  – вік виду  $n$ .

Оскільки, ентропія закономірно знижується під час автогенних сукцесій, то із неї можна вивести універсальний показник природної динаміки. Його абсолютне значення буде встановлюватися виключно для території однієї природної зони. Саме тут, різниця між енергією, яка потрапляє на поверхню і, тією яка стає доступною автотрофам для перетворення у первинну

продукцію, буде приблизно сталою. Отже, в межах такої території її можна знехтувати величиною. В такому разі рівняння умовної ентропії екосистем конкретної природної зони набуває такого вигляду:

$$dS_{ez} = \frac{1}{\sum m_{apn}t_n}$$

Оскільки, ентропія екосистем під час автогенних сукцесій знижується, а показник природної динаміки зростає, то він буде оберненою величиною до неї величиною але лише в межах конкретної природної зони. Таке рівняння матиме вигляд:

$$S_a = \sum m_{apn}t_n$$

де  $S_a$  – абсолютне значення показника динаміки

Розглядаючи різноманітність екосистем певного регіону ми бачимо значні відмінності між деякими типами виражені в великих цифрових значеннях. Наприклад, для типів екосистем визначених за їхніми автотрофними блоками ми бачимо ряд незручностей для використання (табл. 6). Тут спостерігається величезна різниця для різних етапів сукцесії. Наприклад, під час вторинної сукцесії на перелогах дерново-підзолистих ґрунтів, він змінюється від 6 до 40, а вже під час відновлення після вирубки корінного лісу, протягом того самого часу значення міняються від 500 до 1000 одиниць. Це створює ряд незручностей для їх використання, порівняння та графічного аналізу. Якщо в межах одного графіку розмістити точки із величинами абсолютного показника природної динаміки для екосистем на ранніх стадіях сукцесії і екосистемами перестійних корінних лісів, то ми будемо вимушені будувати координатну площину, де розмах шкали досягатиме 10000 одиниць. Інакше ми будемо вимушені надмірно генералізувати дані на ранніх стадіях сукцесії, що понизить якість нашого аналізу.

Вимірювання із використанням видалення та зважування фітомаси і її віку створює ряд незручностей. По перше, це трудомісткий та високо вартісний процес. По друге, його не можна застосовувати під час стаціонарних досліджень однієї і тієї ж ділянки. Вимірювання фітомаси – це сильний інвазійний метод, який зміщує стадію сукцесії в бік піонерного етапу і виявляє себе як алогенна сукцесія. По третє, цей метод є неприпустимим в раритетних оселищах або тих, що містять раритетні компоненти біоти, а також на території об'єктів природно-заповідного фонду.

Для уникнення вищесказаних проблем аналізу показника динаміки необхідно здійснити дві зміни щодо застосування показника природної динаміки. По перше, потрібно перейти від абсолютних значень до відносних, виражених в балах. По друге, потрібно перейти від прямого вимірювання маси та її віку до визначення за індикаторними ознаками відповідних певним значенням показника динаміки.

Виходячи із вищесказаного, ми маємо побудувати шкалу відносного показника динаміки співвідносно із величинами шкал уніфікованої фітоіндикаційної шкали Дідуха-Плюти\*. Величина цієї шкали має бути співвідносна із шкалами провідних факторів диференціації екосистем – вологістю та трофністю (див. пункт 3.7). Оскільки, в ній багаторічний режим вологості має максимальне значення 23, а загального сольового режиму – 19, то показник природної динаміки матиме значення середнє між ними – 21 бал.

Використовуючи аргументацію переваг моноцентричної моделі, слід шукати індикаторні ознаки відповідних змін, що супроводжують автогенну сукцесію, в рослинах. Мова іде, насамперед, про те, що об'єднує їх із енергетичними потоками що ідуть в екосистему. Ефективність захоплення цих потоків залежить від типу фотосинтезу та проективного покриття фото синтезуючої поверхні. Оскільки, різниця між окремими типами фотосинтезу є на кілька порядків нижча ніж різниця між проективними покриттями, то саме останні мають бути частиною індикаторної ознаки.

**Табл. 6. Абсолютні значення показників природної динаміки для деяких типів екосистем встановлених за їхніми автотрофними блоками.**

Класи рослинних угруповань	$S_a$ (т/га*роки)		
	середнє	максимальне	мінімальне
Вільхові ліси	148,89	1201,50	8,52
Полинники	3,00	152,51	0,17
Наскельні папоротникові зарості	418,20	3214,40	5,82
Синатропізовані трав'яні узбережжя	2,10	3230,88	0,11
Верескові пустощі	73,20	426,28	4,33
Широколистяні ліси	1288,10	94478,60	13,00
Харові водойми	0,12	1,19	0,04
Післялісові малинники та злаковники	56,91	1576,74	3,80
Верболози	73,80	691,20	8,10
Нітрофіковані узлісся	64,25	589,94	3,15
Прісноводні літоралі	1,02	8,10	0,29
Пустощі	11,40	283,13	3,56
Евтрофні водойми	0,78	3,00	0,14
Чагарниково-малинникові зарості	135,13	1248,30	8,00
Луки	8,00	310,42	0,65
Заболочені березові ліси	136,00	451,46	24,54
Псамофітні злаковники	46,17	383,25	1,46
Оліготрофні болота	41,96	1049,00	2,18
Евтрофні болота та узбережжя	2,75	136,00	0,32
Подорожникові пустощі	1,20	3345,60	0,04
Споришеві пустощі	0,32	6,48	0,02
Мезотрофні водойми	0,64	24,00	0,01
Надтерасові соснові ліси	179,97	325,88	87,44
Кверцетальні термофільні ліси	487,04	1042,40	220,55
Ацидофільні дубові ліси	819,11	2635,73	9,59
Мезофітні чагарники	283,13	727,90	7,02
Робінієві синантропні ліси	214,40	1683,78	9,59
Вербові ліси	59,12	426,28	2,58
Мезотрофні ліси	8,40	58,11	1,39
Наскельні пустощі	16,81	179,97	1,84
Сегетальні екосистеми	0,36	9,00	0,10
Узлісся	28,96	232,42	2,13
Бореальні ліси	595,98	2776,08	13,50

Під час сукцесійного процесу відбувається велике число змін структури екосистеми. Це стосується біоморф, біомаси, висоти організмів, їхнього видового складу, віку, ярусності тощо. Важливо підібрати ту групу параметрів, які відображали б найбільш суттєві структурні перетворення (Дідух, Плюта, 1994).

Я.П. Дідух і П.Г. Плюта у своїй роботі « Фітоіндикація екологічних факторів» (1994) пропонують виділяти для оцінки зміни структури екосистем тільки ті фактори, що пов'язані із глибинною суттю екосистеми за її визначенням. Іншими словами, виділяти ті індикаторні ознаки,

які породжені життям та відсутні у абіотичних умовах. Вони, підтримуючи ідею В.М.Шмідта, пропонують зіставляти певні кількісні співвідношення для різних показників (1984).

Використавши просту умовну шкалу порушеності, ми можемо спостерігати різницю у співвідношенні представників із різних родин рослин під час різних етапів сукцесії. Ними було доведено, що найкраще відображає степінь порушеності (величина протилежна показнику природної динаміки) співвідношення між представниками родин *Asteraceae* + *Brassicaceae* із одного боку та *Rosaceae* із іншого. У рудеральних та сеgetальних екосистемах цей показник коливається від 6,3 до 15,9; для стадії злаковників (болота і луки) від 2,5 до 5,1; в лісових екосистемах від 0,5 (дубові) до 1,1 (соснові). Однак, цей метод містить кілька слабких місць. Наприклад, рід *Potentilla*. Види, які належать до цього роду, такі як *Potentilla erecta* (L.) Hampe і *Potentilla alba* L. частіше за все зустрічаються у соснових і дубових лісах. Їхня присутність в таких екосистемах збільшує похибку результатів в порівнянні із реальністю.

Також, можна отримати непогані результати через співвідношення між біоморфами (відношення кількості фанерофітів + хамефітів до терофітів). Показники, визначені у такий спосіб, рівні 0,1 щодо сеgetальних екосистем та 10,3 для сосново-дубових лісів. Водночас, хамефіти можуть домінувати, також в чагарничкових екосистемах і в лісових. Однак, в малопорушених дубових пралісах, що найбільше наближені до кліматичного клімаксу, вони зустрічаються рідше. В порушених соснових або сосново-дубових лісах присутність хамефітів помітніша (наприклад, верес звичайний *Caluna vulgaris* (L.) Hill.). Отже, в першому випадку, ми отримуємо показник 8 одиниць, а в другому між 9 та 10,3.

Аналогічні результати ми можемо отримати через порівняння співвідношень представників видів із різними листовими пластинками (склероморфні / гігроморфні), ті що належать до різних стратегій (патієнти / експлеренти), або за допомогою тих, які належать до інших родин (*Fabaceae* + *Coryopheraceae* / *Cyperaceae*).

Однак, за цією методикою було проаналізовано групи екосистем дуже високого порядку. Наприклад, злакова стадія включала, як луки, так і болота. Природно, виникає запитання: чи працюватиме один із підходів на нижчих рівнях. Особливо, якщо оцінювати їхню порушеність за кожним конкретним описом.

Розмістимо усі основні компоненти призначені для обрахунку природного показника динаміки на осі «Х». На осі «У» розмістимо шкалу життєвості за якимось із параметрів. Це створить умови для перевірки відповідності таких показників закону оптимуму. За вищезазначеними параметрами не завжди можна не лише спостерігати за утворенням кривої Гауса\*, а й у деяких описів та на певних відрізках сукцесії взагалі не можливо визначити такий показник.

Наприклад, в перші роки заростання перелогів часто взагалі не вдається визначити показник динаміки для жодного опису. Лише із другого року, на одній з ділянок для стаціонарних досліджень (№8) відмічено одного представника родини *Rosacea* – гравілат міський (*Geum urbanum* L.) Лише на восьмому році спостережень зникають описи, де застосування цієї методики неможливе. Крім цього показники коливаються не через відповідність реальному перебігу сукцесії, а із інших причин. У деяких випадках (другий рік на ділянці № 8) встановлене співвідношення рівнялося 2, що відповідно до таблиці 12 в монографії «Фітоіндикації екологічних факторів» (1994) зазначене для лісових екосистем. В окремих випадках максимальні значення з'являються на 3-6 рік. Після цього спостерігається закономірне зниження цього показника. Те саме відбувається не лише із співвідношенням в межах родин, а і для усіх інших підходів. Так, на дослідницькому стаціонарі із вивчення заростання перелогів перший аерофіт з'явився тільки на четвертий рік (поодинокі молода особина *Pyrus communis* L. ділянка №6.).

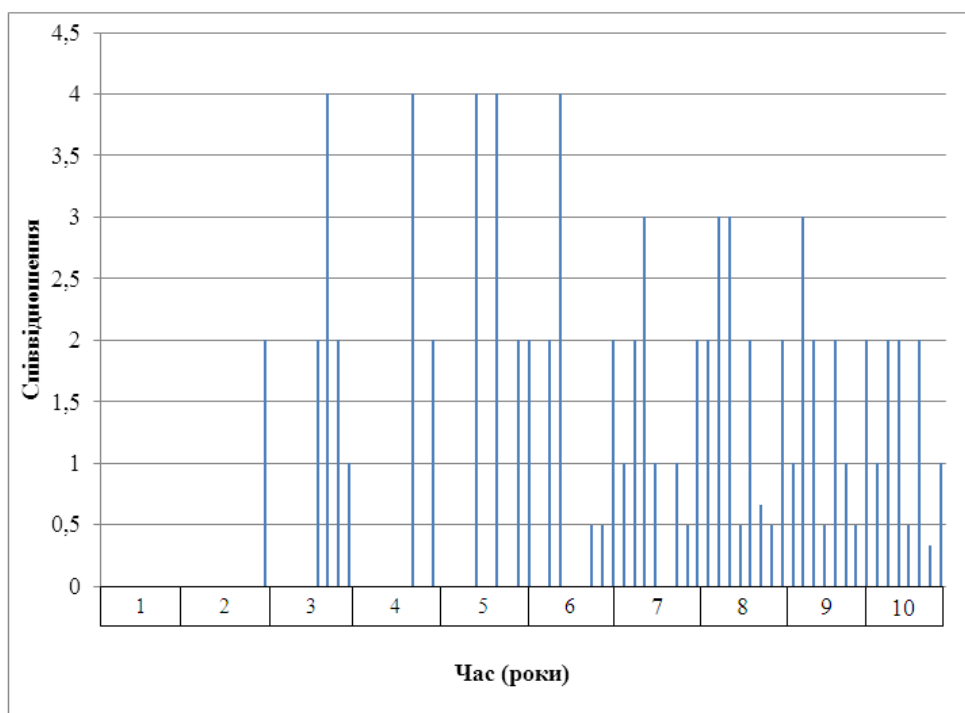


Рис. 17. Показник динаміки (порушеності) визначений за співвідношенням між представниками родини *Asteraceae* + *Brassicaceae* до *Rosacea* у стаціонарних дослідженнях заростання перелогів.

Відсутність в описах представників окремих груп флори не дозволяє використовувати вищеназваний метод, для встановлення показника динаміки із практичною метою чи для побудови допустимо точних моделей екосистем.

Розподіл проєктивних або контактних покриттів автотрофів демонструють класичний розподіл описаний законом оптимуму чи правилом толерантності Шелфорда (рис. 18). Це дозволяє застосовувати класичні фітоіндикаційні методи. При цьому похибка вимірювання буде коливатися від 3% до 10% залежно від кількості видів в описі і наявності їх у використовуваних базах даних. Ця величина співрозмірна з похибкою, яку ми отримуємо, вимірюючи показник динаміки контактним або інвазійним шляхом (5-10%).

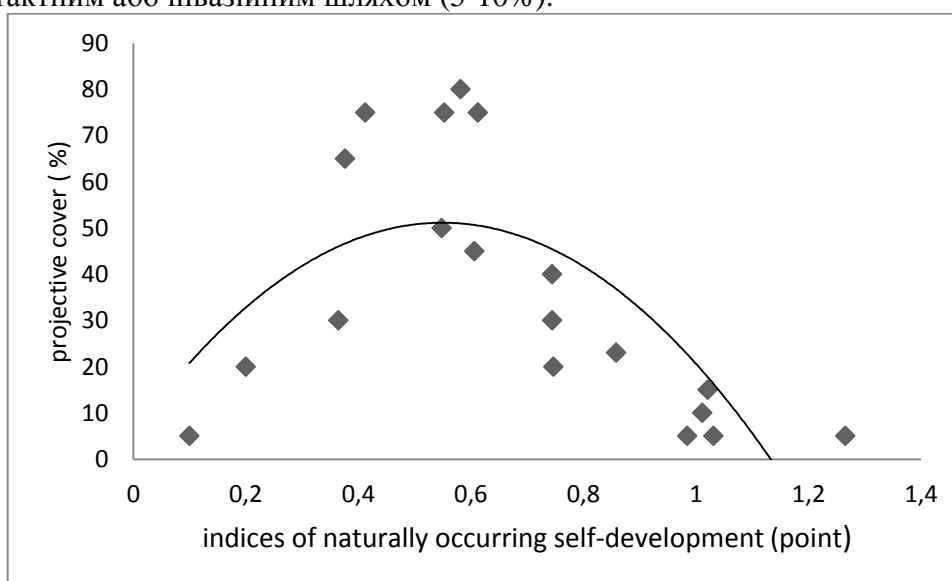


Рис. 18. Зміна проєктивного покриття відносно зміни показника природної динаміки для *Echinochloa crusgalli*.

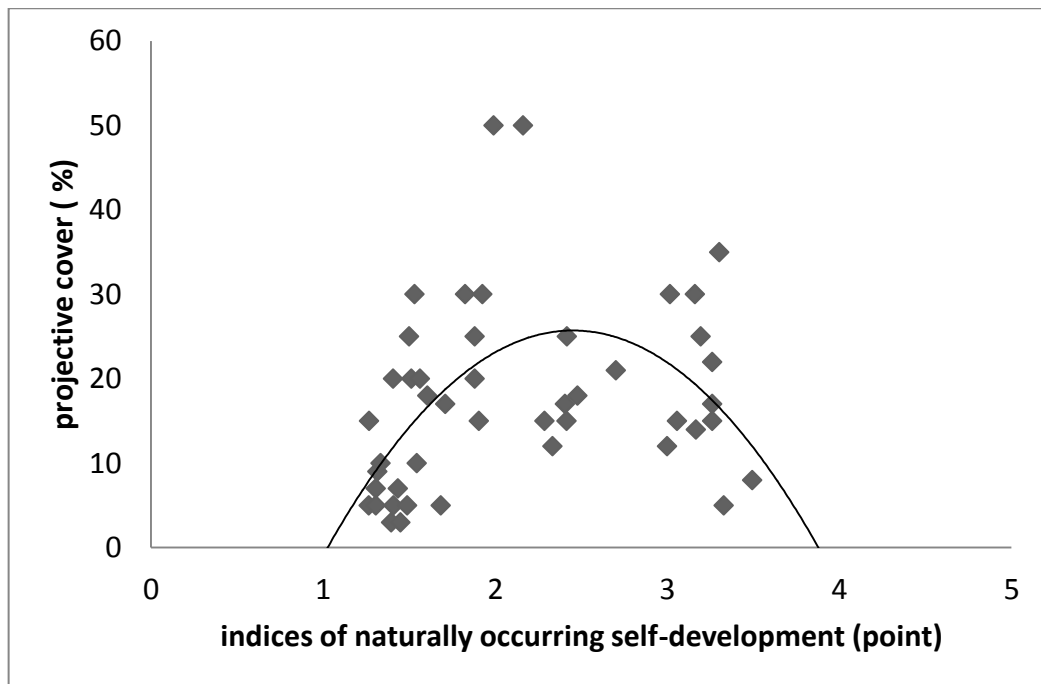


Рис. 19. Зміна проєктивного покриття відносно зміни показника природної динаміки для *Poa prantense*.

На основі емпіричних даних побудовано математичну модель співвідношення абсолютного показника природної динаміки 21-бальної шкалі (рис. 20).

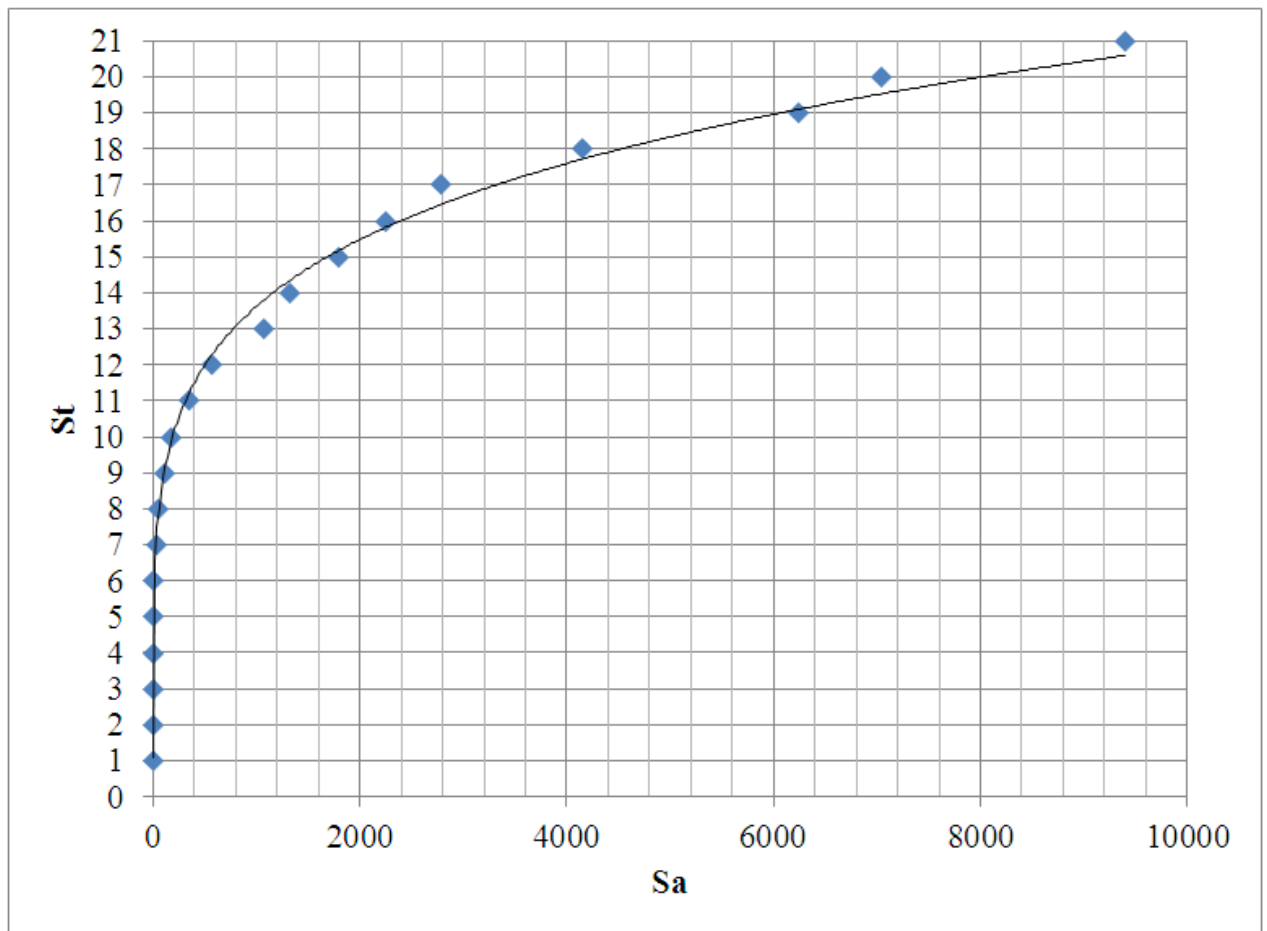


Рис. 20. Апроксимація максимальних значень абсолютного показника природної динаміки.

Ця закономірність можна описати у вигляді математичної моделі:

$$S_t = 3.81 * S_a^{0.17} \quad (3.10)$$

де  $S_t$  – інтегрований показник динаміки,  $S_a$  – абсолютне значення показника природної динаміки.

Модель характеризується високою достовірністю апроксимації\* – 0,976. У різних умовах середовища, особливо при відхиленні від оптимальних чи створених під антропогенним тиском показники регресії та ступенів змінюються. Наприклад, в болотних екосистемах вони дорівнюють 3,97 та 0,18 за показника достовірності апроксимації 0,996.

На основі бази даних про амплітуди толерантності видів до зміни показника природної динаміки можна застосовувати класичну формулу, що застосовується в синфітоіндикації\*. В межах конкретної ділянки, на якій створюється стандартний геоботанічний опис\*, показник природної динаміки дорівнює сумі усіх добутоків визначених проективних покриттів видів на їхнє середнє значення амплітуди толерантності і поділене суму їхніх проективних покриттів.

$$ST = \frac{k_1 s_{t1} + k_2 s_{t2} \dots + k_n s_{tn}}{k_1 + k_2 \dots + k_n} \quad (3.11)$$

або

$$ST = \frac{\sum k_n s_{tn}}{\sum k_n} \quad (3.12)$$

де  $ST$  – синфітоіндикаційний показник природної динаміки,  $k_n$  – проективне покриття для виду «n»,  $s_{tn}$  – середина діапазону толерантності до величини показника природної динаміки для виду «n».

Оскільки, в основі класифікації сучасних екосистем закладений підхід франко-швейцарської школи Браун-Бланке (див. пункт 6.4), то ми ви визначатимемо проективне покриття за модифікованою п'ятибальною шкалою, яка в ній застосовується.

Табл. 7 Шкали проективного покриття в школі Браун-Бланке.

Семибальна шкала	Характеристики семибальної шкали	П'ятибальна шкала	Характеристики п'ятибальної шкали
5	>75	5	>75
4	51-75	4	51-75
3	26-50	3	26-50
2	5-25	2	5-25
1	Одна особина із високим проективним покриттям або численна група особин дуже малим проективним покриттям	1	<5
+	Декілька особин із мінімальним проективним покриттям	1	<5
r	Поодинокі особина із мінімальним проективним покриттям	1	<5

Для зниження похибки визначення природного показника динаміки синфітоіндикаційним методом, слід дотримуватися ряду рекомендацій. Перехід від первинної бази фітоіндикаційних даних до синфітоіндикаційної, варто здійснювати виключно у межах певного природного регіону, бажано для однієї геоботанічної одиниці. Рівень цієї одиниці має бути від геоботанічного округу



до геоботанічної підпровінції. Первинна база даних, яка використовується програмою Simargl 1.12 утворена на основі досліджень Центральнополіського геоботанічного округу. В подальшому вона була розширена описами із інших територій Полісся. В цю базу даних вносилися виключно ті види, щодо яких було визначено показники динаміки використання прямого вимірювання величини надземної фітомаси та її віку присутні не менш ніж у п'яти описах. Мінімальне число описів, що дає право для внесення його у первинну базу коливається від 5 до 10. Кожен новий геоботанічний опис дозволяє вносити в базу даних нові види та уточнювати амплітуду вже тут присутніх. Такий спосіб розширення вносить кілька практичних запитань. Насамперед, мова йде про ймовірність зниження надійності даних за рахунок накопичення похибок. Це вимагатиме ревізії даних із використанням інвазійних методів дослідження динаміки. У 2011 році програма для визначення показників синфітоіндикації використовувала базу даних «EcoDBase 5в» На сьогодні вона розширена і відкоригована до бази даних «EcoDBase 5d» (2017 рік). В 2022 році запланована чергова ревізія цієї бази. Діюча база даних включала 3846 видів, їхніх культурних форм та онтогенетичних варіантів для деревовидних видів.

Різні онтогенетичні та культурні форми, виділені окремо, дозволяють більш точно встановлювати показник природної динаміки, проводити дослідження агроєкосистем та бути більш точним у визначенні показника антропогенної трансформації. Наприклад, у таблиці 8 можна побачити відмінності для дикорослих і культурних форм *Lupinus luteus* L., *Lupinus polyphyllus* Lindl. та *Helianthus tuberosus* L. Слід звернути увагу на низькі показники природної динаміки у культурних видів Це пов'язано із порушеннями, які зазнає агроєкосистема.

Таблиця 8. Різниця в показниках природної динаміки в дикорослих та культивованих популяцій.

Code		62154	2154	62801	2801	62803	2803
Name		<i>Helianthus tuberosus</i> (культ)	<i>Helianthus tuberosus</i>	<i>Lupinus luteus</i> (культ)	<i>Lupinus luteus</i>	<i>Lupinus polyphyllus</i> (культ)	<i>Lupinus polyphyllus</i> Lindl.
Показники факторів	HD	12	12	11	11	11,5	11,5
	FH	5,5	5,5	7	7	8,5	8,5
	RC	8	8	8,5	8,5	5	5
	SL	8	8	4,5	4,5	4,5	4,5
	CA	10	10	5	5	4	4
	NT	6,5	6,5	0	0	6	6
	AE	6,5	6,5	5	5	5	5
	TM	9,5	9,5	10	10	8	8
	OM	10,5	10,5	12,5	12,5	0	0
	KN	7	7	8,5	8,5	8	8
	CR	9	9	11,5	11,5	0	0
	LC	7,5	7,5	8	8	8	8
	HE	12	9	12	8	12	8
ST	1,3	3,5	1,5	4	1,5	3,8	

Отримавши синфітоіндикаційним методом цифрові значення показника природної динаміки, ми можемо спостерігати за процесами ендеокогенезу, які відбуваються вздовж його шкали. Для цього застосовуємо ординаційний метод\*.

Розмістивши в координатах багаторічного вологості і показника динаміки описи екосистем, які зберігалися в лабораторії теорії екосистем на 2020 рік (рис. 21), ми спостерігаємо, як знижується амплітуда. При показниках багаторічного режиму зволоження водних екосистем (22 бали) показник динаміки коливається біля 2 балів. Те саме відбувається і в найсухіших ектопах (8,67 та 8,8 бали), де рівень показника динаміки дорівнює 5,86 та 5,01 бали відповідно.

Аналізуючи графічне зображення взаємозв'язку між багаторічним режимом вологості і показником природної динаміки, бачимо пустий сегмент з боку осі ординат. Він обумовлений відсутністю у цій моделі описів піонерних екосистем під час первинних сукцесій із участю одноклітинних автотрофів. Крім цього, існування такого сегменту викликане існуванням екосистем на ранніх стадіях вторинної сукцесії у оптимальних умовах ґрунтового зволоження. Вони здійснюють швидкий перехід від піонерно-злакової до злакової стадії за рахунок банку насіння. На описаному вище стаціонарі для вивчення заростання перелогів, вже на перший рік в мезофітних умовах (від 11.24 до 12 балів) показники природної динаміки коливаються у межах 2,75-3,47 балів.

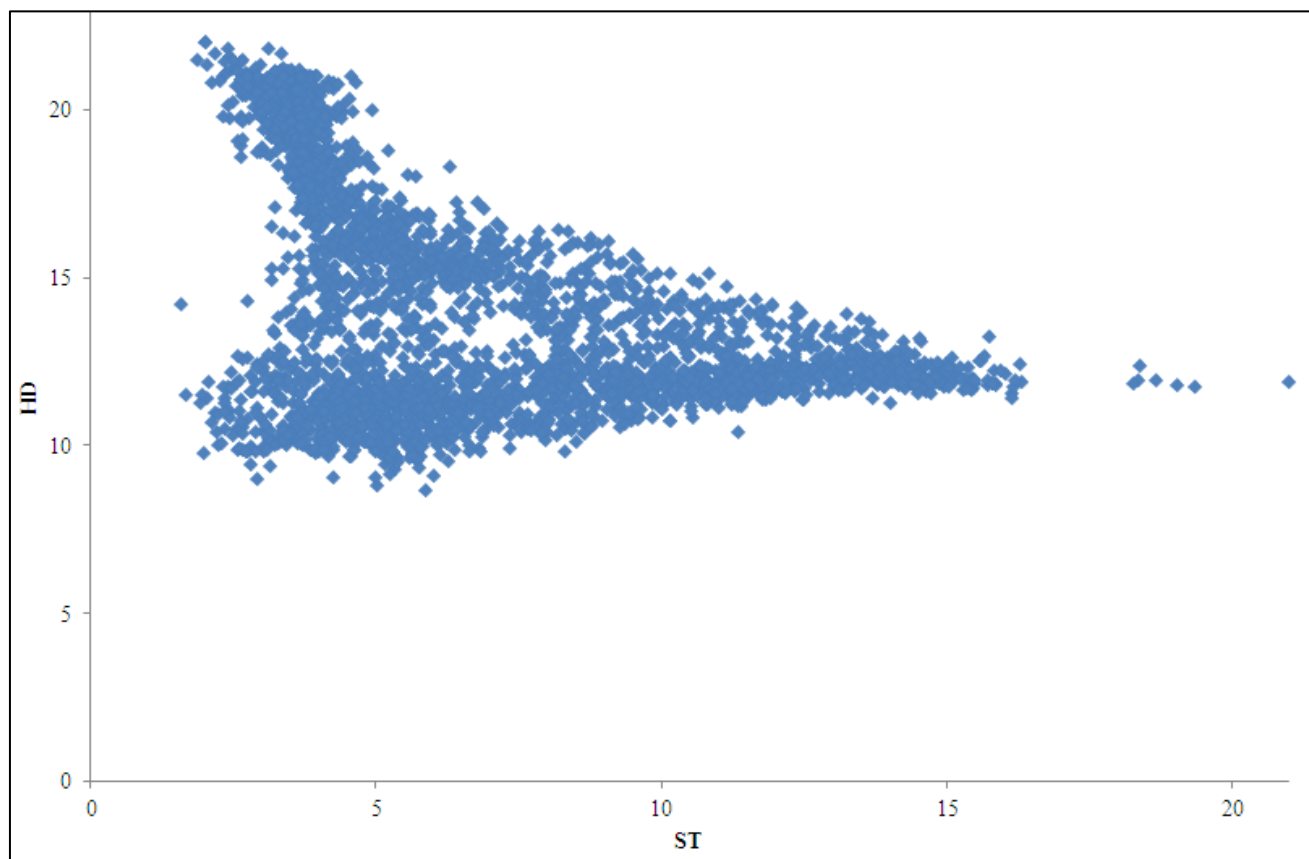


Рис. 21 Зміна показника багаторічного режиму зволоження під час автогенних сукцесій.

Аналогічну картину можна спостерігати і для інших факторів. Графічні моделі цих ординаційних полів\* дещо відрізнятимуться, не втрачаючи суті основних закономірностей. Це обумовлено регіональними особливостями екотопів. В окремих досліджуваних регіонах не завжди представлений весь спектр показників фактору середовища.

Наприклад, для загального сольового режиму (рис. 22) погано представлена нижня частина моделі, особливо в наближеному до початку осі координат місці. Таке відхилення викликане проблемою синфітоіндикаційної оцінки водних екосистем. По перше, як вже згадувалося вище для точного встановлення показника необхідно, щоб в описі було більше 5-10 видів. Оскільки, водні екосистеми – маловидові та монодомінантні, то цю вимогу не завжди вдається виконати. По друге, Полісся сформувалося із видів-вселенців після завершення останнього льодового періоду. Водна рослинність має в основному середземноморське походження. Широкі ареали видів передбачають широкі амплітуди і зміщення оптимумів із наближенням до південніших екотопів.

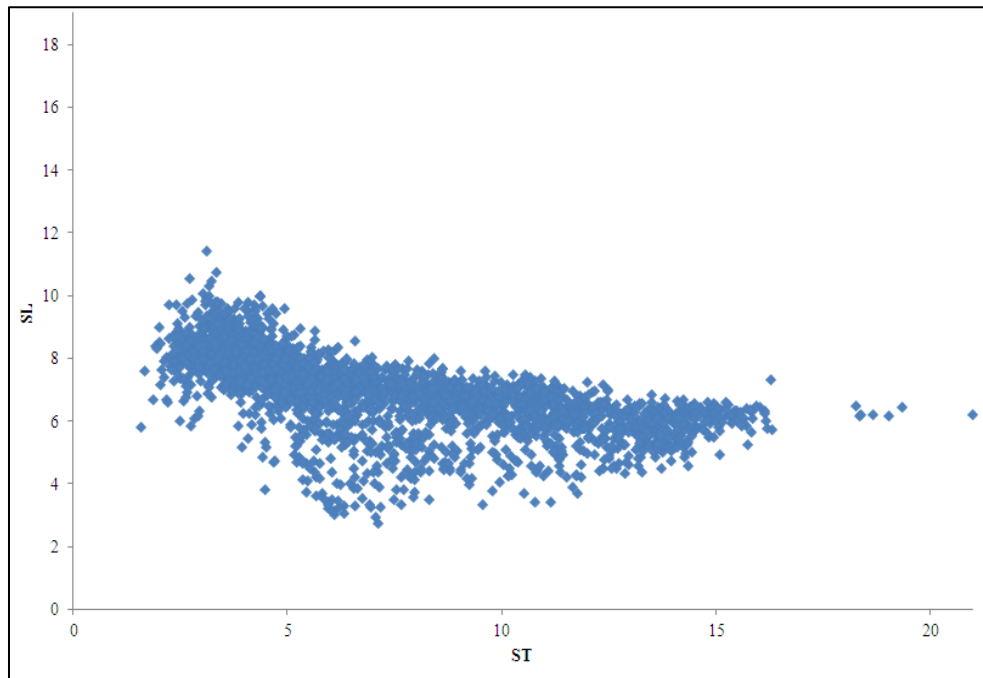


Рис. 22. Зміна показника загального сольового режиму під час автогенних сукцесій.

## 5.2. Типи сукцесій

Відповідно до структурних та функціональних змін в екосистемах ми можемо розділити усі сукцесії на дві великі групи антиподи: алогенні та автогенні (рис. 23). Приймаючи до уваги те, в реальних екосистемах постійно відбуваються обидва процеси, все ж мусимо визнати, що це породжує кілька спостережуваних ситуацій. По перше, домінування процесів самоорганізації та підвищення енергетичної стабільності призведе до автогенних сукцесійних змін. Якщо зовнішні деструктивні зміни руйнують стабілізуючі структурні надбаня, в більшому обсязі ніж ті, що утворюються, то ми спостерігаємо алогенну сукцесію. Оскільки, автогенний процес проявляє себе в накопиченні надземної фітомаси та збільшення її віку, то усякі зовнішні впливи, які ведуть до їхнього зниження можуть спричинити алогенну сукцесію. Третьою ситуацією є зупинка змін в екосистемі при рівності автогенних процесів та дії алогенних впливів.

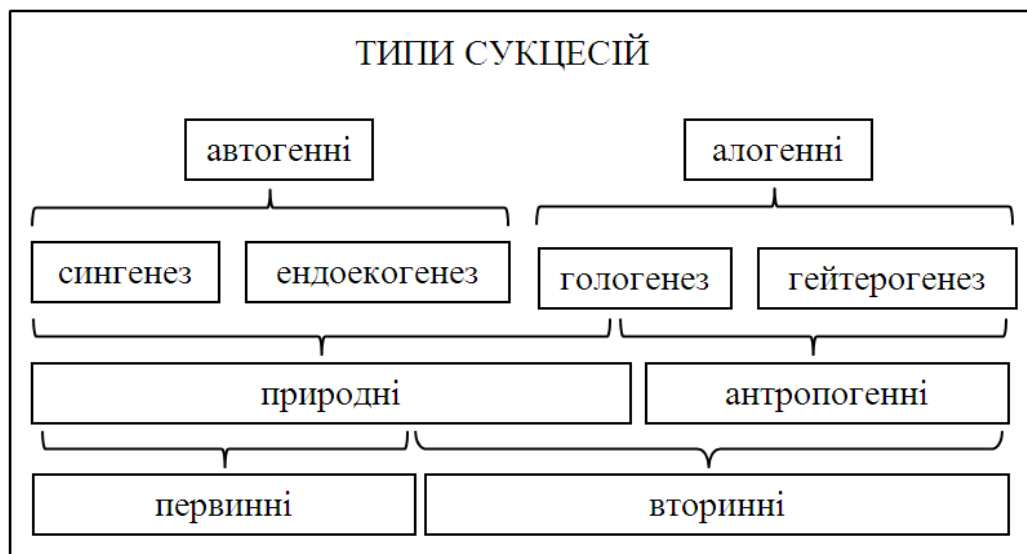


Рис. 23. Типи сукцесій.

Слід розуміти, що зовнішні впливи не завжди спричиняють алогенні процеси. Деякі із них здатні прискорювати основні автогенні процеси – сингенез та ендоекогенез. Це, насамперед, міграція хімічних сполук, яка оптимізує едафотопу або занесення плодів і насіння видів характерних для більш просунутих стадій сукцесії. Отже, визначення алогенної сукцесії, як виключно породженого зовнішнім впливом процесу, а автогенної, як внутрішню перебудову екосистеми, конфліктує із термодинамічною концепцією динаміки екосистем. Більш за все від такої диференціації потрібно буде відмовитися в найближчому майбутньому. В принципі, за класичним визначенням автогенні сукцесії існувати не можуть. Вони не можуть послуговуватися лише внутрішніми факторами. Навіть, виключивши з поля уваги міграцію енергії та речовини в біосфері, ми не можемо собі уявити, щоб на більшості поверхні планети знаходилися ділянки із насінням, плодами чи спорами для усіх стадій сукцесійного процесу. Отже, абсолютно автогенний сингенез не є можливим. Таким чином, розподіл на автогенні та алогенні сукцесії буде визначатися дією зовнішнього чинника на сингенез та ендоекогенез.

### 5.3. Природна та антропогенна динаміка

Найбільше практичне значення в роботі еколога мають дослідження впливів людської діяльності на динаміку екосистем. Їх необхідно обов'язково враховувати під час моделювання із метою прогнозування наслідків людської діяльності. Неважливо, створюємо ми заповідник, чи будуємо підприємство в супроводжувальних документах чинне місце займають саме ці розрахунки. Вони є однією із основ такого документа як ОВД\* («Оцінка впливу на довкілля»). Головними питаннями антропогенного впливу на динаміку – є визначення його дії на темп і вектори динаміки.

Ми можемо паралельно вживати декілька термінів – антропогенна динаміка, сила антропогенного фактора, ступінь або рівень антропогенної трансформації. Явища, які ховаються за цими визначеннями, є рівнозначними для характеристики людського впливу на екосистеми.

Моделювання антропогенної трансформації екосистем здійснюється в кілька етапів в двох напрямках. Перший – це інтеграція різнопланових антропогенних впливів на екосистеми в один показник. Другий – пошук діагностичних ознак змін в екосистемах, які відбулися під антропогенним тиском.

З метою інтеграції антропогенного фактору, необхідно створити базу даних різнопланової діяльності людини та визначити певні об'єктивні ознаки їхньої сили. За результатами спільних досліджень із інститутом ботаніки імені М.Г. Холодного нами було виділено 12 основних видів людської діяльності та визначено інтегральні зміни, які ними спричиняються (Дідух, Хом'як, 2007). Дослідження показали, що в більшості випадків мова іде про виснаження запасів первинної продукції (Khomiak, 2019). Частка описаних спостережень, які стосуються прискорення накопичення енергетичних запасів біоти незначна. В більшості випадків це був тимчасовий ефект пов'язаний із інтродукцією деяких інвазійних видів або ранніми стадіями заростання перелогів. Мінеральні та органічні добрива, які вносяться на поля, продовжують проявляти свій вплив протягом кількох років після завершення оранки. Також, тимчасовий ефект мала комбінована акумуляція органічних решток в долинах річок або складках рельєфу. Вона припиняла прискорювати накопичення надземної фітомаси при переході до стадії корінних лісів.

Зменшення запасів первинної продукції супроводжується зниженням величини фітомаси та її віку (Khomiak, 2019). Таким чином, спостерігаючи за різними видами антропогенного тиску і зниженням величини надземної фітомаси та її віку, ми можемо робити його оцінку.

Наступним кроком є створення шкали антропогенного впливу. Основою для неї стали класи гемеробії за Блюме і Сукопом (Blume, Sukopp, 1976; Sukopp 1969; Weinert, 1985). Оскільки, надорганізмові біосистеми проявляють толерантність до факторів середовища відповідно до закону оптимуму, то це дає нам право говорити про кореляцію рівня антропогенної трансформації із антропоотолерантністю екосистем (Jalas, 1953; 1955). Кожен із класів гемеробії було розбито на три підкласи і отримано 18 бальну шкалу антропогенної трансформації екосистем за ознаками 12 основних видів людської діяльності. Таким чином агемеробні екосистеми мали рівень

антропогенної трансформації 1-3, бали олігогемеробні – 4-6 балів, мезогемеробні – 7-9 балів, еугемеробні – 10-12 балів, полігемеробні – 13-15 балів та метагемеробні – 16-18 балів (Дідух, Хом'як, 2007).

На першому етапі ми обрали за модульну територію Словечансько-Овруцький кряж (Центральне Полісся). Тут спостерігається найвища видова та синтаксономічна різноманітність в межах досліджуваної території. На 852 ділянках кряжу нами були створені стандартні геоботанічні описи та визначено показники гемеробії за 12 видами діяльності людини з використанням формули:

$$He = \sum \frac{k_{(1-12)}}{12}$$

де  $He$  – степінь гемеробії виражений в балах,  $k_{(1-12)}$  гемеробія в балах щодо кожного виду людської діяльності.

У результаті ми отримали базу даних, де ми могли спостерігати за перебуванням окремих видів рослин в ектопах із певним рівнем гемеробії. Індивідуальна реакція окремих видів, які знаходяться в межах досліджуваної ділянки, робить їх індикаторами антропогенної трансформації. Це дозволяє нам перейти до другого етапу моделювання – синфітоіндикаційного.

Ми використали стандартну формулу Дідуха-Плюти для встановлення показників антропогенної трансформації за наявністю певних видів в геоботанічному описі ділянки та їхнім проективним покриттям (Хом'як, Демчук, Василенко, 2018).

$$HE = \frac{k_1 Hm_1 + k_2 Hm_2 + \dots + k_n Hm_n}{k_1 + k_2 + \dots + k_n}$$

де  $HE$  – рівень антропогенної трансформації екосистеми;  $Hm_1, Hm_2, Hm_n$  – середина амплітуди антропотолерантності видів;  $n$  – кількість інформативних видів в описі;  $k_1, k_2, k_n$  – коефіцієнт проективного покриття виду в балах за Браун-Бланке.

Використовуючи пакет комп'ютерних програм Simargl, ми отримали показники степені антропогенної трансформації для 3126 описів зроблених на території Українського Полісся. Ці показники можна використовувати для побудови моделей взаємодії між різними факторами та процесами, які відбуваються в екосистемах. Крім того, їх можна узагальнювати для різних рівнів класифікації в різних типах класифікаційних систем.

Синфітоіндикаційні моделі антропогенної трансформації екосистем мають усі переваги і недоліки біоіндикаторного методу. Його точність знижується через відсутність видів у створених базах даних, низьку кількість видів у описах та домінування евритопних видів. Там, де зустрічається менше за 5 видів на опис або якщо із присутніх менше 5 присутніх в базі даних, то ми маємо похибку зовелику для практичних і теоретичних висновків. Цей метод дає добрі результати лише в екосистемах з великим числом вищих судинних рослин, які знаходяться в базі даних та їхні амплітуди толерантності до антропогенного фактору добре досліджені.

Моделюючи антропогенну трансформацію екосистем, ми можемо узагальнювати результат дослідження для будь-якого рівня класифікації. Головною умовою є те, щоб ця класифікація корелювала із ознаками автотрофного блоку екосистем. Це можна робити щодо одиниць виділених за допомогою системи EUNIS, Резолюція 4 Бернської конвенції, Додаток I Оселищної Директиви, UkrBiotop, едафо-динамічної класифікації та інших (Хом'як, Демчук, Василенко, 2018). Також, це можна здійснювати для класифікації екосистем використовуючи різноманітність її автотрофних блоків за системою Браун-Бланке. Наприклад, тут ми узагальнили дані на рівні класів рослинності (табл. 9).

За середніми значеннями показників антропогенної трансформації до олігогемеробних (4-6 балів) належать 7 класів. Це лісові (із класами *Molinio-Betuletea pubescentis*, *Vaccinio-Piceetea* та *Carpino-Fagetea*), болотні (із класами *Scheuchzerio palustris-Caricetea* та *Oxycocco-Sphagnetetea*) та деякі наскальні (*Asplenietea*) і літоральні екосистеми (*Littorelletea uniflorae*). Агемеробні за середніми значеннями тут не наводяться, через відсутність необхідної кількості видів-індикаторів.

Однак, деякі літоральних екосистем входять в зону мінімальної антропогенної трансформації (1-3 бали), маючи значення модельованого показника 1,6 бала.

Таблиця 9. Показники рівня антропогенної трансформації в балах за шкалою Дідуха-Хом'яка в автотрофних блоках екосистем на рівні класів за класифікацією Браун-Бланке.

Автотрофний блок екосистем	Статистичні показники			
	середнє	максимум	мінімум	амплітуда
<i>Charetea</i>	6,6	7,41	5,85	1,56
<i>Lemnetea</i>	7,04	7,58	5,33	2,25
<i>Potamogetea</i>	7,31	9,5	5,5	4
<i>Littorelletea uniflorae</i>	3,67	6,74	1,86	4,88
<i>Isoëto-Nanojuncetea</i>	7,75	8,61	6,73	1,88
<i>Phragmiti-Magnocaricetea</i>	6,79	8,3	5,14	3,16
<i>Scheuchzerio palustris-Caricetea</i>	6,07	7,56	4,76	2,8
<i>Oxycocco-Sphagnetea</i>	5,36	7,82	4,8	3,02
<i>Molinio-Arrhenatheretea</i>	8,09	10,83	5,76	5,07
<i>Calluno-Ulicetea</i>	7,51	8,88	6,34	2,54
<i>Nardetea strictae</i>	7,12	8,78	5,61	3,17
<i>Trifolio-geranietea</i>	8,02	9,6	6,68	2,92
<i>Koelerio glaucae-Corynephoretea</i>	8,28	9,05	5,57	3,48
<i>Sedo-Scleranthetetea</i>	7,83	9,71	5,66	4,05
<i>Epilobietea angustifolii</i>	8,15	9,56	6,25	3,31
<i>Robinietea</i>	7,8	9,84	5,78	4,06
<i>Rhamno-Prunetea</i>	7,84	9,09	6,94	2,15
<i>Lonicero-Rubetea</i>	7,61	9,61	6,36	3,25
<i>Vaccinio-Piceetea</i>	6,25	9,82	4,44	5,38
<i>Carpino-Fagetea</i>	6,46	8,78	5,64	3,14
<i>Quercetea robori-petraeae</i>	6,61	8,78	5,77	3,01
<i>Quercetea pubescentis</i>	6,83	7,15	6,23	0,92
<i>Salicetea purpurea</i>	8	9,57	7	2,57
<i>Alnetea glutinosae</i>	7,15	8,75	5,88	2,87
<i>Molinio-Betuletea pubescentis</i>	6,24	6,84	5,61	1,23
<i>Pyrolo-Pinetea</i>	7,26	7,81	6,67	1,14
<i>Franguletea</i>	6,93	8,27	5,18	3,09
<i>Asplenietea</i>	5,84	9,51	4,87	4,64
<i>Stellarietea mediae</i>	10,9	12	9,37	2,63
<i>Artemisietea</i>	9,66	11,3	7,43	3,87
<i>Polygono arenastri-Poëtea annuae</i>	9,62	10,4	8,93	1,47
<i>Plantagenetea</i>	9,13	10,5	7,81	2,69
<i>Galio-Urticetea</i>	7,98	9,58	6,41	3,17
<i>Bidentetea tripartiti</i>	8,13	9,71	6,63	3,08

Найбільша група виділених у такий спосіб екосистем знаходяться в зоні мезогемеробності (7-9 балів). Сюди увійшли екосистеми із рослинністю 24 класів. Серед них природні та частково трансформовані екосистеми. Сімнадцять із них мають олігогемеробні ділянки, а одинадцять – еугемеробні.

До екосистем із високим рівнем антропогенної трансформації (еугемеробні, 10-12 балів) належать 3 типи – ті, що мають автотрофні блоки у вигляді класів рослинності *Polygono arenastri-Poëtea annuae*, *Artemisietea* та *Stellarietea mediae*. Перші два типи мають описи, які віднесені до менш трансформованої мезогемеробної групи.

Полігемеробні та метагемеробні екосистеми внести в модель за цим методом не вдалося через відсутність тут багатовидових угруповань вищих судинних рослин описуваних методом Браун-Бланке.

Опираючись на далі синфітоіндикаційної оцінки антропогенної трансформації екосистем, ми можемо моделювати взаємну залежність між різними факторами середовища чи динамічними процесами із величиною антропогенної трансформації. Наприклад, це може бути модель зв'язку природної динаміки, визначеної через енергетичні зміни при автогенних сукцесіях із діяльністю людини. Іншими словами, це модель балансу між автогенними процесами самоорганізації екосистем та алогенними процесами генерованими людиною (рис. 24).

Модель побудована на основі емпіричних даних вказує на обернено лінійну залежність, яку ми передбачали в своїй початковій гіпотезі. Цю залежність можна описати рівнянням:

$$ST = -1,243HE + 16,33$$

де HE – показник антропогенної трансформації, ST – показник природної динаміки

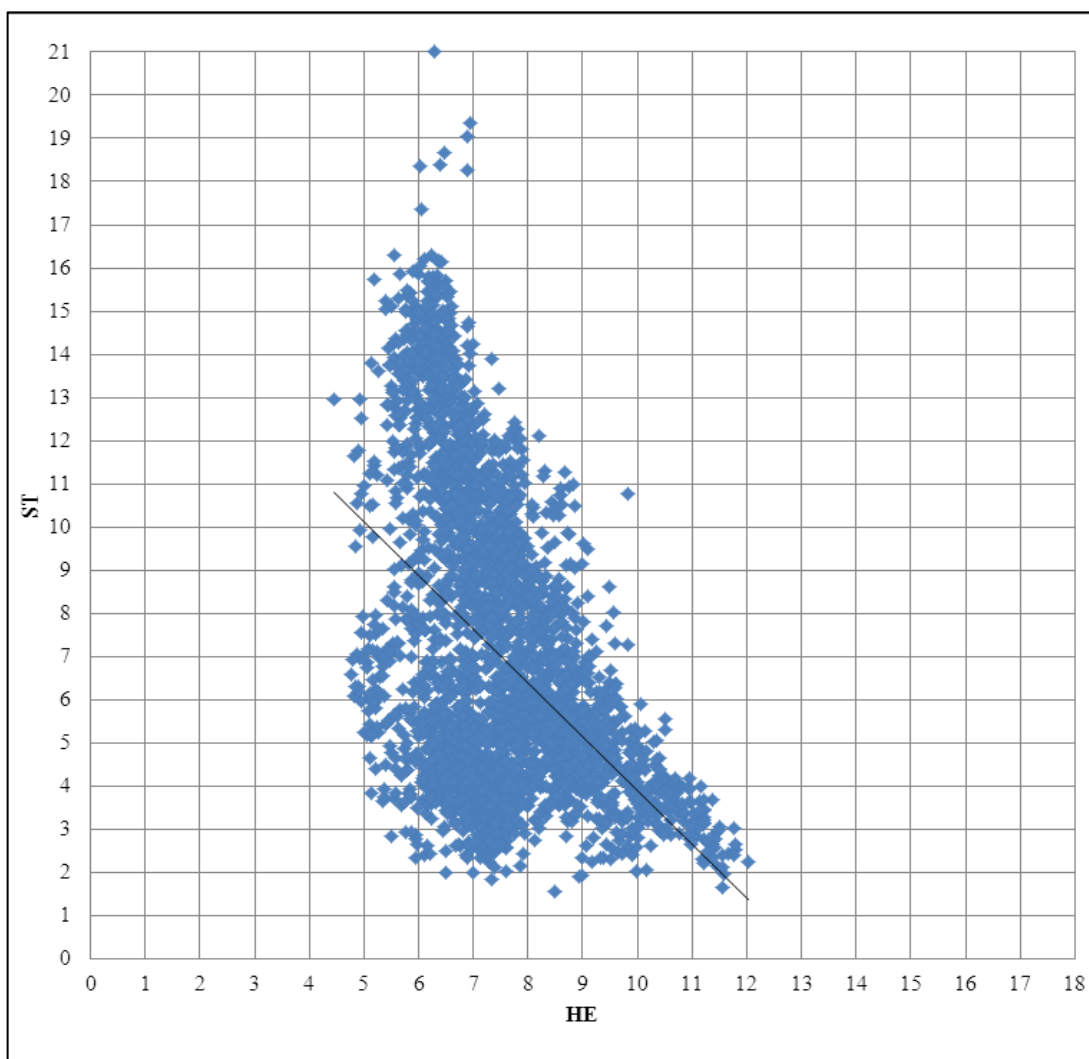


Рис. 24. Модель впливу антропогенного тиску на показники природної динаміки екосистем Українського Полісся. Умовні позначення: HE – показник антропогенної трансформації, ST – показник природної динаміки.

Величина вірогідності апроксимації такої моделі рівна 0,2, а коефіцієнт кореляції 0,45. Розміщення окремих ділянок екосистем по відношенню до лінії тренду вказує на неоднорідність ординаційного поля. Воно складається із двох частин, які мають видимі відмінності. Перша має відносно низькі показники природної динаміки і невисокі показники антропогенної трансформації. Це спостерігається в малоприсадатних для господарської діяльності екосистемах: водоймах, болотах, піщаних дюнах, скелях. Умови, які роблять такі оселища непридатними для їхньої експлуатації водночас сповільнюють перебіг автогенної сукцесії. Для таких екосистем модель має дещо нижчі коефіцієнти:

$$ST = -0,5605HE + 8,519$$

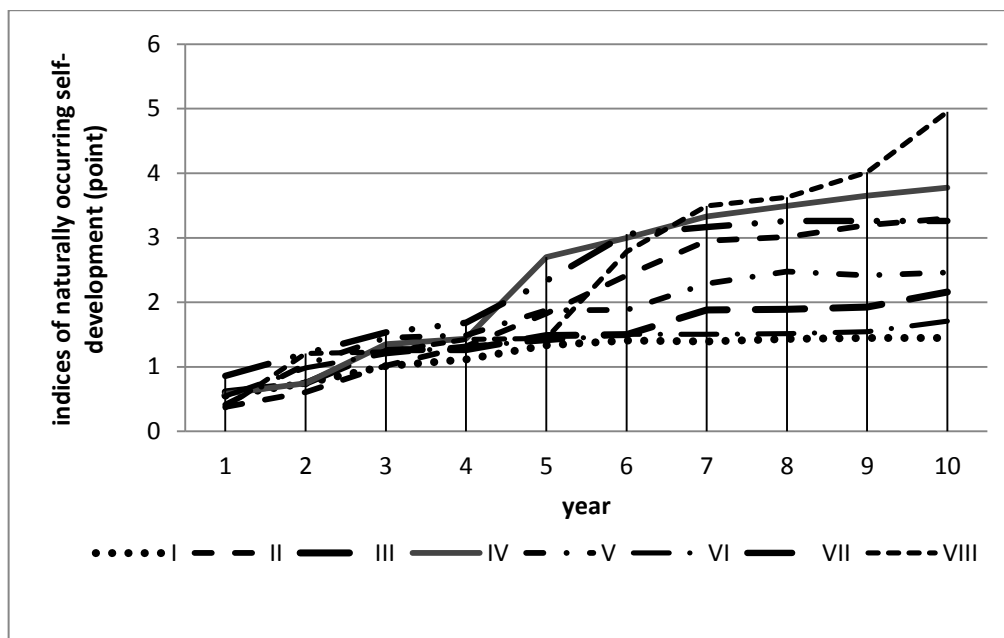
Коефіцієнт кореляції для цієї групи екосистем рівний 0,29.

Для основної групи екосистем ми бачимо більш сильну залежність між факторами. Коефіцієнт кореляції – 0,85. Також, вищими є коефіцієнти лінійної функції що описує цю залежність:

$$ST = -2,1938HE + 25,694$$

Отже, використовуючи гемеробію рослинних угруповань, як індикаторну ознаку антропогенної трансформації, ми можемо отримати основу для моделювання динаміки екосистем, спричинених людською діяльністю. В цих моделях ми можемо диференціювати різні типи екосистем за антропогенним фактором та будувати моделі його взаємозв'язку із іншими характеристиками. Між природною динамікою екосистем та рівнем антропогенної трансформації існує обернена лінійна залежність.

Розглянемо це на прикладі стаціонарних досліджень відновлення природної рослинності на перелогах Правобережного Полісся. Стартові умови на восьми експериментальних ділянках були приблизно однакові. З п'ятого року показник природної динаміки на різних ділянках почав досить сильно відрізнятися (рис. 25).

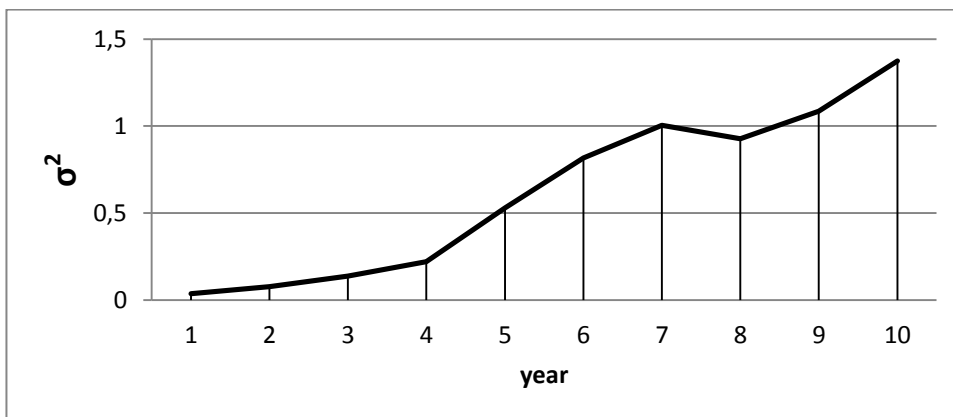


**Рис. 25. Показники природної динаміки екосистем перелогів під час стаціонарних досліджень 2005-2015 років.**

Дисперсія значень перші чотири роки  $\sigma^{2*}$  коливається в межах 0,04 - 0,22 (рис. 26). На сьомий рік експерименту, дисперсія цих показників коливається в межах 0,93 - 1,37. Його не можуть спричинити едафічні чи мікрокліматичні умови на стаціонарах. Умовою експерименту

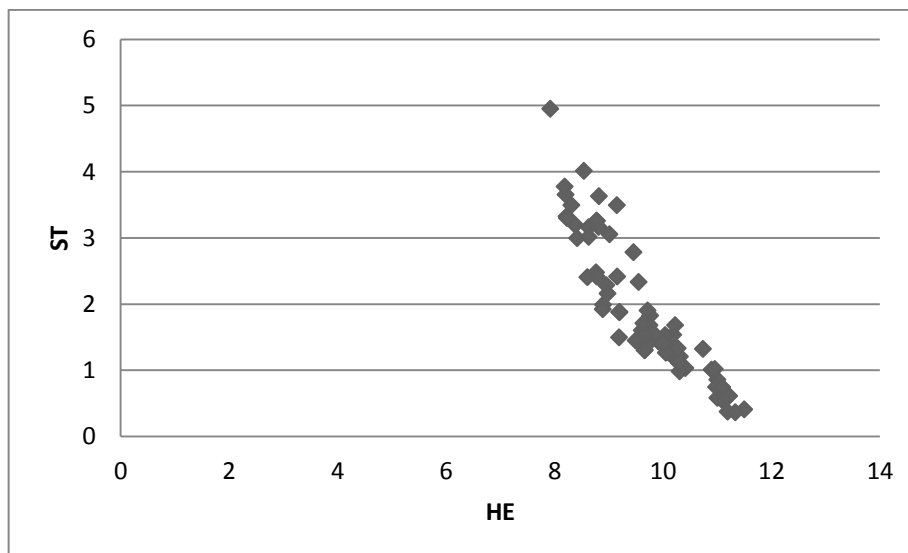


були подібні стартові умови. Показники більшості едафічних факторів в середньому не виходили за межі 5,2% від їхньої уніфікованої синфітоіндикаційної шкали Дідуха-Плюти, лише максимальне відхилення вмісту карбонатів досягало 6,1%. Для мікрокліматичних факторів відхилення теж досягало 5,2%. Виключенням є показники омборезиму, які відхилялися на 9,63%. На початку досліджень антропогенний фактор (показник антропогенної трансформації) в середньому відхилявся біля 2,22%, а максимальне відхилення дорівнювало 2,85%. Ці коливання показників знаходяться у межах похибки вимірювання для такого типу екосистем (сегетальних). Їхня стартова дисперсія знаходилася в межах від  $\sigma^2=0,035$  до  $\sigma^2=0,2918$  при середньому значенні  $\sigma^2=0,766$ .



**Рис. 26** Дисперсія показників показника природної динаміки екосистеми.

Як виявилось головною причиною дисперсії показника природної динаміки є антропогенний фактор. На одній із ділянок були виявлені сліди стаціонарного випасання домашніх копитних. Оскільки, антропогенний тиск в більшості випадків переводить екосистеми до ранніх стадій розвитку, що супроводжується зниженням показника природної динаміки. Це підтверджується аналізом ординації зміни показників природної динаміки та антропогенної трансформації. Ми можемо спостерігати обернену залежність із високими статистичними параметрами. Коефіцієнт кореляції досягає при цьому 0,91, а показник достовірності апроксимації 0,83. (рис. 27).



**Рис. 27.** Залежність між показниками антропогенної трансформації та степені природного саморозвитку екосистем.

Важливість врахування впливу людської діяльності на природну динаміку не зникає і в процесі охорони природи. Потрібно також прогнозувати чи не призведе відсутність людської діяльності до таких сукцесійних змін, які спричинять погіршення біотичного чи ландшафтного

різноманіття. Візьмемо наприклад, родину орхідних, усі види якої знаходяться в Червоній книзі України.

Загроза критичного зниження біорізноманіття одна із найбільш актуальних проблем людства. Такі коливання спостерігалися протягом усієї історії нашої планети. Часом вони набували катастрофічних значень. Їхньою причиною були сильні та тривалі зміни навколишнього середовища, спричинені геофізичними та астрофізичними впливами. На сьогодні, одним із найбільш сильних факторів, що знижують біорізноманіття є людська діяльність (Tilman, Clark, David R, 2017). Це призвело до популяризації і поширення ідеї, що лише впровадження режиму абсолютної заповідності здатне до стабілізації та збереження біорізноманітності (Brendan Costelloe 2016). На практиці ми можемо спостерігати, як впровадження такого режиму в межах природоохоронних територій призводить до зникнення ряду раритетних видів (Бумар, Попович, 2001). Причина в тому, що людина за час свого існування стала невід'ємною частиною біосфери. Вона трансформувала екосистеми, на оселища для багатьох видів. Раніше такі умови створювалися численними представниками плейстоценової мегафауни. Її вимирання значно скоротило площі таких оселищ та завдяки сучасній людській діяльності вони досить сталі (Malhi, Doughty, 2016). Зниження присутності людини в цих екосистемах може призвести до їхнього зникнення. Контраргументом прихильників «строгої заповідності» є думка про те, що такі види можуть існувати за межами заповідних земель. Однак, загрозу може становити не опосередкована антропогенна трансформація екосистем.

Орхідні (*Orchidaceae*) належать до найбільш вразливої групи судинних рослин. Більшість із них характеризуються низькою антропоотолерантністю і зустрічаються в оселищах мало змінених людиною – вологих тропічних і субтропічних лісах та болотах усіх широт. Однак, є види, які пристосовані до існування в помірно трансформованих ектопах. Тож, впровадження режиму строгої заповідності активізує процеси, що супроводжують автогенну сукцесію і роблять частину таких оселищ непридатними. Це веде до зниження чисельності, або і до повного зникнення представників виду на території природного резервату. З одного боку, за його межами достатньо оселищ із необхідними умовами, з другого боку, тут існують інші загрози. Орхідні часто цікавлять людину, як об'єкти квітникарства або як сировина для народної медицини (Дідух, 2012). За межами природних резерватів дуже важко забезпечувати охорону цих видів.

За модельні об'єкти нами обрано три роди представників орхідних *Platanthera*, *Dactylorhiza* та *Epipactis* поширені на території Українського Полісся. Вони характеризуються широкою амплітудою показника антропогенного фактора. Зустрічаються в помірно трансформованих та в нетрансформованих людиною ектопах. Дослідження їхніх екологічних ніш і зокрема антропоотолерантності дозволяють не лише провести ревізію гіпотези про перевагу «режиму строгої заповідності», а й встановити такий режим охорони, що забезпечить стале існування виду (Adamowski, 2006).

На території Українського Полісся зі складу модельних родів зустрічаються 10 видів орхідних: рід *Platanthera* (*Platanthera bifolia* (L.)Rich, *Platanthera chlorantha* (Cust.) Rchb); рід *Epipactis* (*Epipactis helleborine*(L.)Crantz, *Epipactis palustris* (L.) Crantz, *Epipactis atrorubens* (Hoffm. ex Bernh.) Besser); рід *Dactylorhiza* (*Dactylorhiza fuchsii* (Druce) Soó, *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soó, *Dactylorhiza majalis* (Reichenb.)P.F.Hunt et Summerhayes, *Dactylorhiza sambucina* (L.) Soó., *Dactylorhiza transteineri* (Sauter) Soó, *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó). Вони описані в досить широкому спектрі різних за своїм походженням, належністю до сукцесійної серії та стійкістю до антропогенного впливу рослинних угруповань (Мельник та інші, Хом'як, 2016).

Ці рослини зустрічаються в великій кількості рослинних угруповань, а отже і в великій кількості екосистем. Рослинні угруповання із участю представників *Platanthera* належать до 6 класів, 7 порядків і союзів, 9 асоціацій та одного без рангового угруповання. Види роду *Epipactis* входять до складу 5 класів, 6 порядків, 8 союзів та 12 асоціацій. Представники роду *Dactylorhiza* зустрічаються в 5 класах, 8 порядках, 13 союзах та 16 асоціаціях та одному безранговому рослинному угрупованні.

Представники родів *Platanthera* та *Epipactis* частіше зустрічаються в лісових фітоценозах, а рід *Dactylorhiza* в болотних та лучних (табл. 10). Ці рослинні угруповання за звичай знаходяться

під меншим антропогенним тиском ніж лучні та чагарникові. За належністю до певного типу рослинного угруповання рід *Platanthera* зустрічається лише в 40% частково антропогенно трансформованих ценозах, рід *Epipactis* – 33%, рід *Dactylorhiza* – 30%.

Табл. 10. Присутність представників родів антропотолерантних орхідних в синтаксонах різного типу та рівня класифікації.

Рід рослин	Кількість синтаксонів різного рівня				Кількість асоціацій що належать до різних екологічних груп			
	клас	порядок	союз	Асоціація та безрангові угруповання	лісові	чагарникові	лучні	болотні
<i>Platanthera</i>	6	7	7	10	6	3	1	0
<i>Epipactis</i>	5	6	8	12	7	1	4	0
<i>Dactylorhiza</i>	5	8	13	17	1	0	5	16

Частку присутності видів в антропогенно змінених екосистемах, можна також пояснити еволюційними адаптаціями. Рід *Platanthera* на досліджуваній території представлений лише 2 видами і присутній в 10 асоціаціях, рід *Epipactis* з 3 видами – 12 і рід *Dactylorhiza* із 17 видами – 17 асоціаціях. Така ситуація логічна – чим більша кількість видів тим вище число оселищ, в яких вони можуть бути присутні. Для такої вразливої групи як *Orchidaceae* – це дає більше можливостей для уникнення прямого чи опосередкованого негативного впливу середовища. Саме тому співвідношення між кількістю видів та кількістю асоціацій, в яких вони присутні, обернено пропорційне до частки антропогенно трансформованих угруповань. Так для роду *Platanthera* це 0,2 до 0,4 для роду *Epipactis* – 0,25 до 0,35 і для роду *Dactylorhiza* – 0,29 до 0,3.

На особливості широти екологічної амплітуди досліджуваних родів вказує аналіз результатів синфітоіндикації. Найбільш яскраво це демонструє відсоток перекриття амплітудами показників факторів уніфікованих синфітоіндикаційних шкал Дідуха-Плюти (табл. 11). За середніми значеннями частки перекриття ми спостерігаємо аналогічний із фітоценотичним різноманіттям розподіл. Так для роду *Platanthera* середнє значення перекриття має 12,05%, для роду *Epipactis* – 15,43%, для роду *Dactylorhiza* – 17,98.

На рівні видів найбільше середнє перекриття шкали мають *Dactylorhiza incarnata* (11,58%) та *Epipactis helleborine* (11,93%). Найменше – *Dactylorhiza transteineri* (3,12%) та *Dactylorhiza fuchsii* (6,5%). Щодо окремих факторів, то найменші перекриття спостерігаються для омборезиму (0,49%) і загального сольового режиму (0,82%) у – *Dactylorhiza transteineri*, а найбільша для змінності зволоження *Dactylorhiza incarnata* (24,27%) і *Dactylorhiza majalis* (22,12%).

Досліджувані орхідні зустрічаються на різних стадіях автогенної сукцесії. Синфітоіндикаційний показник динаміки коливається від 15,39 до 4,74 бала. Перше значення характерне для передклімаксичних корінних лісів, а друге для лук. Середнє значення – 9,7 бали відповідає раннім стадіям формування корінних лісів або похідним лісам чи чагарникам. Широка амплітуда коливань цього фактора перекриває 50,73% шкали синфітоіндикаційного показника динаміки.

Дослідження кореляції між показником динаміки та ступенем антропогенної трансформації завжди вказують на обернену кореляцію із досить високими показниками (Хом'як, 2018). Для досліджуваної нами групи родів коефіцієнт кореляції рівний 0,29 (рис. 28).

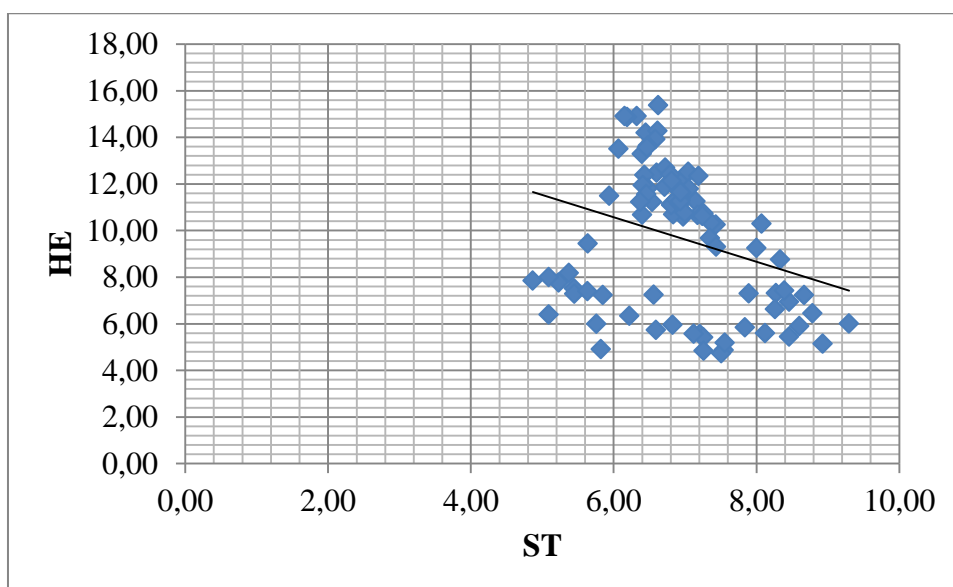


Рис. 28. Ординація між синфітоіндикаційним показником динаміки та ступенем антропогенної трансформації для оселищ родів *Platanthera*, *Epipactis* та *Dactylorhiza*.

Табл. 11. Відсоток перекриття уніфікованої синфітоіндикаційної шкали Дідуха-Плюти в оселищах родів і видів досліджуваних орхідних. Похибка не перевищує 3%.

Види* та роди рослин	Фактори середовища											
	HD	FH	RC	SL	CA	NT	AE	TM	OM	KN	CR	LC
<i>Platanthera</i>	5,29	18,16	13,21	10,47	12,95	21,41	8,79	6,75	8,67	8,00	8,56	22,36
<i>Platanthera bifolia</i>	5,29	12,69	13,21	8,04	10,03	16,53	8,55	6,75	7,63	8,00	8,56	19,46
<i>Platanthera chlorantha</i>	3,58	10,38	9,55	3,07	7,56	13,55	6,42	4,27	4,41	4,74	4,75	15,18
<i>Epipactis</i>	14,27	21,41	15,07	12,95	15,69	25,68	23,40	7,16	9,90	7,02	10,68	21,99
<i>Epipactis atrorubens</i>	10,71	12,38	12,99	7,02	12,26	17,26	15,98	6,22	7,20	3,04	4,97	19,44
<i>Epipactis palustris</i>	3,54	19,03	4,76	3,35	10,52	17,25	3,00	3,67	3,90	5,35	10,33	2,69
<i>Epipactis helleborine</i>	4,10	18,10	15,07	12,95	13,33	20,67	8,38	6,65	9,90	7,02	5,34	21,65
<i>Dactylorhiza</i>	12,30	31,41	24,74	21,12	22,32	27,94	16,94	11,68	5,51	8,90	11,83	21,01
<i>Dactylorhiza fuchsii</i>	9,89	5,53	2,31	3,16	4,49	4,32	15,89	2,06	2,10	5,83	6,56	15,83
<i>Dactylorhiza incarnata</i>	7,79	24,27	17,36	13,87	15,48	21,88	9,83	9,81	3,69	6,34	4,17	4,44
<i>Dactylorhiza majalis</i>	10,03	22,12	10,27	10,50	13,82	18,83	15,66	5,20	3,45	6,64	8,57	3,72
<i>Dactylorhiza transteineri</i>	3,81	5,01	4,05	0,82	1,76	1,94	6,62	2,79	0,49	4,38	3,08	2,73

\* – *Dactylorhiza sambucina* та *Dactylorhiza maculata* (L.) Соб описані нами лише в одному описі, тому в таблиці не наводиться.

Відносно невисокий рівень залежності пояснюється тим, що ординаційне поле розділено на дві частини. *Dactylorhiza incarnata*, *Dactylorhiza majalis*, *Dactylorhiza sambucina*, *Dactylorhiza*

*transteineri* входять виключно в групу із меншими показниками. *Platanthera bifolia*, *Platanthera chlorantha* та *Epipactis helleborine* в групу із вищими показниками. Ординаційні поля решти видів поширені в обох групах. Аналіз показує, що для окремих родів або видів коефіцієнт кореляції набагато вищий. Для роду *Platanthera* цей показник рівний 0,89, для роду *Epipactis* – 0,72, для роду *Dactylorhiza* – 0,48. На рівні окремих видів показники кореляції ще вищі. Наприклад для *Dactylorhiza transteineri* та *Epipactis atrorubens* він рівний 0,95, для *Epipactis helleborine* – 0,94 (табл. 12).

Табл. 12. Коефіцієнт кореляції між синфітоіндикаційним показником динаміки та ступенем антропогенної трансформації для оселищ окремих видів родів *Platanthera*, *Epipactis* та *Dactylorhiza*

Вид	r
<i>Platanthera bifolia</i>	0,89
<i>Platanthera chlorantha</i>	0,70
<i>Epipactis atrorubens</i>	0,95
<i>Epipactis palustris</i>	0,85
<i>Epipactis helleborine</i>	0,94
<i>Dactylorhiza fuchsii</i>	0,69
<i>Dactylorhiza incarnata</i>	0,92
<i>Dactylorhiza majalis</i>	0,92
<i>Dactylorhiza transteineri</i>	0,95

Зазвичай, фактором, який призводить до зниження показників динаміки є антропогенна діяльність. Цим і пояснюються така обернено-пропорційна кореляція між ними. Рівень антропогенної трансформації для оселищ зайнятих модельною групою коливається від 9,30 до 4,87 балів за шкалою Дідуха-Хом'яка. Це відповідає мезо- та олігогемеробності відповідно. При цьому, 9,30 балів це межа між мезо- та еугемеробією, що характерно для сінокісних лук. Амплітуда показників досить широка – 4,43 бали, що відповідає 24,6% перекриття шкали. На рівні окремих родів ці показники дещо нижчі: для роду *Platanthera* перекриття шкали рівне 15,2%, для роду *Epipactis* – 20,32%, для роду *Dactylorhiza* – 18,08%. *Epipactis helleborine*, *Dactylorhiza majalis*, *Dactylorhiza incarnata*, мають найбільші перекриття шкали – 17,95%; 13,84% і 13,71% відповідно. Найнижчі в *Dactylorhiza transteineri* (1,58%), *Dactylorhiza fuchsii* (3,41%) і *Platanthera chlorantha* (4,41%). Групи видів із високим перекриттям шкали можуть проникати в оселища із високими показниками антропогенної трансформації *Epipactis helleborine* (9,29 балів), *Dactylorhiza majalis* (8,12 балів), *Dactylorhiza incarnata* (7,56 балів). Тоді як групи із низьким перекриттям шкали в оселища із набагато нижчими показниками: *Dactylorhiza transteineri* (не вище 5,37 бали), *Dactylorhiza fuchsii* (7,56 бала) і *Platanthera chlorantha* (6,98 бали).

Якщо в умовах абсолютної заповідності в результаті автогенної сукцесії, якщо оселища перейдуть від олігогемеробності до агемеробності, це зможе призвести до зникнення виду в межах об'єктів природо заповідного фонду. Поза його межами види знаходяться під загрозою через свої декоративні та ймовірні лікувальні властивості. Отже, в межах природоохоронних територій необхідно створювати умови, за яких показники динаміки оселища будуть стабільними. Там, де площі заповідних земель невеликі або крупна аборигенна трав'яна фауна зникла в попередні історичні періоди необхідно здійснювати стабілізаційні операції (наприклад, пізні осінні викошування).

Отже, представники досліджуваних родів родини *Orchidaceae* зустрічаються в широкому спектрі рослинних угруповань. Рослинні угруповання із участю представників *Platanthera* належать до 6 класів, 7 порядків і союзів, 9 асоціацій та одного без рангового угруповання, *Epipactis* – 5 класів, 6 порядків, 8 союзів та 12 асоціацій – *Dactylorhiza* зустрічаються в 5 класах, 8 порядках, 13 союзах та 16 асоціаціях та одному безранговому рослинному угрупованні.

Досліджувані види знаходяться в умовах із досить широкою амплітудою показників факторів середовища. Так для роду *Platanthera* середнє значення перекриття синфітоіндикаційної шкали має 12,05%, для роду *Epipactis* – 15,43%, для роду *Dactylorhiza* – 17,98%.

Орхідні, яких ми досліджували, зустрічаються на різних стадіях автогенної сукцесії. Синфітоіндикаційний показник динаміки коливається від 15,39 балів (стадія передклімаксичних корінних лісів) до 4,74 бала (лучна стадія). Середнє значення – 9,7 бали відповідає раннім стадіям формування корінних лісів або похідним лісам чи чагарникам. Широка амплітуда коливань цього фактора перекриває 50,73% шкали синфітоіндикаційного показника динаміки.

Рівень антропогенної трансформації коливається від 9,30 бали (мезогемеробія) до 4,87 балів (олігогемеробія) за шкалою Дідуха-Хом'яка. Амплітуда показників досить широка – 4,43 бали, що відповідає 24,6% перекриття шкали. Ряд видів (*Epipactis helleborine*, *Dactylorhiza majalis*, *Dactylorhiza incarnata*) мають широку амплітуду показників антропогенних факторів. Інші досить вузьку амплітуду (*Dactylorhiza transteineri*, *Dactylorhiza fuchsii* і *Platanthera chlorantha*).

У межах природоохоронних об'єктів рекомендовано проводити стабілізаційні заходи для підтримання оптимально рівня динаміки та антропогенної трансформації в оселищах, де зустрічаються досліджувані види.

#### 5.4. Клімакс

Питання термодинаміки екосистем ми не можемо розглядати, обходячи стороною багаторічну дискусію між прихильниками поліклімаксу та моноклімаксу. Вона виникла в першій половині ХХ століття, як реакція ряду дослідників на деякі висновки Ф.Клементса із його організмі стичної теорії динаміки. Мова іде, насамперед, про його твердження, що саморозвиток екосистем (автогенна сукцесія) завершується єдиним можливим різновидом біоценозу (теорія моноклімаксу). Опоненти Ф. Клементса не лише заперечували існування екосистем (фітоценозів), як окремих диференційованих одиниць, а й стверджували, що сукцесія може завершитися нескінченним числом варіантів (теорія моноклімаксу). Суть проблеми була не лише в намаганні просунути свій підхід до диференціації екосистем, який не міг існувати без власної теорії клімаксу, а й в різному розумінні цього поняття. Одні вчені вважали клімаксом будь-яку зупинку сукцесії, а інші досягнення певного особливого стійкого (рівноважного) стану.

У межах певного біому\* (кліматичної області\* чи фізико-географічної зони\*), на певному етапі еволюції кількість енергії, що вони її отримують екосистемами, а також потенційна ефективність використання енергії залишатиметься сталою. Системи в стані поліклімаксу, які наводяться як приклад противниками Ф. Клементса мають дуже відмінні термодинамічні характеристики. Як пропонує Юджин Одум їх варто розглядати не як класичні клімакси, як сукцесійні колапси або катастрофічні клімакси (Одум, 1986; Хом'як, 2013). Це може спричинитися будь-яким зовнішнім або внутрішнім фактором. Головною умовою є сила його впливу в напрямі, що руйнує сингенетичні та ендоекогенетичні автогенні зміни в екосистемі. Якщо автогенні та алогенні впливи приблизно рівні одне одному, то відбувається зупинка сукцесії. Внутрішній вплив може виникати в рослинному угрупованні із едифікатором, що має потужний алелопатичний вплив або створює умови, що заважають поступовій сукцесійній зміні видів. Наприклад, робінієві ліси, які за рахунок зміни вмісту доступного нітрогену можуть створити стійке і агресивне угруповання нітрофілів; угруповання карахарсанг (водоростево-мохові поверхні в пустелях Середньої Азії), які заважають проникненню в ґрунти насінню рослин без порушення його копитними або людиною (Міркін, Наумова, Соломещ, 2001).

Роль тварин в формуванні клімаксу може бути ключовою. Насамперед, це стосуватиметься насичених великою кількістю консументів першого порядку екосистем із несталою або пониженою продуктивністю. Такими екосистемами, найчастіше є ті, які характеризуються зниженою вологістю – степи, савани, рідколісся. В них спостерігаються виразні сезонні перепади із продукцією фітомаси доступної для численних травоядних. Її не настільки мало, щоб скорочувати їхню чисельність, але в різні сезони її якість міняється. Весною в помірних широтах та в сезон дощів для тропічних широт з'являється багато молоді трави. Далі настає сухий сезон

і трав'яні рослини висихають. В умовах дефіциту вологі, більшість крупних трав'янистих частіше з'їдають молоді паростки дерев чи доступні для них гілки. Слони можуть також звалювати невеликі дерева. Це все призводить до того, що приріст фітомаси зупиняється нижче максимального рівня. Якщо із таких екосистем видалити крупних трав'янистих або аналогічну за впливом людську діяльність (випасання, викошування, та інше), то на місці степу, савани чи рідколісся утворюється лісова екосистема. Ми це можемо спостерігати в українських степових заповідниках та заказниках. Як тільки запроваджується режим строгої заповідності, то степи одразу починають заростати фанерофітами.

Серед зовнішніх факторів, які спричиняють катастрофічний клімакс частіше зустрічається антропогенний. Оскільки, активна людська діяльність є досить поширеною та потужною, але існує в історично короткий час. До такої діяльності у природі ще не вироблено еволюційних стабілізаційних механізмів (антропогенний субклімакс або дисклімакс). В окрему групу слід віднести параметри середовища, які перешкоджають трансформації середовища (ендоєкогенезу). Це можуть бути скелі, річки із швидкою течією та інші екотопи, де утруднене зміщення умов середовища до параметру клімаксового оптимуму за певний мінімальний час необхідний для еволюції екосистем. Незважаючи на те, що такі екосистеми можуть існувати тривалий час та мають свої специфічні види, таку зупинку сукцесії не можна вважати клімаксу із позицій функціонування (співвідношення між фітомасою та енергією дихання, рівень ентропії, тощо) та енергетики. Це ідеї зустрічаються в роботах В.Е. Шелфорда, Х.Г. Каулеса, Д.С. Олсона, а також як приклад едафічного поліклімаксу у північній Каліфорнії, наведений Ю. Одумом (Хом'як, 2013).

Щоб остаточно вирішити суперечку між прихильниками моноклімаксу та поліклімаксу потрібно провести серію досліджень, в яких порівняти термодинамічні характеристики екосистем на різних стадіях природної динаміки.

Як доводилося вище глибинні причини динаміки екосистем спричинені особливостями зміни їхньої ентропії. Основною умовою для виникнення сукцесій є потенційна ймовірність переходу з одного структурного і термодинамічного стану у інший. Найчастіше, цей потенціал спричинений різницею ентропії попереднього стану з ентропією ймовірного майбутнього стану. Її зниження в екосистемах обумовлене не лише з виведенням надлишку енергії у оточуюче середовище та консервування її у тканинах багаторічників. Певна частина енергії йде на упорядкування функцій та структури екосистем – процеси, що самі по собі знижують загальну ентропію системи. Ще одним важливим впливом зниження ентропії через консервацію енергії в фітомасі це вплив цього процесу на ймовірність флуктуацій чи деструктивних алогенних сукцесій. Такий запас здатний підтримати існування екосистеми після ймовірної катастрофи, яка порушує енергетичний кругообіг.

У основу цієї ідеї лягли теоретичні розробки Георга Одума та Річарда Пінкертона (Odum, Pinkerton, 1955), яку вони висунули, опираючись на «закон максимуму енергії в біологічних системах» Альфреда Лотка (Lotka, 1925), а також на твердження щодо закономірної зміни видів при розвитку екосистеми, яку Франк Еглер називав «флористичною естафетою» (Egler, 1954).

Розглянемо ситуацію із формуванням термодинамічного (кліматичного, істинного) клімаксу на території Полісся. На основі 202 повних геоботанічних описи зроблених за стандартною методикою в 2010-2012 роках, у межах заказників Білокоровицький, Денишівський, Замисловецький, Тригирський, Олевський та Поясківський було досліджено найстаріші лісові насадження. В результаті встановили, що 21 опис за попередніми даними (стан деревостану, фізіономіка, історія експлуатації території, флористичний склад та інші із двадцяти ознак автогенної сукцесії описаних Ю. Одумом) здатні претендувати на належність до стадії наближення до клімаксу. Ці території вкриті лісами Центрального Полісся, із віком едифікаторів більше 170 років.

Більшість видів, що мали постійність\* вище II балів є діагностичними видами класу рослинних угруповань *Carpino-Fagetum sylvaticae* Jakucs ex Passarge 1968 (широколистяні європейські ліси). Насамперед, мова іде про союз рослинності дубово-грабових лісів (асоціації *Stellario-Carpinetum Oberd* 1957 (зірочникові дубово-грабові ліси) та *Carici pilosae-Carpinetum R. Neuchasl et Neuchaslova* 1964 (дубово-грабові ліси із осокою волосистою). Серед інших видів ми

спостерігаємо *Pinus sylvestris* L., *Frangula alnus* Mill., *Lamium maculatum* (L.)L., *Sorbus aucuparia* L., *Impatiens parviflora* D&c., *Carex brizoides* L. (табл. 13) Варто зауважити, що *Carex brizoides*, *Impatiens parviflora* та *Lamium maculatum* дехто із дослідників відносить до цього ж класу рослинності, що вказує на їхню спорідненість.

Серед групи видів, що мають нижчі показники постійності (біля 12%), також належать до групи широколистяних лісів. На основі цього ми впевнено можемо заявити, про групу широколистяних неморальних лісів, як клімаксічних екосистем на території Полісся. Аналогічні дані були отримані радянськими дослідниками в районі міста Новгород («стаціонар Сукачова» або «ліс Сукачова»). Це дозволяє стверджувати, про подібний тип лісу, як завершальний етапи автогенної сукцесії не лише для Полісся, а й для всієї території зони мішаних лісів на Східноєвропейській рівнині, передгір'я Карпат і Альп та Лісостепу. Вони відрізняються на рівні нижчому за клас рослинності за системою Браун-Бланке.

Табл. 13. Постійність деяких видів передклімаксічних лісів Центрального Полісся

Вид	Постійність	Вид	Постійність
* <i>Quercus robur</i> L.	V	<i>Melica nutans</i> L.	I
* <i>Carpinus betulus</i> L.	V	<i>Populus tremula</i> L.	I
* <i>Stellaria holostea</i> L.	IV	<i>Primula veris</i> L.	I
* <i>Quercus robur</i> L. (IV)	III	<i>Rhododendron luteum</i> Sweet	I
* <i>Corylus avellana</i> L.	III	<i>Rubus caesius</i> L.	I
* <i>Euonymus europaea</i> L.	III	<i>Vaccinium myrtillus</i> L.	I
<i>Pinus sylvestris</i> L.	III	<i>Veronica chamaedrys</i> L.	I
<i>Majanthemum bifolium</i> (L.)F.W.Schmidt	III	<i>Viburnum opulus</i> L.	I
<i>Impatiens parviflora</i> D&c.	III	<i>Allium montanum</i>	I
<i>Lamium maculatum</i> (L.)L.	III	<i>Hypopitys monotropa</i>	I
* <i>Asarum europaeum</i> L.	II	<i>Platanthera bifolia</i> (L.)Rich.	I
* <i>Anemonoides nemorosa</i> (L.) Holub	II	<i>Neottia nidus-avis</i>	I
* <i>Acer platanoides</i> L.	II	<i>Aegopodium podagraria</i> L.	I
* <i>Hepatica nobilis</i> Mill.	II	<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn.	I
* <i>Acer platanoides</i> L. (IV)	II	<i>Carex acutiformis</i>	I
* <i>Convallaria majalis</i> L.	II	<i>Carex elata</i>	I
* <i>Poa nemoralis</i> L.	II	<i>Cystopteris fragilis</i> (L.) Bernh.	I
* <i>Polygonatum odoratum</i> (Mill.)Druce	II	<i>Epilobium palustre</i>	I
* <i>Tilia cordata</i> Mill.	II	<i>Galium odoratum</i>	I
* <i>Viola mirabilis</i> L.	II	<i>Galium palustre</i> L.	I
* <i>Carex brizoides</i> L.	II	<i>Geum urbanum</i> L.	I
<i>Sorbus aucuparia</i> L.	II	<i>Glyceria maxima</i>	I
<i>Frangula alnus</i> Mill.	II	<i>Juncus effusus</i> L.	I
<i>Oxalis acetosella</i> L.	II	<i>Populus tremula</i> L. (II)	I
* <i>Carex pillosa</i> Scop.	I	<i>Pteridium aquilinum</i> (L.) Kuhn	I
* <i>Polygonatum multiflorum</i> (L.)All.	I	<i>Scirpus sylvaticus</i> L.	I
* <i>Actaea spicata</i>	I	<i>Sedum telephium</i>	I
* <i>Carpinus betulus</i> L. (II)	I	<i>Vicia cracca</i>	I
* <i>Carex digitata</i> L.	I	<i>Trifolium alpestre</i>	I



<i>*Euonymus verrucosa Scop.</i>	I	<i>Poa pratensis</i>	I
<i>*Fraxinus excelsior L.</i>	I	<i>Rumex confertus</i>	I
<i>Betula pendula Roth. (II)</i>	I	<i>Prunella vulgaris</i>	I
<i>Dryopteris filix-mas (L.) Schott</i>	I	<i>Astragalus glycyphyllos</i>	I
<i>Betula pendula Roth.</i>	I	<i>Pyrus communis L.</i>	I
<i>Dactylis glomerata L.</i>	I	<i>Athyrium filix-femina (L.) Roth</i>	I
<i>Luzula pilosa (L.) Willd.</i>	I	<i>Melittis sarmatica</i>	I
<i>Lysimachia nummularia L.</i>	I	<i>Epipactis helleborine(L.) Crantz</i>	I
<i>Galium intermedium</i>	I	<i>Cephalanthera rubra</i>	I

Зірочкою (\*) позначені діагностичні види класу *Carpino-Fagetea sylvaticae* та його підпорядкованих синтаксонів.

Аналіз автотрофних блоків передклімаксичних екосистем висвітлює нове питання: чи всі угруповання наведеного вище ряду є лише різними варіантами клімаксичного лісу або лише ті з них, які мають найвищі показники. Одним із способів розв'язання цього питання є визначення основних характеристик екоотопу передклімаксичних ділянок (табл. 14).

Табл. 14 Значення синфітоіндикаційних показників факторів середовища екоотопів передклімаксичних екосистем Центрального Полісся

Чинники середовища	Показники чинників у балах (за шкалою Дідуха Я.П., Плюти П.Г.)			
	середнє	Максимум	мінімум	різниця
Багаторічний режим зволоження (HD)	11,64	11,81	11,49	0,32
Змінність зволоження (FH)	5,10	5,30	5,04	0,264
Кислотність едафотопу (RC)	7,19	7,39	7,12	0,28
Загальний сольовий режим (трофність) (SL)	6,23	6,39	6,16	0,23
Вміст карбонатів в едафотопі (CA)	6,38	6,60	6,23	0,37
Вміст доступного рослинам нітрогену (нітрати та солі амонію) в едафотопі (NT)	5,82	6,08	5,72	0,37
Аерація в едафотопі (AE)	6,67	6,77	6,57	0,20
Терморегімі мікроклімату (TM)	8,43	8,78	8,32	0,46
Омборежімі мікроклімату (OM)	12,85	13,23	12,69	0,54
Континентальність мікроклімату (KN)	8,01	8,42	7,88	0,54
Кріорежімі мікроклімату (CR)	8,16	8,42	8,07	0,34
Освітленість екоотопу (LC)	5,24	5,33	5,13	0,19
Показник антропогенної трансформації (HE)	6,33	6,73	6,23	0,50

Багато дослідників вважають, що під час змін в екосистемах, що ведуть до стану клімаксу, відбувається зміщення величин показників факторів середовища до певного вузького діапазону. Це знайшло підтвердження у дослідженнях Річард Слайтера і Говарда Корнела (Cornell, Slayter, 1977), Рамона Маргалєфа (Margalef, 1963; 1968), та інших. Подібну точку зору поділяє і Юджин Одум, коли описує зміни у різних мікрокліматичних й едафічних умовах на завершальних стадіях розвитку. Іншими словами, поширюючи закон оптимуму на рівень екосистем і визнаючи, що з позиції термодинаміки існує один клімакс, ми можемо стверджувати, що можливі для кожного регіону вузькі рамки середовища, в яких він потенційно зможе відбутися.

Враховуючи високі показники кореляції між ступенем природної трансформації і діапазоном показників факторів середовища, можна зробити висновок про те, що умови існування угруповань *Stellario-Carpinetum var. typicum* є клімаксичним оптимумом. Перестійні ліси, з автотрофними блоками у вигляді асоціацій угруповань *Carici brizoidi-Quercetum robori* й *Carici pilosae-Carpinetum* знаходяться в умовах, що не повністю відповідають теоретичному клімаксу (підвищена кислотність ґрунту, малий вміст солей загалом і карбонатів зокрема, міжвалові депресії, виходи кристалічних гірських порід, схили, тощо).

### 5.5. Об'єднана теорія динаміки екосистем

Історія розвитку науки далека від лінійності. Вона складається із рівномірних і повільних етапів, прискорених та вибухових. Періоди сповільнення в науці спокійно можна називати кризами. Часто те, що допомагало науці розвиватися на попередньому етапі, ставало перешкодою і причиною кризи на наступному. З різних причин різні науки проходять свій еволюційний розвиток за різний час. Наприклад, фізика, через феєричну реалізацію своїх теорій на практиці, обігнала в своєму розвитку всі решта науки. В той же час історія та деякі види гуманітарної науки залишаються на межі між середньовічною схоластикою і описовою наукою. Часто головним фактором, який впливає на темпи розвитку науки є складність об'єкту досліджень. Сучасну фізику обмежує здебільшого вартість побудови інструментів вивчення елементарних складників світу. В сфері вивчення поведінки людини її спільнот та їхнього минулого проблеми зовсім інші. Їхні об'єкти надзвичайно стохастичні та релятивістські складні системи, на поведінку яких впливають найменші сторонні впливи. Такий рівень хаосу знижує можливість створення моделей і передбачень їхньої поведінки. А однією із головних ознак науки є моделювання та прогнозування майбутнього об'єкту вивчення. До того ж, є етичні обмеження щодо експерименту і часто неможливість провести повторювані дослідження аналогічних об'єктів в різних умовах середовища.

Незважаючи на величезний стрибок вперед за рахунок нових можливостей в галузі генетики та біохімії сучасна біологія знаходиться у стані екзистенційної кризи розвитку. Вона давно зуміла позбавитись від псевдонаукових теорій, що панували до середини XIX століття (деякі, локально до середини XX), але не зуміла піднятися до того рівня, на якому зараз фізика знаходиться з початку XX століття. Сучасна біологія до цих пір є описовою наукою. В більшості випадків ми здійснюємо прогнозування на основі багаточисленних емпіричних спостережень і роботи із гігантськими базами даних. Робити прогнози, як це робить фізика чи елементарна хімія, в біології ми не можемо. Наприклад, моделювання процесів взаємодії між новим лікарським препаратом та організмом частіше дає помилкові прогнози ніж точні. В цій царині ми рухаємося не через побудову групи надійних теоретичних моделей, а через комп'ютерні та програмні спроможності аналізу великого числа емпіричних даних. Це відбувається тому, що біологічні закономірності до цих пір не об'єднані системою теорій (теоретичних моделей), підтверджених численними експериментами і спостереженнями та описаних математичними методами. Сучасна біологія часто лише фіксує окремі явища на окремих рівнях організації життя і констатує часткові статистичні закономірності щодо них. Однак, перехід науки від описової до теоретичної є обов'язковим етапом її розвитку.

Для підняття біології на нову еволюційну сходинку необхідна теорія, яка виконуватиме роль точки кристалізації. В фізиці нею стала теорія відносності та квантова теорія. У біології

основою для такого переходу має стати об'єднана теорія екосистем (ОТЕ). Оскільки життя – це особлива форма матерії, здатна протистояти тиску зовнішнього середовища шляхом адаптації до нього та активності внутрішніх процесів, знижуючи рівень ентропії, то усі процеси що в ній відбуваються пов'язані із цим. Отже, від генетики і біохімії до еволюційного вчення та біосферології ключовими будуть взаємодії біосистем із середовищем. Ця взаємодія відбувається в екосистемах, які нам необхідно змоделювати, узагальнивши їхні властивості. Це робить ОТЕ інструментом інтеграції біологічних теорій.

Фундаментом для створення ОТЕ, є системна термодинаміка і синергетична алгебра. Таким чином системна термодинаміка розкриває закони функціонування екосистем, які моделюються, об'єднуються і описуються за допомогою математичного апарату синергетичної алгебри. Водночас в ОТЕ є своя точка кристалізації теорія динаміки екосистем, адже саме вона визначає результат взаємодії екосистеми із середовищем на енергетичному та структурному рівні.

На сьогодні об'єднана теорія динаміки екосистем знаходиться на стадії інтенсивного розвитку. Незважаючи на масовий запит зі сторони практики, вона далека до завершеності. Водночас, ми мусимо весь час прогнозувати наслідки своєї діяльності, починаючи складання актів ОВД і обґрунтування заповідних об'єктів до планування відновлення порушених екотопів та рекультиватії.

Сучасну теорію динаміки екосистем ми можемо виразити в кількох тезах:

Зміни в екосистемах (динаміка) виникає під дією на рівноважну систему зовнішніх факторів (алогенез) або, як реакція системи направлена проти дії зовнішнього фактору (автогенез) згідно із принципом Ле Шательє.

Динаміка екосистем виникає тоді, коли сила дії зовнішнього фактору перевищує певну порогову величину.

Основні три типи динаміки (флуктуації, сукцесії та еволюція) відрізняються пороговими величинами, тривалістю та глибиною трансформації екосистем.

Флуктуації мають найменші з посеред інших порогові величини, типологічну трансформацію і тривалість та не приводять до утворення нових типів екосистем.

Сукцесії мають середні показники тривалості, трансформації та її порогу. Під час сукцесій утворюються нові екосистеми в межах сукцесійної серії.

Вибір напрямку сукцесії між алогенезом і автогенезом залежить від різниці їхніх сил.

Ентропію екосистеми можна визначити через відношення ступеня законсервованості фітомаси до кількості енергії доступної продуцентам.

$$dS_e = \frac{\Delta E}{\sum m_{apn} t_n}$$

де  $S_e$  – ентропія,  $\Delta E$  – різниця між енергією, що потрапляє в екосистему і залишається в ній,  $m_{apn}$  – надземна фітомаса виду  $n$ ,  $t_n$  – вік виду  $n$ .

Під час автогенної сукцесії рівень екосистемної ентропії знижується.

Показником природної динаміки буде величина обернена до екосистемної ентропії в межах одної природної зони із відносно константними факторами середовища необхідними для створення первинної продукції.

$$S_a = \sum m_{apn} t_n$$

де  $S_a$  – абсолютне значення показника природної динаміки

Види по відношенню до показника природної динаміки поширюються у відповідності до закону оптимуму і описуються нормальним розподілом Гауса.

$$ST = \frac{\sum k_n s_{tn}}{\sum k_n} \quad (3.12)$$

де  $ST$  – синфітоіндикаційний показник природної динаміки,  $k_n$  – проективне покриття для виду « $n$ »,  $s_{tn}$  – середина діапазону толерантності до величини показника природної динаміки для виду « $n$ ».

Такий розподіл видів на різних стадіях сукцесії дозволяє використовувати синфітоіндикаційний підхід до визначення показника природної динаміки.

Еволюція екосистем виникає при найвищих порогових значеннях та довготривалій дії. Під час еволюції утворюються абсолютно нові екосистеми. В результаті інвазії інтродукованих видів нові екосистеми утворюються за короткий час.

Клімакс є станом динамічної рівноваги, в якому дія галогенезу прямує до нуля а дія автогенезу приблизно рівна максимуму можливому при певному рівні енергії та досягнутого еволюцією способу її фіксації.

$$F_{al} \rightarrow 0$$

$$F_{av} \approx max$$

де  $F_{al}$  – сила алогенних впливів  $F_{av}$  – сила автогенних впливів

Оскільки, автогенні сукцесійні процеси складаються із сингенезу та ендоекогенезу то досягнення клімаксу можливе лише при зміщенні структури екосистеми в сторону клімаксового оптимуму.

Домінування автогенезу над алогенезом наближує екосистему до клімаксу. Перевага алогенезу над автогенезом віддаляє від нього.

Якщо

$$F_{av} - F_{al} < 0,$$

то

$$D_{es} \rightarrow D_{c.es}$$

де  $D_{es}$  – будь яка проміжна стадія динаміки  $D_{c.es}$  – стадія кліматичного клімаксу

Якщо

$$F_{av} - F_{al} > 0$$

то

$$D_{es} \rightarrow D_{p.es}$$

де  $D_{p.es}$  – піонерна стадія динаміки

Якщо сили автогенезу і алогенезу рівні, то сукцесійний процес припиняється

Якщо

$$F_{av} = F_{al}$$

то

$$D_{es} = 0$$

Істинним (кліматичним) клімаксом є досягнення стану із мінімальною ентропією та максимальною консервацією фітомаси. Ці величини в різних географічних зонах будуть відрізнятися (рис. 29).

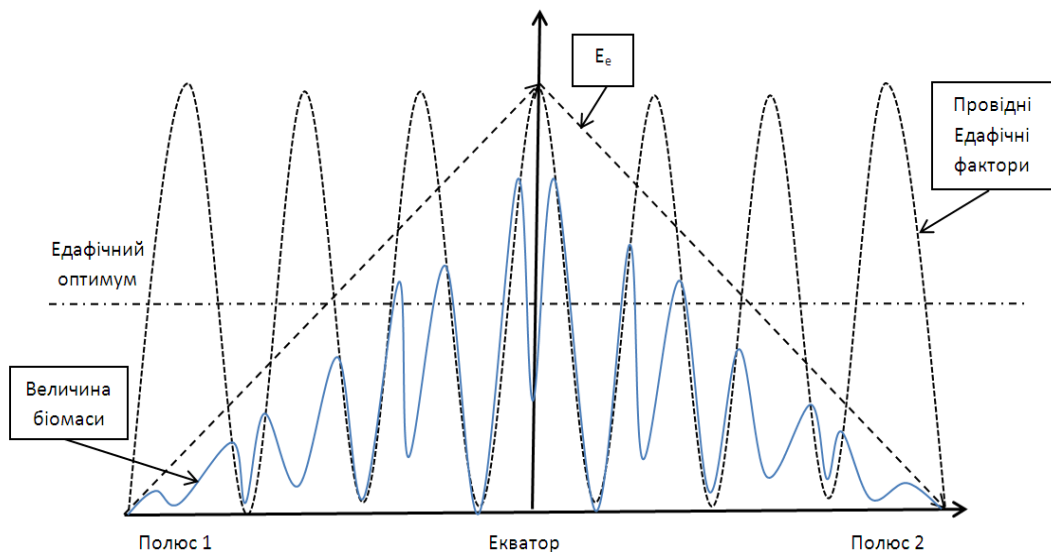


Рис. 29. Модель розподілу максимальної можливої біомаси екосистем в залежності від географічної широти та едафічних показників.

Зупинки в сукцесії через баланс автогенних та алогенних процесів або через несприятливі для сингенезу і ендоекогенез умови середовища є катастрофічними клімаксами.

## Модуль 3. Різноманітність екосистем

### 6. Класифікація екосистем.

Теоретичні дослідження або практичне застосування множини природних об'єктів вимагає їхнього упорядкування. Насамперед, це стосується розподілу цих об'єктів на групи за певними принципами, з метою підвищення ефективності (економія часу і ресурсів) їхнього використання. Виникає природне запитання: чим відрізняється класифікація від сортування. Для останнього, щоб об'єднати об'єкти в групи, ми можемо вибирати довільну ознаку чи набір ознак. Це процедура сортування. В основі дії класифікації лежить певна закономірність, яка виявляє найважливіші риси досліджуваних чи використовуваних об'єктів. Саме тому класифікація – це не лише зручний спосіб використання множини різноманітних об'єктів, а й теоретична модель, що вказує на закони, згідно яким ці об'єкти існують.

Прикладом може бути серія спроб створити класифікацію хімічних елементів. До Д.І. Менделєєва та Л.Ю. Меєра – це були лиш сортовані за різними ознаками списки. До XIX століття для сортування залучали навіть астрологію. Вищезгадані два науковці поклали в основу свого сортованого списку періодичну зміну властивостей елементів в ряду зростання їхніх густин (згодом атомних мас). Вони пішли далі і поміняли місцями калій із аргоном, наперед передбачивши, що хімічний елемент це суміш ізотопів із різною масою, але однаковим числом протонів у ядрі атома. Ще одним випередженням часу їхньої моделі є відповідність положення кожного елемента в таблиці (графічному виразі періодичного закону) порядку заповнення електронами орбіталей, який через півстоліття був описаний квантовою теорією. Усяка наукова модель має прогностичні властивості. Наприклад, модель динаміки екосистем може з певною ймовірністю передбачати їхнє майбутнє під час сукцесії. Головною відмінністю між природною класифікацією та упорядкованим списком в тому, що класифікація може прогнозувати не лише поведінку множини об'єктів, а й визначати характеристики ще невідомого науці об'єкту. Наприклад, Д. І. Менделєєв передбачив ще не відомі тоді галій (екаалюміній), скандій (екабор), германій (екасиліцій) полоній (двітеллур), астат (екаіод), технецій (екамарганець), францій (екацезій). Так само і класифікація екосистем буде природною тоді, коли вона передбачатиме характеристики екосистем поки що не знайдені дослідниками.

Отже, до класифікації екосистем ми маємо поставити такі вимоги:

- Зібрання елементів у групи повинні відбуватися на основі теорії чи поєднаних між собою теорій (теоретичних моделей).
- Класифікація повинна мати можливість прогнозування майбутнього екосистем, які вона охоплює
- Класифікація має складатися не лише із відомих об'єктів а й тих, існування таких впливають із її структури.

#### 6.1. Історія спроб класифікації екосистем.

Історія класифікації екосистем складалася із кількох етапів. Перший етап – донауковий. Як в побутовій практиці, так і роботах стародавніх і середньовікових мислителів спостерігається певне сортування на групи спостережуваних однорідностей на поверхні землі. Перші наукові спроби класифікації спостерігаються із XVIII століття. Характеризуючи середовища існування видів (*solum*) Карл Лінней у 1751 році дав кожній їхній групі характеристику. В упорядкований список К. Ліннея увійшло 25 груп середовищ життя живих організмів: моря, морські узбережжя, джерела, річки, береги, озера, ставки, канали, болота, дерновинні болота, заливних місць, трясовини, альпи, скелі, гори, рівнини, тіністі ліси з неродючим ґрунтом, гаї, луки, пасовища, перелogi та рілля, поля, узбіччя та межі полів, оброблені землі садів, гнойові купи, пустирі. У більш розширеному вигляді такий упорядкований список нині застосовується в Європейському Союзі у вигляді класифікації EUNIS.

Починаючи із XIX століття, із розвитком понять, пов'язаних із описаними К.Мебіусом біоценозами вчені починають спроби створити наукові класифікації замість упорядкованих списків. Перші роки (1887-1890) такі дослідження здійснювалися лише для водного середовища. У цьому напрямі працювали Віктор Генсен (1887), В.А. Форбес (1887) та Е. Гекель (1890). Згодом вони були перенесені і на суходіл. У такий спосіб екосистеми суші описували Ф. Даль (1903-1908), Адамс (1905-1915), Ф. Клементс (1905-1918) та В. Шелфорд (1907-1913).

Новий поштовх цьому процесу було запровадження в 30-ті та 40-ві роки понять екосистема та біогеоценоз. Я.П. Дідух розділяє усі різновиди спроб класифікації екосистем, починаючи із другої половини XX сторіччя, на три групи: типологічну, топологічну і просторову. Перший побудований за принципами подібності окремих елементів та зв'язків між ними у виділених елементарних одиниць чи їхніх ієрархічних поєднань. Це класичний підхід, який обов'язково супроводжує процес класифікації природних об'єктів. Однак, оскільки екосистемологія зароджувалася і в рамках географічної науки, то діють і інші підходи. Топологічний підхід розглядає зміни в екосистемах вздовж якихось обраних градієнтів зміни факторів середовища. Аналогічні одиниці класифікації в ландшафтознавстві застосовував В.Б. Сочава і називав їх це номерами. Я.П. Дідух пропонує щодо екосистем такі одиниці називати екомерами. І нарешті просторовий підхід базується на виділенні ценохор, в екосистемології названих екохорами. Це однорідні ділянки території, які можна з'єднувати в більші об'єкти аж до моменту охоплення усієї планети (біосфери). Опираючись на класифікацію геосистем В.Б. Сочави, В.І. Василевич виділяє три групи: 1) елементарні, 2) регіональні 3) материкові. При цьому, він вказує на те, що просторова ієрархія екосистем не є постійною.

Незважаючи на гостру потребу та актуальність класифікації екосистем серйозні її розробки почали з'являтися лише наприкінці вісімдесятих років XX століття. Для цього було декілька причин. По перше, це вимагає від дослідника інтегрувати знань із різних наукових галузей. По друге, необхідно було чітко формулювання самого поняття екосистема, дискусії про яке точилися до кінця 60-их років. По третє, необхідно опрацьовувати величезні масиви даних, які зробити без доступної обчислювальної техніки (потужних комп'ютерів) та засобів зв'язку (наприклад, Інтернету) було вкрай важко. І нарешті потрібно було знайти основу для побудови класифікації – закон (теоретичну модель) або сукупність законів, які впливають на диференціацію екосистем та відображають їхню глибинну сутність.

У цей час ми можемо спостреігати кілька підходів до класифікації екосистем. Одні вчені вважали, що вона має базуватися на принципах подібності рослинного покриву, а інші заперечували їм через мінливість біоти. Н.В. Диліс (1967) пропонує розглядати чотири підходи до класифікації.

Перший підхід розглядає екосистеми як хорологічні\* категорії, жорстко прив'язані до земної поверхні. Тобто класифікація намагається розвиватися в межах природного районування. Такого підходу дотримувалися в галузі лісової типології та лісової біогеоценології. Другий підхід – це спроба класифікації за величиною (розмірами). Цього підходу дотримувалися П. Дювіньйон і М. Танг (1968). Прихильником третього підходу був сам Н.В. Диліс. Суть його в розподілі на природні та синтетичні. В подальшому перші диференціюються згідно з особливостями матеріально-енергетичного потоку та протяжністю. Другі – це об'єкти, створені людиною і розташовані насамперед в населених пунктах. Н.В. Диліс висловлював думку, що в основу розподілу має бути покладено особливості обміну речовиною та енергією. Це відповідає типології геохімічної роботи екосистеми.

Подібні до Н.В. Диліса погляди висловлював Ю. Одум (1986). Він писав, що екосистеми варто ділити за їхнім енергетичним потенціалом та способом перетворення енергії, які відображають характер кругообігу речовин та визначають суть екосистеми. За цим принципом Ю.Одум ділить екосистеми на чотири типи: 1) природні несубсидовані, які існують за рахунок енергії Сонця або не біогенних (мінеральних) хімічних сполук, 2) природні, які існують за рахунок енергії Сонця чи хімічних сполук із природною субсидією енергії за меж екосистеми, 3) природні, які існують за рахунок енергії Сонця із антропогенною субсидією, 4) індустріально-міські екосистеми (технотопи), створені людиною із енергією майже повністю субсидованою людиною.

Інший розподіл підходів до класифікації екосистем пропонують Д. Мюллер-Домбуа та Х. Елленберг. Вони виділяють комбінований, незалежний і функціональний підходи. При комбінованому підході об'єднуються диференціальні ознаки рослинності та її навколишнього середовища. Незалежний підхід споріднений із поліцентричною концепцією структури екосистем. Кожна компонента екосистеми розглядається окремо а об'єднання в крупніші одиниці відбувається з використанням картографічного методу. У Північній Америці (Канада) з 80-х років ХХ століття за подібним принципом працює система Biogeoclimat Ecosystem Classification (BEC). Прихильником функціонального підходу був Х. Елленберг. У 1973 році він запропонував виділяти групи екосистем за спорідненістю їхньої фізіології. Ця класифікація є ієрархічною. Вищий рівень належить біосфері. Далі іде розподіл на природні, переважно природні і урбо-індустріальні. За розмірами відбувається розподіл на макроекосистеми, мезоекосистеми, мікроекосистеми та наноекосистеми

Один із фундаторів української екосистемології М.А. Голубець (2000) класифікує екосистеми відповідно до ієрархічних: 1) консорційні, 2) парцелярні, 3) біогеоценози, 4) ландшафтні, 5) провінційні, 6) біомні, 7) материкові та океанічні, 8) біосфера. За елементарну екосистему він використовує поняття біогеоценозної і ландшафтної екосистем.

Підсумовуючи досвід попередніх спроб класифікації екосистем, ми можемо виробити не лише основні вимоги щодо неї, а й розробити алгоритм для її створення. Тут необхідно розв'язати три основні проблеми:

- 1) Виокремлення елементарних одиниць із суцільної живої оболонки планети (біосфери);
- 2) Підбір законів функціонування екосистеми, які найбільш сильно впливають на її різноманітність
- 3) Побудова математичної моделі, яка матиме прогностичні властивості щодо кожної із екосистем.

## 6.2. Континуум в біосфері

Поняття континуум (від латинського *continuus*) можна трактувати як безперервність системи чи множини, в якій усі її елементи зв'язані між собою та не мають розривів чи виразних переходів. В екології історично континуум застосовували щодо рослинного покриву. При цьому розуміли не стільки його просторову характеристику скільки типологічну. Тобто що не існує виразних індивідуальних рослинних угруповань а є серії, обумовлені властивостями середовища які поступово переходять одне в одне. Саме це положення було в основі конфлікту між прихильниками дискретності на чолі із Ф. Клементсом та континууму на чолі із Г.Глізоном.

Щодо рослинного покриву розглядається три основних його типи:

- Просторовий – поступова зміна структури угруповань у просторі
- Горизонтальний – зміна вздовж поверхні планети пов'язані із неоднорідністю умов середовища
- Вертикальний – поступовий перехід від одного ярусу рослинності до іншого
- Часовий – поступова зміна угруповань із часом
- Типологічний – поступовий перехід між умовними типами рослинних угруповань.

Л.Г.Раменський та Г.Глісон стверджували, що окремих фітоценозів в реальності не існує. Кожен вид має свій екологічний спектр щодо умов середовища і поширюється незалежно від виділеного дослідниками типу угруповання (розподіляється індивідуалістично). Водночас, кожне так зване угруповання складається із видів, екологічні амплітуди яких перекриваються. Рясність і проективне покриття видів залежить наскільки показники факторів середовища збігаються із факторами середовища. Через індивідуальність та не синхронність екологічних спектрів видів переходи із одного угруповання до іншого відбуваються поступово.

Слабким місцем в цій гіпотезі є не лише приклади, які наводили її противники, а й спрощений підхід щодо охоплення факторів середовища. Тут проігноровані біотичні фактори. Саме взаємодія між окремими видами і потреба в ній, синхронізують реакції видів на середовища. В умовах, де взаємозв'язок між видами сильніший там буде сильнішою і синхронізація.

Наприклад, виділені тим же Л.Г. Раменським деякі пацієнти та експлеренти залежні від віолентів. Тіньовитривалі та тіньолюбіві рослини не витримають конкуренції за межами угруповань фанерофітів. Є група рослин едификаторів, які в процесі еволюції отримали свиту із повністю залежних від них організмів. Отже, є угруповання, в яких синхронізація видової активності сильніша (ліси) і ті, де вона набагато слабша (луки, піонерні угруповання). Те саме стосується і видів. Є такі види, які жорстко прив'язані до певних рослинних спільнот і практично не зустрічаються поза їхніми межами і ті, які можуть існувати в кількох споріднених спільнотах. Таким чином, гіпотеза Раменського-Глісона не є універсальною. Щоб побудувати класифікацію, потрібно знайти спосіб «розірвати» усі вищеназвані типи континууму.

### **6.3. Екотон. Типи екотонів.**

Рамон Маргалеф вважає, що є можливим лише два варіанта континууму: абсолютний або екоклін та відносний або екотон. Оскільки, перший варіант виключає можливість класифікації, то ми зосередимося на саме на другому. З одного боку екотонна гіпотеза дозволяє нам пробитися через континуальну заборону диференціації рослинного покриву на окремі одиниці, а із іншого боку він заважає нам із високою точністю встановити відповідність конкретної екосистеми певній одиниці класифікації. Це створює труднощі не лише для теоретичного аналізу описів, але й для роботи у польових умовах. Велике число описів може бути вибракуване через складність виділення гомогенних майданчиків для них.

Усю різноманітність випадків екотону можна розділити на три основні форми: типологічний, просторовий та топологічний. Тут простежується аналогією із трьома різновидами континууму і трьома методологічними підходами до класифікації екосистем. Така аналогія не випадкова, тому що усі вони пов'язані із проблемою диференціацію суцільної «плівки життя» на реально існуючі одиниці.

Типологічний екотон спостерігаємо в споріднених екосистемах, які належать до однієї спільної одиниці класифікації вищої за рангом за попередню чи в тих, які належать до близьких одиниць у конкретній класифікаційній моделі. Отже, такі екосистеми матимуть аналогічні (подібні) комплекси факторів середовища і стадією розвитку. Типологічний екотон стосується, насамперед, не того, що ми спостерігаємо в природних умовах, коли екосистеми розташовані поруч, а як одну із характеристик конкретної класифікаційної моделі. Наявність такого переходу, його ширина та активність перекриття життєвості видів буде залежати від ознак покладених в основу класифікації. Наприклад, у видовому складі однієї екосистеми будуть траплятися види, що часто присутні в іншій. Коли ми розглядаємо множину описів віднесених до певної групи, то зустрічатимемо «чисті» описи, де відсутні «чужі» види і екотонні описи, де їхня кількість досягає до половини видового складу. Часом таке явище може бути викликане помилками дослідника при візуальному виборі описової ділянки. У такому випадку в опис потрапляють ділянки сусідньої екосистеми, які дослідник візуально не розрізнув. На жаль, якість проведення польових робіт продовжує бути залежною від суб'єктивних чинників – досвіду й інтуїції дослідника, його старанності, уважності та вміння візуально визначати гомогенну ділянку. Різні дослідники ставлять різні вимоги до вибраковки «помилкових описів». Л.Г. Раменський вважав, що потрібно відкидати від 50 до 75% польового матеріалу. Б.М. Миркин вважає, що достатньо відмовлятися лише від 20-30% описів. Звичайно, ж потрібно робити поправку і на досвід дослідника. Для студента, який лише починає робити перші кроки, помилкове обрання майданчиків для опису у половині випадків – це норма. А ось досвідчений дослідник не має допускати таких помилок в 75-85% випадків. З іншого боку, «чисті описи» або так звані номенклатурні типи є обов'язковою умовою під час процедури класифікації. На відміну від фітоценології, в екосистемології жоден опис не вибраковується, тому що особливості екотону надзвичайно важливі для характеристики екосистеми. Зокрема вони є необхідною умовою в процесі прогнозування її динаміки.

Не завжди екотонні описи спричиняються неспроможність виокремлення гомогенних ділянок чи природною неможливістю це зробити. Іноді трапляються описи дійсно типологічних



екотонів, де навіть за відсутності територіально поруч іншої екосистеми в досліджуваній зустрічаються види з її складу.

Водночас слід враховувати, що типологічна спорідненість може бути викликана не лише подібністю умов середовища. Її може спричинити наявність різних, але близьким за часом чи характеристиками змін стадій розвитку у межах подібних показників факторів середовища екотопів. Отже ми можемо розділити типологічний екотон на дві підгрупи: типологічний екотопний екотон і типологічний динамічний екотон.

Причина виникнення топологічного екотону у присутності серед біоти екосистем видів, що є евритопними до більшості факторів середовища та стенотопних до одного чи декількох із них. За умов, що у межах двох чи кількох екосистем величини показників цього фактору будуть приблизно рівними, то існує ймовірність проникнення типових видів однієї екосистеми до іншої. Це часто спостерігається в екосистем, що описуються методом створення еколого-ценотичних профілів. За умови, якщо на профілі поступово міняються величини показників якогось фактору, то існуватимуть такі екосистеми, чий видовий склад також мінятиметься поступово і відповідно до вищеназваних змін.

Третьою формою є просторовий екотон. Вона виникає через те, що дві екосистеми займають сусідні ділянки простору. У такому випадку існує можливість взаємного проникнення видів (методом вегетативного або генеративного розмноження чи інвазії). Це може відбуватися навіть за відсутності умов для утворення типологічного або топологічного екотону. Коли під час дослідження, ми включаємо такі окраїнні ділянки в опис, то будемо зустрічати в них складники сусідніх екосистем.

В природі ми рідко зустрічаємо чисті форми екотонів. Зазвичай ми спостерігаємо водночас кілька форм. Візьмемо для прикладу ряд болотних екосистем D111111.\* *Sphagnetum magellanicum* → D111113. *Eriophoro vaginati-Sphagnetum fallax* → D112111. *Eriophoro vaginati-Pinetum sylvestris* (Табл. 15). Описи під номером 1, 4 та 7 є типовими ділянки екосистем (близькими до номенклатурних типів), а ось описи під номером 2, 3, 5, та 6 будуть їхніми екотонами. У межах однієї класифікаційної моделі (тут адаптація до умов Полісся системи EUNIS) поля екологічних спектрів цих екосистем знаходяться поруч. Отже, відповідно до гіпотези про континуум рослинного покриву вони частково перекриваються. Тому *Sphagnetum magellanicum* вид характерний для екосистеми сфагнових болі (D111111. *Sphagnetum magellanicum*) трапляється у пухівково-сфагнумові болотах (D111113. *Eriophoro vaginati-Sphagnetum fallax*). Тут він має нижче проективне покриття і заміщується на *Sphagnetum fallax*. Те саме відбувається із пухівковою піхвою (*Eriophorum vaginatum*), яка проникає в сфагнумові болота D111111. Таке взаємопроникнення може бути обумовлено різними факторами – від подібності екотопів до просторового сусідства ділянок, на яких зроблено описи.

Види, які є характерними для вищої одиниці цієї класифікації (D11 оліготрофні болота), можуть бути присутні в кожній із наведених екосистем. Водночас, види характерні для не споріднених екосистем, вказують на наявність інших різновидів екотону. Наприклад, трапляння у багатьох із цих описів *Carex nigra* ілюструє можливість екотону із екосистемою мезотрофних боліт із осокою чорною (D211211. *Caricetum nigrae*).

Наведені вище екосистеми утворюють ряди за зміною показників багаторічного режиму зволоження вологості ґрунту (HD) та загального сольового режиму (SL), а також показників динаміки, встановлених синфітоіндикаційними методами (Табл. 16). У цьому ряду показник багаторічного режиму зволоження (його середнє значення) знижуються 15,8 балів → 15,3 балів → 13,9 балів, а загального сольового режиму зростає 4,25 балів → 4,3 балів → 4,4 балів. Таким чином ми спостерігаємо обидва різновиди топологічного екотону.

Таблиця 15. Описи типових та екотонних ділянок екосистем D111111. *Sphagnetum magellanicum* (1), D111113. *Eriophoro vaginati-Sphagnetum fallax* (2), D112111. *Eriophoro vaginati-Pinetum sylvestris* (3) для території Центрального Полісся.

Номер опису	1	2	3	4	5	6	7
Проективне покриття	95	95	90	75	95	95	90
Кількість видів	8	9	8	10	11	10	12
Номер екосистеми	1		2			3	
<i>Sphagnum magellanicum</i>	5	4	+				
<i>Sphagnum fallax</i>			2	5	3	2	
<i>Eriophorum vaginatum</i>		1	3	4	4	4	4
<i>Betula pubescens</i>						1	3
<i>Drosera rotundifolia</i>	1	2	2	1	1	2	1
<i>Andromeda polifolia</i>	1	2	1	1	1	1	1
<i>Oxycoccus palustre</i>	1	1	2	1	1		1
<i>Carex pauciflora</i>		1		2			
<i>Polytrichum alpestre</i>	1	1			1	1	r
<i>Ledum palustre</i>					+	1	1
<i>Carex nigra</i>	r	r		+	r		
<i>Salix cinerea</i>		r		+	1		
<i>Drosera anglica</i>			1				
<i>Salix myrtilloides</i>			1	1			
<i>Pinus sylvestris</i>	r				1	3	3
<i>Polytrichum commune</i>					1		+
<i>Sphagnum palustre</i>	1			+		r	+
<i>Sphagnum fuscum</i>							+
<i>Betula pendula</i>						r	r

Процес автогенних сукцесій на болотах відбувається поступово від їхньої периферії до середини, то зміни більшості факторів середовища також будуть пов'язані із розміщенням екосистеми. Сюди можна віднести показники вмісту карбонатів та доступного Нітрогену (нітратів і солей амонію), кислотність і мікрокліматичні показники. Отже, одночасно продемонстровані екотони будуть топологічними і типологічними (динамічний та класифікаційний типологічний екотон). За умови що ділянки наведених вище екосистем можуть межувати між собою, то є ймовірність присутності просторового екотону. Насамперед, це стосується видів, які інтенсивно поширюються вегетативним чи генеративним способом.

Відкидання описів екотонів під час дослідження природних екосистем спричиняє утворення великих «сірих» зон, яких важко або й неможливо класифікувати. Це унеможливило саму класифікацію екосистем. З іншого боку, звичайне включення такого матеріалу до класифікаційних схем призведе до нечіткості виділення типових класифікаційних одиниць. Це формує потребу в розв'язанні проблем встановлення межі між екосистемами чи хоча б якоїсь тимчасової формалізації цієї процедури.

**Таблиця 16. Показники багаторічного режиму зволоження і загального сольового режиму екосистем для екосистем D111111. *Sphagnetum magellanici*, D111113. *Eriophoro vaginati-Sphagnetum fallax*, D112111 *Eriophoro vaginati-Pinetum sylvestris* на території Центрального Полісся..**

Код екосистеми за класифікацією EUNIS	Екологічні фактори	
	Hd	SL
D111111	<u>15,5-16,2</u> 15,8	<u>4,2-4,3</u> 4,25
D111113	<u>15,1-15,6</u> 15,3	<u>4,2-4,4</u> 4,3
D112111	<u>13,2-14,6</u> 13,9	<u>4,2-4,5</u> 4,4

Екосистемологічні дослідження в цьому напрямі викликають аналогію із ситуацією, що склалася у квантовій фізиці чи хімії у першій половині ХХ століття. В цих науках виникла проблема із визначенням орбіти та місця точного перебування електронів поруч із ядром атома. Ервін Шредінгер, Вернер Гейзенберг та інші вчені, що працювали у цій галузі запропонували принцип невизначеності і численні його інтерпретації, відповідно до яких не можливо виконати цю процедуру, але ми можемо встановити ймовірність їхнього перебування у просторі біля ядра. Фізиками була створена теоретична модель «електронної хмари» в якій найбільша «густина», вказувала на найбільшу ймовірність місця перебування електрона. Під час подальшого розвитку квантової фізики, що у практичному застосуванні цього підходу. Чому б у такий спосіб не вирішити проблему екотону? Ми не маємо змоги чітко розмежувати екосистеми, однак, застосувавши формальні статистичні процедури (визначення ймовірності чи дисперсії, показників достовірності апроксимації, величини похибки, тощо), ми отримуємо ймовірнісну межу між екосистемами. При цьому, ми маємо ширший арсенал методів щодо вирішення цього завдання, ніж застосовується у фізиці. Це обумовлено високою різноманітністю об'єктів та зв'язків між ними, що входять до складу екосистеми. Наприклад, це застосування присутності діагностичних видів і показників їхнього проективного покриття.

Проблема екотону не є демонстрацією існування нерозв'язної задачі. Це приклад того, як може стимулюватися розвиток методологій потребою в розв'язанні актуальних задач. Саме тому, виділення шести різновидів екотону, включення їх в класифікаційні моделі, застосування відповідного математичного апарату і перехід з видового на популяційний рівень індикації (діагностики) стану екосистем дозволяють, розв'язувати цілий ряд теоретичних і практичних завдань. Серед них виокремлення елементарної одиниці класифікації екосистем, топологічне, типологічне й просторове їх розмежування за ознаками динаміки та характеристиками екотопу.

#### **6.4. Моноцентрична модель класифікації екосистем**

Як розглядалося вище, під час моделювання процесів, що відбуваються в екосистемах переваги отримує моноцентрична модель із автотрофним блоком у центрі. Виникає запитання чи це буде так само важливо і для диференціації усєї різноманітності екосистем? Розглянемо її більш докладно. Яків Петрович Дідух (Дідух, 2005) вказує на ряд переваг такої моделі:

- 1) Автотрофи переважно малорухливі і пов'язані із одним місцезнаходженням протягом усього життя.
- 2) Автотрофи візуально відображають структуру екосистеми та її межі.
- 3) Угруповання автотрофі та їхні популяції мають значні розміри, що зв'язує їх із територіальним рівнем організації екосистем.
- 4) Добре розроблені та узгоджені в міжнародному співтоваристві класифікації рослинності (рослинних угруповань).

- 5) Індикаційні властивості що вказують на параметри факторів середовища.
- 6) Рослини є носіями різних аспектів біорізноманітності.
- 7) Угрупування автотрофів впливають на спадковість і розвиток екосистем і її пристосування до зміни умов середовища.
- 8) Забезпечують зв'язки із іншими організмами в консорціях
- 9) Автотрофні блоки є центральним і найбільш потужним об'єктом трансформації енергії в екосистемах.

Отже, жоден інший компонент екосистеми крім її автотрофного блоку не зможе порівнятися за можливостями презентувати її характеристики і бути настільки доступним для вивчення. У такому разі на перший план виходить проблема класифікації самих автотрофних блоків. Розглянемо декілька підходів до цього. Певний тип класифікованого рослинного угруповання далі ми називатимемо синтаксоном (наприклад, соснові ліси). А одиницю певного рівня класифікації синтаксономічною одиницею (наприклад, асоціація). Загалом протягом ХХ століття сформувалися десятки різних підходів до класифікації рослинних угруповань. Їх можна розділити на кілька напрямків, в межах яких існувало велике число методологій. Ми тут оглянемо лише ті напрямки, які є важливими для створення сучасних класифікацій екосистем або все ще знаходяться у вжитку на території України.

Однією із найпростіших класифікацій є домінантна. Окремі одиниці виділяються за домінуванням певного виду чи груп видів. Це домінування може проявлятися в більшій рясності або в більшому сумарному проективному покритті на визначеній ділянці. Таким чином, за домінуванням певних видів ми встановлювали належність досліджуваної ділянки до певної групи екосистем. Наприклад, соснові ліси (*Pineta sylvestris*), дубові ліси (*Querceta roboris*), кострицеві луки (*Festuceta pratensis*), тонконогові луки (*Poeta pratensis*). Назви елементарних одиниць (асоціацій) утворювалися із родових назв домінантів кожного ярусу або спів домінант. Наприклад *Pinetum-Callunoso-Cladoniosum* або в українському варіанті сосновий ліс із вересом (*Calluna*) та кладонією *Cladonia*. За потреби родові назви розширюються до рівня видів. Наприклад, асоціація *Pinetum sylvestri-Cladoniosum alpestri*, що в перекладі означає ліс із сосни звичайної (*Pinus sylvestris*) і кладонії альпійської (*Cladonia alpestris*).

Ще один спосіб був запропонований В.В. Альохінім у двадцяті роки ХХ століття. Він пропонував брати латинські назви домінантів окремих ярусів і розділяти їх за допомогою тире. Наприклад, *Pinus sylvestris-Sorbus aucuparia-Vaccinium myrtyllus*. Якщо в одному ярусі два домінанти, то їхні назви пишуться через знак «+». Наприклад, *Pinus sylvestris-Sorbus aucuparia+Frangula alnus-Vaccinium myrtyllus*.

Ієрархія домінантної класифікації складається із асоціацій, груп асоціацій, формацій, груп формацій, класів формацій. Наприклад, *Pinetum myrtillosum* (асоціація) → *Hilocomiosa* (група асоціацій) → *Pineta sylvestris* (формація) → *Aciculisilvae* (група формацій) → *Acicuilignosa* (клас формацій).

Як показує практика, домінантна класифікація не завжди ефективна. Вона добре працює у двох випадках. По перше, чим сильніші впливи домінантних видів едіфікаторів, тим краще вони індукують структуру та інші характеристики екосистеми. Це дозволяє практично без проблем використовувати її в лісових екосистемах. Особливо добре це виходить для лісів помірних широт, де кількість видів та кількість унікальних еконіш невелика. Другим випадком вдалого застосування домінантної класифікації є монодомінантні та маловидові угруповання. Ними є водні, болотні та піонерні угруповання. В інших випадках домінантна класифікація не працює. У наш час домінантна класифікація рідко зустрічається в наукових роботах. Однак, вона є поширеною в лісівництві та документах лісовпорядкування. Тут основна увага приділяється домінантам деревного ярусу. Поруч із класичними назвами, які складаються із українських родових назв видів зустрічаються екосистеми, які виокремлено за формулами деревостану. Наприклад, сосново-чорничні ліси або 7Сз2Бп1Дз (70% сосни звичайної, 20% берези повислої, 10% дуба звичайного)

Разом із тим в рамках школи лісівничої екології (школи Морозова) виникла інша система. Її автором є П.С. Погребняк. Його система (едафічна сітка Алексеєва-Погребняка) стала

альтернативою для поширеної В.М. Сукачевим системи «еколого-фітоценотичних рядів» чи «узагальненої системи типів лісу». В вищезазначених системах, які склалися із динамічних рядів (стадій сукцесії) в межах зміни показників одного із факторів середовища, були відсутні деякі із лісових екосистем. Наприклад, там не знайшлося місця для так званих мішаних лісів.

Вперше ідею створення едафічної сітки висловив вчитель П.С. Погребняка С.В. Алексеев у 1925 році. Едафічна сітка – це ординаційна площина, осями якої є показники вологості та родючості ґрунту (рис. 30).

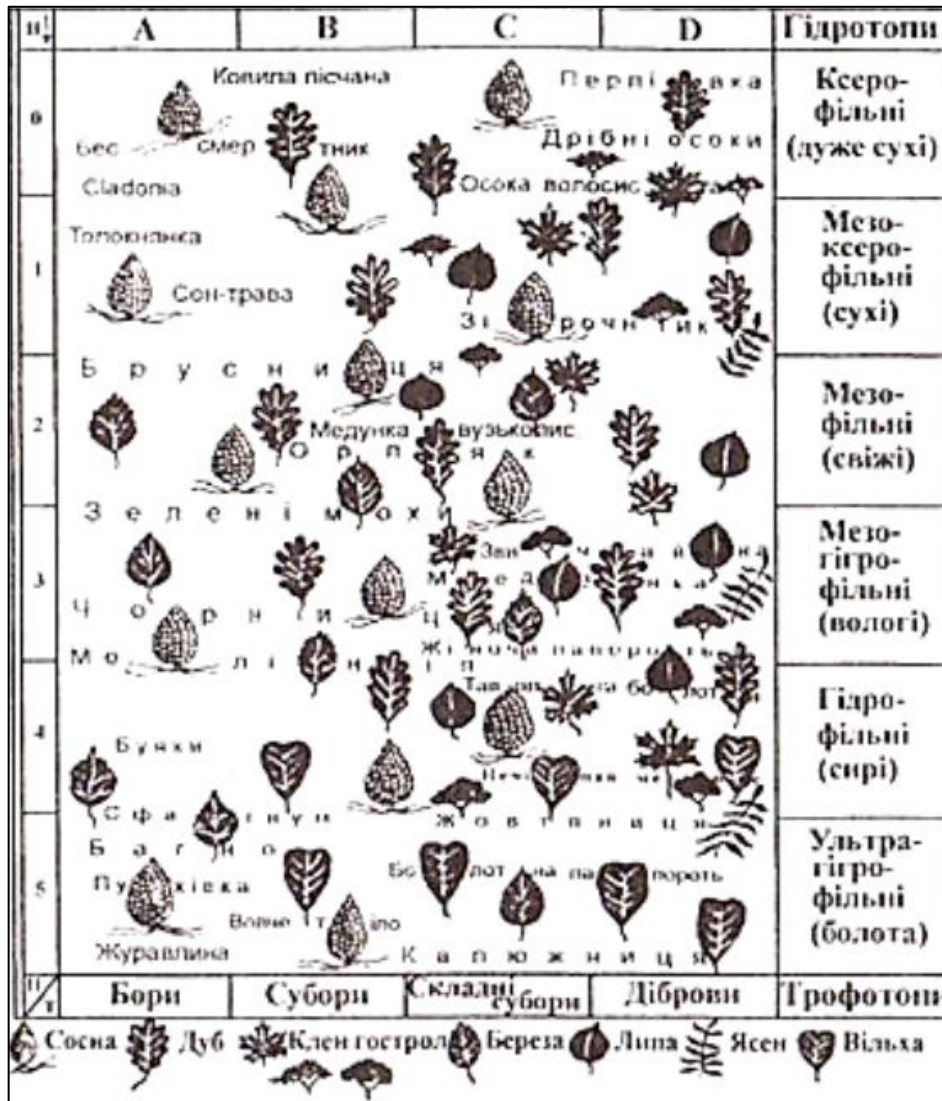


Рис. 30. Едафічна сітка Алексеева-Погребняка

Вісь родючості ґрунту (багатства ґрунту, трофності, трофогенного ряду) складається із чотирьох категорій: бори (А), субори В), судіброви (складні субори) (С) і діброви (D). Вісь вологості ґрунту (гідро топу, гідро генного ряду) складається із шести категорій: 0 – дуже сухі (ксерофільні), 1 – сухі (мезоксерофільні), 2 – свіжі (мезофільні), 3 – вологі (мезогідрофільні), 4 – сирі (гідролфільні), 5 – болотні (ультрагідрофільні). Комбінування двох ознак дозволяє нам отримати такі типи лісу як вологі, бори, свіжі діброви та інші. Важливим елементом едафічної сітки Алексеева-Погребняка є те, що умови середовища діагностуються не домінуючим видом, а видами із вузькою екологічною амплітудою, пристосованими до певної комбінації показників факторів середовища. Це дозволяє подолати проблему застосування домінантної класифікації. Однак, едафічна сітка вміщує лише лісові екосистеми.

Вже в середині ХХ століття висловлювалися ідеї про розширення її для інших стадій автогенної сукцесії. Водночас, в межах швейцарсько-французької екологічної школи ще в першій

половині ХХ століття було сформовано методологію із аналогічним принципом. Її називають еколого-флористичною класифікацією за методом Браун-Бланке. Вона прийшла на територію України в вісімдесятих роках під час відвідин інституту ботаніки імені М.Г. Холодного радянським популяризатором цього методу Б.М. Миркиним. Він зібрав молодих українських геоботаніків і в режимі «квартирника» пояснив, як працювати за методом Браун-Бланке. З кінця 1980-их з'явилися перші наукові роботи присвячені еколого-флористичній класифікації.

Суть методу Браун-Бланке у формалізованій процедурі визначення рослинних угруповань за діагностичними видами. Як і в системі П.С.Погребняка ними є види рослин із вузькою амплітудою показників факторів певної екосистеми. Однак, мова іде не лише про вологість та трофність.

Діагностичні види розподіляються на кілька груп. Константними видами називають ті, які зустрічаються в межах певного угруповання з високими показниками постійності. Під постійністю розуміється частота трапляння виду в групі описів. З її допомогою визначаються класи постійності (константності):

- I – 0-20%
- II – 21-40%
- III – 41-60%
- IV – 61-80%
- V – 81-100%

Види, які тяжіють до певного синтаксону називаються вірними видами. Ж. Браун-Бланке виділяє п'ять класів (п'ятибальну шкалу) вірності видів:

5 – вірні види, трапляються виключно в межах одного син таксону.

4 – надійні види, віддають перевагу одному син таксону але можуть зустрічатися в інших.

3 – прихильні види, трапляються в різних син таксонах але віддають перевагу одному із них.

2 – невизначені, види які не пов'язані із одним синтаксоном.

1 – чужі, види що випадково занесені до певного фітоценозу.

Диференціальними видами називаються подібні до вірних видів, які можуть зустрічатися лише в частині певного синтаксону. Характерні види – це узагальнена назва для видів, які частіше за все зустрічаються в певних синтаксонах.

Присутність виду в описі синтаксону описується його проективним покриттям. Ж. Браун-Бланке запропонував власну шкалу. Вона з часом була вдосконалена через потребу в комп'ютерній обробці даних, зокрема під час синфітоіндикації. Із семибальної системи нова система стала п'ятибальною (табл. 17).

Таблиця 17. Шкала системи Браун-Бланке.

Проективне покриття в балах за класичною системою Браун-Бланке	Проективне покриття в балах за оновленою системою Браун-Бланке	Проективне покриття в відсотках
5	5	76-100
4	4	51-75
3	3	26-50
2	2	5-25
1	1	Багато особин із проективним покриттям менше 5% або одна особина із проективним покриття вище 25%
+	1	Кілька особин із проективним покриттям менше 5%
r	1	Поодинокі особина із проективним покриттям менше 5%

Класифікація Браун-Бланке ієрархічна. Найвищою одиницею є клас рослинних угруповань. Інколи класи групуються за середовищем життя та сукцесійної стадією (Табл. 18). Назва синтаксону утворюється із латинської назви якогось чи якихось її характерних видів із додаванням спеціальних закінчень. Наприклад, *Lemnetea minoris* від *lemna* *minor*. При першому згадуванні в наукових роботах наводиться скорочені позначки авторів та рік першої публікації. Інколи назва синтаксону утворюється об'єднанням назв кількох видів одного чи кількох родів. Наприклад, *Quercetea robori-petraeae* чи *Lemno-Spirodeletum polyrhizae*. Це робиться із метою уникнення плутанини із синонімічними назвами та різним трактуванням синтаксонів у різних авторів та у різні роки. Наприклад, асоціація *Onopordetum acanthii* Br.-Bl 1926 – була вперше описана Ж.Браун-Бланке у 1926 році. У випадку, коли угруповання не вдається віднести з формальних причин до певного синтаксону, воно вважається безранговим.

Таблиця. 18. Ієрархія класифікації Браун-Бланке.

Синтаксономічна одиниця	Приклад синтаксону	Закінчення назви синтаксону під час формування його назви
Клас	<i>Lemnetea minoris</i>	-etea
Порядок	<i>Lemnetalia minoris</i>	-etalia
Союз	<i>Lemnion minoris</i>	-ion
Асоціація	<i>Lemnetum minoris</i>	-etum
Варіант	<i>Lemnetum minoris</i> var. <i>typicum</i>	Назва var. Вид що визначає варіант
Фація	<i>Lemnetum minoris</i> var. <i>typicum Nymphosum candidae</i>	-osum

Для території Українського Полісся було визначено, що його рослинність належать до 34 класів, 51 порядку, 101 союзу, 352 асоціацій та 7 безрангових угруповань. Повний перелік назв синтаксонів певної території називається синтаксономічною схемою а книга із їхньою характеристикою продромусом.

### 6.5. Сучасні європейські класифікації екосистем.

Потреба в класифікації екосистем, починаючи із 90-их років ХХ століття, отримала не лише теоретичне, а й практичне значення. Програма сталого розвитку перевела охорону природи не лише із рівня виду на рівень оселищ (Оселищна Директива), а й зробила її проекти міжнародними. У зв'язку із цим виникла потреба в створенні загальноприйнятих міжнародних класифікацій екосистем. До них ставилися такі вимоги:

- 1) Мати можливість забезпечити охорону природних екосистем для різних країн.
- 2) Бути придатною для застосування під час розбудови Панєвропейської екомережі.
- 3) Охоплювати усе різноманіття оселищ Європи
- 4) Створення можливості для виконавців різного рівня і різних країн здійснювати порівняльний аналіз оселищ
- 5) Оцінювати оселищне різноманіття
- 6) Забезпечувати створення системи для збору інформації про оселища.

У межах реалізації Програми Європейського центру захисту природи і біорізноманіття було створено базу даних CORINE, яка стала першою такою класифікацією. Ця база даних розроблялася і використовувалася в 1986-1991 роках. Пізніше її доповнили напрацюваннями інших систем (Paeartic, OSPARCOM). В результат було розроблено систему EUNIS (1996-2002). Усі ці системи опираються на флористичну класифікацію рослинності Браун Бланке.

В основу класифікації та бази даних EUNIS закладено такі принципи:

- 1) Зрозуміла та легка мова;

- 2) Об'єктивні однозначні наукові ознаки;
- 3) Формування бази даних для різних видів екологічної інформації;
- 4) Використання даних із попередніх класифікацій;
- 5) Ієрархічна структура;
- 6) Гнучкість і стійкість щодо внесення нових даних.

Система EUNIS відрізняється від фітоценотичної класифікації за кількома пунктами:

- 1) Чітка ієрархія, яка дозволяє узагальнювати дані в залежності від потреб;
- 2) Використовуються біотичні ознаки, які є чіткими індикаторами стану екосистем;
- 3) Рослинність є індикатором кругообігу енергії в екосистемі;
- 4) Відображення усього спектру різноманітності екосистем із різних середовищ;
- 5) Індексація кодів (ключів), необхідних для перевірки точності визначення;
- 6) Відкритість даних.

Ієрархія класифікації екосистем в системі EUNIS складається із 7 рівнів: еоцен, морфоцен, едафоцен, домінацен, геоцен, синоцен, та соція (назви рівнів за Дідухом Я.П., 2005). В деяких групах екосистем ієрархія до сьогодні не завершена. На найнижчому рівні знаходиться соція, яка є елементарною екосистемою із автотрофним блоком у вигляді асоціації рослинних угруповань за системою Браун-Бланке. Технотопи (індустріальні або штучні екосистеми) диференціювалися теж за потоками енергії та середовищем існування (наприклад, за його піддатливості до ендоекогенезу). Це класифікація технотопів Шишкіна-Хом'яка. Однак, тут не використовувалися рослини, як учасники та індикатори цього процесу.

Як приклад, нижче наводиться класифікація екосистем Словечансько-Овруцького кряжу, зроблена в 2010 році.

На основі класифікації EUNIS, поширеної в ЄС в сусідніх країнах робили адаптовані регіональні класифікації. Наприклад, Д.М. Якушенко така класифікація була зроблена для Житомирського (Центрального) Полісся (Якушенко, 2005) а І.В Хом'яком для території Словечансько-Овруцького кряжу. Розглянемо цей підхід на основі класифікаційної схеми поданої в дисертації «Класифікація і антропогенна трансформація екосистем Словечансько-Овруцького кряжу» І.В Хом'яка. Різноманітність екосистем Словечансько-Овруцького кряжу представлена 2 одиницями I рівня, 11- II рівня, 23 – III рівня, 53 – IV рівня, 80 – V рівня, 136 – VI рівня, 210 – VII рівня.

Загальна класифікаційна схема для Словечансько-Овруцького має такий вигляд:

1. Природні біотопи
  - 1.1. Поверхневі материкові води
    - 1.1.1. Стоячі поверхневі води
      - 1.1.1.1. Постійні мезотрофні водойми (ставки і озера)
        - 1.1.1.1.1. Вільноплаваюча рослинність мезотрофних водойм
          - 1.1.1.1.1.1. Угруповання більших, ніж ряски, квіткових рослин
            - 1.1.1.1.1.1.1. *Hydrocharitetum morsus-ranae*
            - 1.1.1.1.1.1.2. *Lemno-Hydrocharitetum morsus-ranae*.
          - 1.1.1.1.1.2. Угруповання комахоїдних рослин
            - 1.1.1.1.1.2.1. *Lemno-Utricularietum vulgaris*
          - 1.1.1.1.1.2. Вкорінена рослинність мезотрофних водойм з плаваючим на поверхні листям
            - 1.1.1.1.2.1. Угруповання *Batrachium (DC.) S.F.Gray* у мілкій воді
              - 1.1.1.1.2.1.1. *Batrachietum circinnati*
            - 1.1.1.1.1.3 Незакріплена рослинність мезотрофних водойм
              - 1.1.1.1.3.1 Угруповання сфагнових мохів та *Utricularia* в мезотрофних водоймах
                - 1.1.1.1.3.1.1 *Scorpidio-Utricularietum minoris*
          - 1.1.1.2. Постійні евтрофні водойми (озера і ставки)
            - 1.1.1.2.1. Вільноплаваюча рослинність евтрофних водойм
              - 1.1.1.2.1.1. Угруповання ряски
                - 1.1.1.2.1.1.1. *Lemnetum minoris*
                - 1.1.1.2.1.1.2. *Lemnetum gibbae*



- 1.1.1.2.1.1.3. *Lemno-Spirodeletum polyrrhizae*
- 1.1.1.2.1.1.4. *Spirodeletum polyrrhizae*
- 1.1.1.2.2. Занурена вища водна рослинність евтрофних водойм
- 1.1.1.2.2.1. Незакріплена
- 1.1.1.2.2.1.1. *Ceratophylletum demersi*
- 1.1.1.2.2.2. Вкорінена
- 1.1.1.2.2.2.1. *Elodetum canadensis*
- 1.1.1.2.2.2.2. *Hottonietum palustris*
- 1.1.1.2.3 Вкорінена рослинність евтрофних водойм з плаваючим на по верхні води листям
- 1.1.1.2.3.1. Сформована багаторічниками
- 1.1.1.2.3.1.1. *Nupharo lutei-Nymphaeetum albae*
- 1.1.1.2.3.1.2. *Polygonetum amphibi*
- 1.1.1.2.3.1.3. *Potametum natantis*
- 1.1.1.2.3.1.4. *Muriophylletum verticillati*.
- 1.1.1.2.3.2. Сформована однорічниками
- 1.1.1.2.3.2.1. *Trapaetum natantis*
- 1.1.2. Проточні поверхневі води
- 1.1.2.1. Джерела і струмки зі швидкою течією
- 1.1.2.1.1. Струмки та річки
- 1.1.2.1.1.1. Струмки з непостійним наповненням водою
- 1.1.2.1.1.1.1. Тимчасові струмки
- 1.1.2.1.1.1.2. Після дощові струмки
- 1.1.2.1.1.1.3. Весняні струмки
- 1.1.2.1.1.2. Струмки з постійним наповненням водою
- 1.1.2.1.1.2.1. Постійні річки та струмки з швидкою течією
- 1.1.2.1.1.2.2. Джерела
- 1.1.2.1.1.2.3. Водойми з порогами
- 1.1.2.1.1.2.4. Неприливні водойми з бурхливою течією
- 1.1.2.1.1. Постійні водотоки з повільною течією
- 1.1.2.2. Евтрофні тимчасові водойми
- 1.1.2.2.1. Евтрофна рослинність з повільною течією річок
- 1.1.2.2.1.1. Занурена
- 1.1.2.2.1.1.1. *Potametum crispum*
- 1.2. Прибережні і болотні екосистеми
- 1.2.1. Екосистеми низинних боліт
- 1.2.1.1. Прибережні зарості.
- 1.2.1.1.1. Крупно-осокові та хвощові прибережні екосистеми.
- 1.2.1.1.1.1. Зарості, сформовані осоковими
- 1.2.1.1.1.1.1. *Caricetum vesicariae*
- 1.2.1.1.1.1.2. *Caricetum acutifomis*
- 1.2.1.1.1.1.3. *Caricetum ripariae*
- 1.2.1.1.1.1.4. *Caricetum acutae*.
- 1.2.1.1.1.1.5. *Caricetum rostrae*.
- 1.2.1.1.1.2. Зарості хвощів
- 1.2.1.1.1.2.1. *Equisetetum fluviatilis*
- 1.2.1.1.2. Окрайкові (каймові) зарості
- 1.2.1.1.2.1. Високотравні прибережні зарості гелофітів (шувари)
- 1.2.1.1.2.1.1. *Glycerietum maximae*
- 1.2.1.1.2.1.2. *Typhetum angustifoliae*
- 1.2.1.1.2.1.3. *Typhetum latifoliae*
- 1.2.1.1.2.1.4. *Phragmitetum communis*
- 1.2.1.1.2.1.5. *Iridetum pseudacori*

- 1.2.1.1.2.2. Низькорослі зарості
  - 1.2.1.1.2.2.1. *Eleocharitetum palustris*
- 1.2.1.1.3. Зарості низькорослої земноводної рослинності на мілководдях
  - 1.2.1.1.3.1. З переважанням однодольних крім злаків
    - 1.2.1.1.3.1.1. *Sagittario-Sparganietum emersi*
    - 1.2.1.1.3.1.2. *Sparganietum demersi*.
  - 1.2.1.1.3.2. Зарості злаків
    - 1.2.1.1.3.2.1. *Glycerietum fluitantis*
- 1.2.1.2. Евтрофні болота знижених ділянок заплавл
  - 1.2.1.2.1. З *Carex nigra (L) Reichard, C. cinerea Pollich*
    - 1.2.1.2.1.1. Вимочки серед соснових лісів
      - 1.2.1.2.1.1.1. *com. Carex nigra-Polytrichum commune*
      - 1.2.1.2.1.1.2. *Caricetum nigrae*
- 1.2. Болота і перезволожені землі
  - 1.2.2. Верхові болота
    - 1.2.2.1. Верхові (оліготрофні) болота
      - 1.2.2.1.1. Верхові болота Лісової зони
        - 1.2.2.1.1.1. З домінуванням сфагнових мохів
          - 1.2.2.1.1.1.1. *Sphagnetum megellanicum*.
          - 1.2.2.1.1.1.2. *Sphagnetum fuscum*.
          - 1.2.2.1.1.1.3. *Eriophoro vaginati-Sphagnetum fallax*.
        - 1.2.2.1.1.2. З субдомінуванням фанерофітів
          - 1.2.2.1.1.2.1. З *Pinus sylvestris*
            - 1.2.2.1.1.2.1.1. *Eriophoro vaginati-Pinetum sylvestris*.
            - 1.2.2.1.1.2.1.2. *Ledo-Pinetum*.
    - 1.2.2.1.2. З перехідними болотами
      - 1.2.2.1.2.1. З *Pinus sylvestris*
        - 1.2.2.1.2.1.1. *Eriophoro vaginati-Pinetum sylvestris*.
        - 1.2.2.1.2.1.2. *Ledo-Pinetum*.
  - 1.2.2.2. Перехідні болота
    - 1.2.2.2.1. Перехідні болота і трясовини
      - 1.2.2.2.1.1. Трав'яні болота
        - 1.2.2.2.1.1.1. Осокові болота
          - 1.2.2.2.1.1.1.1. *Caricetum lasiocarpae*
        - 1.2.2.2.1.1.2. Мохово-злакові болота
          - 1.2.2.2.1.1.2.1. *Sphagno-Phragmitetum*
      - 1.2.2.2.1.2. Заростаючі вікна і сплавини
        - 1.2.2.2.1.2.1. На евтрофних і евмезотрофних болотах
          - 1.2.2.2.1.2.1.1. З *Menyanthes trifoliata* та *Comarum palustris*
            - 1.2.2.2.1.2.1.1.1. *Carici-Menyanthetum*
            - 1.2.2.2.1.2.1.1.2. *com. Comarum palustre*
          - 1.2.2.2.1.2.1.2. З *Calletum palustris*
        - 1.2.2.2.1.2.2. На мезотрофних болотах
          - 1.2.2.2.1.2.2.1. Заростаючі вікна
            - 1.2.2.2.1.2.2.1.1. *Caricetum limosae*
  - 1.2.2.3. Береги
    - 1.2.2.3.1. Піонерна та ефемерна рослинність періодично затоплюваних берегів
      - 1.2.2.3.1.1. Євро-сибірські дернинні угруповання низькорослих однорічних земноводних трав
        - 1.2.2.3.1.1.1. Угруповання низькорослих трав піщаних оголених субстратів
          - 1.2.2.3.1.1.1.1. *Juncetum bufonii*.
        - 1.2.2.3.1.1.2. Угруповання нітрофільних однорічників на берегах водойм
          - 1.2.2.3.1.1.2.1. На мулистих і мулисто-піщаних відкладах
            - 1.2.2.3.1.1.2.1.1. *Rumicetum mantimi*
            - 1.2.2.3.1.1.2.1.2. *Polygono-Bidentetum*
      - 1.2.2.3.1.2. Береги з легкими або рухливими відкладами без рослинності або зі зрідженою рослинністю

- 1.2.4.2.1. Піщані обмілини річок, позбавлені рослинності
- 1.2.4.2.2. Мулисті обмілини річок, позбавлені рослинності
- 1.3. Екосистеми, існування яких визначається геоморфологічними умовами
- 1.3.1. Скелі і відслонення
- 1.3.1.1. Кислі силікатні скелі і відслонення Українського кристалічного щита
- 1.3.1.1.1. Горизонтальні і вертикальні щілини, тріщини, стінки і полицьки
- 1.3.1.1.1.1. Дуже затінені, з домінуванням зелених мохів полицьки і стінки
- 1.3.1.1.1.1.1. *Hypno-Polypodietum*
- 1.3.1.1.1.2. Затінені щілини
- 1.3.1.1.1.2.1. *Asplenietum trichomanes- bivalens-Poetum nemoralis*
- 1.3.1.1.1.3. Освітлені щілини і полицьки
- 1.3.1.1.1.3.1. *Asplenietum septentrionalis*
- 1.3.1.2. Лесові відслонення
- 1.3.1.2.1. Зволожені затінені лесові відслонення
- 1.3.1.2.1.1. Угруповання з домінуванням непетрофітних папоротеподібних
- 1.3.1.2.1.1.1. *com. Gymnocarpium dryopteris-Phegopteris connectilis*
- 1.3.2. Екосистеми акумулятивного походження
- 1.3.2.1. Делювіального типу
- 1.3.2.1.1. Піонерні стадії на продуктах руйнування кристалічних порід
- 1.3.2.1.1.1. Початкові стадії сукцесії на частинках дрібного розміру
- 1.3.2.1.1.1.1. *Thymo pulegioides-Sedetum sexangulare*
- 1.3.2.1.1.1.2. *Sempervivo-Sedetum*
- 1.3.2.1.2. Просунуті сукцесійні стадії
- 1.3.2.1.2.2. На частках дрібного розміру
- 1.3.2.1.2.2.1. *Vincetoxico-Rumicetum*
- 1.3.2.1.2.2.2. *com. Carlina bierbersteinii.*
- 1.3.2.2. Пролувіального типу
- 1.3.2.2.1. Конуси виносу лесових ярів
- 1.3.3. Екосистеми скель та обривів з угрупованнями первинних сукцесій.
- 1.3.3.1. Екосистеми виходів геологічних порід з угрупованнями первинних сукцесій.
- 1.3.3.1.1. Екосистеми з угрупованнями первинних сукцесій на виходах кристалічних порід.
- 1.3.3.1.1.1. Екосистеми з угрупованнями первинних сукцесій на освітлених виходах кварцитів.
- 1.3.3.1.1.2. Екосистеми з угрупованнями первинних сукцесій на затінених виходах кварцитів.
- 1.3.3.1.2. Екосистеми з угрупованнями первинних сукцесій на виходах осадових порід.
- 1.3.3.1.2.1. Екосистеми з угрупованнями первинних сукцесій на освітлених виходах лесів.
- 1.3.3.1.2.2. Екосистеми з угрупованнями первинних сукцесій на освітлених виходах кварцитних пісків.
- 1.3.3.1.2.3. Екосистеми з угрупованнями первинних сукцесій на освітлених виходах крупнозернистих кварцитних пісків та уламків кременю.
- 1.3.3.1.2.4. Екосистеми з угрупованнями первинних сукцесій на затінених виходах лесів.
- 1.3.3.1.2.5. Екосистеми з угрупованнями первинних сукцесій на затінених виходах кварцитних пісків.
- 1.3.3.1.3. Новоутворені екосистеми виходів геологічних порід до настання первинних сукцесій.
- 1.3.3.1.3.1. Новоутворені екосистеми виходів кварцитів до настання первинних сукцесій.
- 1.3.3.1.3.1.1. Незаселені виходи кварцитів.
- 1.3.3.1.3.2. Новоутворені екосистеми виходів осадових порід до настання первинних сукцесій.
- 1.3.3.1.3.2.1. Незаселені виходи лесів.
- 1.3.3.1.3.2.2. Незаселені виходи кварцитного піску.

- 1.3.3.1.3.2.3. Незаселені виходи крупнозернистого піску з уламками кременю.
- 1.3.3.1.4. Суходільні природні печерні екосистеми.
- 1.3.3.1.4.1. Лесові печери.
- 1.3.3.1.4.1.1. Лесові печери Словечансько-Овруцького кряжу.
- 1.3.3.1.4.1.2. Лесові печери вертикального типу Словечансько-Овруцького кряжу.
- 1.3.3.1.4.1.3. Лесові гроти Словечансько-Овруцького кряжу.
- 1.4. Трав'янисті та чагарничково-трав'янисті ксерофітні екосистеми
- 1.4.1. Псамофітні угруповання
- 1.4.1.1. Псамофітні угруповання на флювіогляціальних відкладах Полісся
- 1.4.1.1.1. З домінуванням *Corynephorus canescens* (L.) P. Beauv.
- 1.4.1.1.1.1. Ініціальні стадії заростання незакріплених пісків
- 1.4.1.1.1.2. Просунуті стадії заростання з *Polytrichum piliferum*
- 1.4.1.1.1.3. Поверхнево закріплені піски з *Cladonia* sp.
- 1.5. Трав'янисті та чагарничково-трав'янисті мезофітні екосистеми
- 1.5.1. Після лісові високотравні угруповання з переважанням дводольних
- 1.5.1.1. Постексцизійні угруповання
- 1.5.1.1.1. Ранні стадії відновлення рослинного покриву на порубах
- 1.5.1.1.1.1. Поруби соснових, сосново-дубових і дубово-грабових лісів на супіщаних і суглинистих ґрунтах
- 1.5.1.1.1.1.1. *Calamagrostietum epigeji*
- 1.5.1.1.2. Просунуті стадії заростання лісових порубів
- 1.5.1.1.2.1. На дерново-підзолистих і сірих лісових ґрунтах
- 1.5.1.1.2.1.1. *Rubetum idaei*
- 1.5.1.1.2.1.2. *Sambucetum nigrae*.
- 1.5.1.1.2.1.3. *Sambucetum racemosae*.
- 1.5.1.1.3. Відновлення лісів на порушених субстратах.
- 1.5.1.1.3.1. На дерново-підзолистих і сірих лісових ґрунтах
- 1.5.1.1.3.1.1. *Epilobio-Salicetum capreae*.
- 1.5.1.1.3.2. На схилах лесових балок та ярів
- 1.5.1.1.3.2.1. *Epilobio-Salicetum capreae* var. *Cystopteridetum fragilis*.
- 1.5.1.1.3.3. Нітрофікованих схилах лесових балок та ярів
- 1.5.1.1.3.3.1. com. *Swida sanguinea*
- 1.5.1.2. Термофільні узлісні угруповання
- 1.5.1.2.1. Термофільні узлісні угруповання Полісся
- 1.5.1.2.1.1. На супіщаних та суглинистих ґрунтах узлісь дубово-грабових і дубових лісів
- 1.5.1.2.1.1.1. *Vicio cassubicae-Trifolietum*
- 1.5.1.2.1.1.2. *Trifolio-Agrimonetum*.
- 1.5.1.2.1.1.3. *Agrimonio-Vicetum cassubica*.
- 1.5.1.2.1.1.4. *Trifolio-Melampyretum nemorosi*.
- 1.5.1.2.1.1.5. *Geranio-Trifolietum alpestris*.
- 1.5.1.3. Мезогірофітні маргінальні угруповання
- 1.5.1.3.1. Мезогірофітні нітрофіковані сціофітні угруповання по узліссях листяних лісів.
- 1.5.1.3.1.1. Угруповання на перезволожених суглинистих ґрунтах
- 1.5.1.3.1.1.1. com. *Stellaria nemorum*
- 1.5.1.3.1.1.2. com. *Stachys sylvatica*
- 1.5.1.3.1.1.3. com. *Impatiens noti-tangere*
- 1.5.1.3.1.1.4. *Urtico-Aegopodietum podagrariae*.
- 1.5.1.3.1.1.5. *Chaerophyletum bulbosi*.
- 1.5.1.3.1.1.6. com. *Rubus caesius*.
- 1.5.1.3.2. Високо- і середньо- росли прибережні угруповання
- 1.5.1.3.2.1. Зарості адвентивних інвазійних видів
- 1.5.1.3.2.1.1. com. *Echinocystis lobata*.

- 1.5.1.3.2.2. Гігромезофільне прируслове високотрав'я
- 1.5.1.3.2.2.1. *Calystegio-Epilobietum hirsuti*
- 1.5.1.3.2.2.2. *Calystegio-Eupatorietum*
- 1.5.1.3.2.2.3. *Calystegio-Angelicetum archangelicae*
- 1.5.2. Трав'янисті мезофітні угруповання з переважанням злаків — луки
- 1.5.2.1. Остепнені
- 1.5.2.1.1. На бідних дерново-підзолистих ґрунтах Полісся
- 1.5.2.1.1.1. На супіщаних дернових ґрунтах заплавл
- 1.5.2.1.1.1.1. *Potentillo argenteae-Poetum angustifoliae*
- 1.5.2.2. Свіжі мезофітні заплавні і суходільні луки
- 1.5.2.2.1. Малопорушені сінокісні луки
- 1.5.2.2.1.1. Справжні сінокісні луки
- 1.5.2.2.1.1.1. *Festucetum pratensis*
- 1.5.2.2.1.1.2. *Poo-Festucetum rubrae*
- 1.5.2.2.1.2. По узліссях дубово-грабових лісів
- 1.5.2.2.1.2.1. *Anthyllido-Trifolietum montani.*
- 1.5.2.2.1.3. Залужені перелоги в заплавах
- 1.5.2.2.1.3.1. *com. Dactylts glomerata*
- 1.5.2.2.2. Луки, що зазнають помірного випасання
- 1.5.2.2.2.1. Мезофітні на дернових лучних ґрунтах
- 1.5.2.2.2.1.1. *com. Trifolium repens-Festuca pratensis.*
- 1.5.2.2.2.1.2. *com. Medicago lupulina-Trifolium repens*
- 1.5.2.2.2.2. На піщаних і супіщаних дернових ґрунтах
- 1.5.2.2.2.2.1 *Anthoxantho-Agrostietum*
- 1.5.2.3. Вологі заплавні і низинні луки
- 1.5.2.3.1. На мулуватоболотних ґрунтах
- 1.5.2.3.1.1. Непорушені заплавні і низинні луки
- 1.5.2.3.1.1.1. *Lysimachio-Filipenduletum.*
- 1.5.2.3.1.1.2 *Veronico-Euphorbietum.*
- 1.5.2.3.1.1.3. *Alopecuretum pratensis.*
- 1.5.2.3.1.2. Трансформовані заплавні і низинні луки
- 1.5.2.3.1.2.1. *Scirpetum sylvatici*
- 1.5.2.3.1.3. Значно трансформовані внаслідок перевипасання
- 1.5.2.3.1.3.1. *Epilobio-Juncetum effusi*
- 1.5.2.3.2. На дернових глейових і торф'яноболотних ґрунтах
- 1.5.2.3.2.1. Тимчасово надмірно зволожені
- 1.5.2.3.2.1.1. *Deschampsietum caespitosae*
- 1.5.2.4. Вологі порушені надмірним випасанням
- 1.5.2.4.1. Трав'янисті угруповання, сформовані під впливом надзвичайно сильного випасання, витоптування та нітрифікації
- 1.5.2.4.1.1. Помірно зволожені
- 1.5.2.4.1.1.1. *Lolio-Plantaginetum majoris.*
- 1.5.2.4.1.1.2. *Poetum annuae.*
- 1.5.2.4.1.1.3. *Prunello-Plantaginetum.*
- 1.5.2.4.1.1.4 *Festuco pratensis-Plantaginetum.*
- 1.5.2.4.1.2. Перезволожені
- 1.5.2.4.1.2.1. *Ranunculo-Alopecuretum geniculati*
- 1.5.2.4.1.3. Нітрофіковані
- 1.5.2.4.1.3.1. *Ranunculetum repentis*
- 1.5.2.4.1.3.2. *Potentilletum anserinae*
- 1.5.2.4.1.3.3 *Agrostis stolonifera-Potentilla anserina*
- 1.5.3. Злаковники та чагарничково-трав'янисті психрофітні ацидофільні угруповання

- 1.5.3.1 Злаковники з домінуванням *Nardus stricta* L.
- 1.5.3.1.1. Пустищні луки та післялісові угруповання Українського Полісся з домінуванням *Nardus stricta*
- 1.5.3.1.1.1 Пустищні луки
- 1.5.3.1.1.1.1. *Luzula pallescens-Nardetum strictae*.
- 1.5.3.1.1.2. Амфіатлантичні угруповання північних районів регіону з надмірним атмосферним зволоженням
- 1.5.3.1.1.2.1. *Nardo-Juncetum squarrosi*
- 1.5.3.1.1.2. Післялісові мичкові угруповання
- 1.5.3.1.1.2.1. *Calluno-Nardetum* (з участю бореальних елементів хвойних лісів)
- 1.5.3.1.1.2.2. *Thymo-Festucetum ovine*.
- 1.5.3.1.1.2.3. *Polygalo-Nardetum*.
- 1.5.3.2. Чагарникові післялісові угруповання
- 1.5.3.2.1. На місці соснових лісів на піщаних ґрунтах
- 1.5.3.2.1.1. З *Calluna vulgaris*
- 1.5.3.2.1.1.1. *Calluno-Genistetum*.
- 1.5.3.2.1.1.2. *com. Calluna vulgaris*
- 1.5.3.2.1.1.3. *Arctostaphylo-Callunetum*.
- 1.6. Ліси і чагарники
- 1.6.1. Листяні листопадні ліси і насадження
- 1.6.1.1. Вербові та тополеві заплавні
- 1.6.1.1.1. Прирічкові вербові
- 1.6.1.1.1.1. Середньоєвропейські з *Salix alba* L.
- 1.6.1.1.1.1.1. *Salicetum albae-fragilis*
- 1.6.1.1.1.2. Тополеві ліси
- 1.6.1.1.1.2.1. З переважанням *Populus nigra* L.
- 1.6.1.2. Заплавні ясеневі-вільхові та дубово-в'язово-ясеневі ліси
- 1.6.1.2.1. Заплавні з *Fraxinus excelsior* L. та *Alnus glutinosa* (L.) P. Gaertn., що заливаються при високому рівні води
- 1.6.1.2.1.1. Ясеневі-чорновільхові вздовж струмків і джерел
- 1.6.1.2.1.1.1. *Stellario nemorum-Alnetum glutinosae*.
- 1.6.1.2.1.1.2. *Stellario nemorum-Alnetum glutinosae* var. *Allium ursinum*.
- 1.6.1.2.1.1.3. *com. Carici brizoidi-Alnus glutinosa*.
- 1.6.1.3. Заболочені листяні ліси
- 1.6.1.3.1. Чорновільхові ліси
- 1.6.1.3.1.1. Заболочені чорновільхові ліси не на кислих ґрунтах
- 1.6.1.3.1.1.1. *Riboso nigri-Alnetum*
- 1.6.1.3.1.2. Заболочені чорновільхові ліси на кислих ґрунтах
- 1.6.1.3.1.2.1. *Carici acutiformis-Alnetum*
- 1.6.1.3.1.2.2. *com. Scyrpus sylvestris-Alnus glutinosa*.
- 1.6.1.3.1.3. Заболочені ліси з *Alnus glutinosa* на торфі
- 1.6.1.3.1.3.1. *Sphagno squarrosi-Alnetum*
- 1.6.1.3.2. Заплавні дубові ліси
- 1.6.1.3.2.1. На оглеєних дерново-підзолистих ґрунтах
- 1.6.1.3.2.1.1. *Carici elongatae-Quercetum robori*
- 1.6.1.4. Ацидофільні ліси з домінуванням видів роду *Quercus* L.
- 1.6.1.4.1. Середньоєвропейські ацидофільні дубові ліси класу *Quercetea robori-petraeae*
- 1.6.1.4.1.1. З *Quercus robur*
- 1.6.1.4.1.1.1. *Carici brizoidi-Quercetum robori*
- 1.6.1.4.1.1.2. *Molinio caeruleae-Quercetum robori*
- 1.6.1.4.1.2. З *Quercus petraea* Liebl.
- 1.6.1.4.1.2.1. *Calamagrostio-Quercetum petraeae*

1.6.1.5. Похідні ліси з *Betula L*, *Populus tremula L*, *Sorbus aucuparia L*, *Corylus avellana L*.

1.6.1.5.1. Ранні стадії природних та напівприродних лісів

1.6.1.5.1.1. Євразійські похідні з *Betula pendula Roth*

1.6.1.5.1.1.1. З *Betula pendula* на місці широколистяних лісів

1.6.1.5.1.1.2. З *Betula pendula* на місці соснових лісів

1.6.1.5.1.2. *Populus tremula*

1.6.1.5.1.2.1. Рівнинні неморальні ліси з *Populus tremula*

1.6.1.5.1.2.2. З *Populus tremula* на місці соснових лісів

1.6.1.6. Мезо- та евтрофні широколистяні ліси

1.6.1.6.1. Неморальні дубово-грабові ліси на евтрофних і мезотрофних ґрунтах

1.6.1.6.1.1. Субконтинентальні дубово-грабові ліси

1.6.1.6.1.1.1. *Tilio cordatae-Carpinetum*.

1.6.1.6.1.1.2. *Galeobdolori luteae-Carpinetum*.

1.6.1.6.1.1.3. *Carici pilosae-Carpinetum*.

1.6.1.6.1.1.4. *Carici digitatae-Carpinetum*.

1.6.1.6.1.1.5. *Melampyro nemorosi-Carpinetum*.

1.6.1.6.1.1.6. *Stellario-Carpinetum*.

1.6.1.6.1.1.7. *Stellario-Carpinetum* var. *Hedera helix*.

1.6.1.6.1.1.8. *Tilio cordatae-Carpinetum*.

1.6.1.6.1.1.9. com. *Acer platanoides-Tilia cordata*.

1.6.1.6.1.2. Кверцетальні освітлені діброви.

1.6.1.6.1.2.1. *Potentillo albae-Quercetum*.

1.6.1.6.2. Незаплавні неморальні ясенево-чорновільхові ліси

1.6.1.6.2.1. З тимчасовим застійним зволоженням

1.6.1.6.2.1.1. *Fraxino-Alnetum*

1.6.1.7. Трансформовані лісові насадження.

1.6.1.7.1. Трансформовані лісові насадження з інтродукованих видів схильних до інвазії.

1.6.1.7.1.1. Екосистеми *Cheledonio-Acerion negundi*.

1.6.1.7.1.1.1. *Cheledonio-Aceratum negundi*.

1.6.1.7.1.2. *Cheledonio-Robinion*.

1.6.1.7.1.2.1. *Cheledonio-Robinietum*.

1.6.1.7.1.2.2. *Sambusco nigrae-Robinietum*.

1.6.1.7.2. Трансформовані лісові насадження з місцевих видів.

1.6.1.7.2.1. Трансформовані лісові насадження з місцевих видів в районі неморальних

дібров.

1.6.1.7.2.1.1. com. *Arostis tenui-Betula pendula*.

1.6.1.7.2.1.2. *Poo nemoralis-Carpinetum*.

1.6.1.7.2.1.3. Насадження *Acer platanoides*.

1.6.1.7.2.1.4. Насадження *Acer pseudoplatanus*.

1.6.1.7.2.1.5. Насадження *Quercus robur* на лесах.

1.6.1.7.2.1.6. Насадження *Pinus sylvestrus* на багатих ґрунтах.

1.6.1.7.2.1.7. Насадження *Tilia cordata* на багатих ґрунтах.

1.6.1.7.2.2. Трансформовані лісові насадження з місцевих видів в районі ацидофільних

дібров.

1.6.1.7.2.2.1. Насадження *Pinus sylvestrus* на бідних ґрунтах.

1.6.1.7.2.2.2. Насадження *Quercus robur* на бідних ґрунтах.

1.6.1.7.3. Трансформовані лісові насадження з інтродукованих видів не схильних до інвазії.

1.6.1.7.3.1. Насадження інтродукованих видів не схильних до інвазії лесової частини

височини.

1.6.1.7.3.1.1. Насадження рослин роду *Populus L* на бортах балок.

1.6.1.7.3.1.2. Насадження рослин роду *Padus Mill* на бортах балок.

- 1.6.1.7.3.1.3. Насадження *Quercus macrocarpa* на бортах балок.
- 1.6.1.7.3.1.4. Насадження *Acer rubrum* на бортах балок.
- 1.6.1.7.3.1.5. Насадження *Acer saccharinum* на бортах балок.
- 1.6.1.7.3.1.6. Насадження *Pinus banksiana* на бортах балок.
- 1.6.1.7.3.1.7. Насадження *Picea abies* на бортах балок.
- 1.6.1.7.3.1.8. Насадження *Elaeagnus argentea* на бортах балок.
- 1.6.1.7.3.2. Насадження інтродукованих видів не схильних до інвазії на плакорах скелястої частини височини.
  - 1.6.1.7.3.2.1. Насадження *Pinus banksiana* скелястої частини височини.
  - 1.6.1.7.3.2.2. Насадження *Picea abies* скелястої частини височини.
- 1.6.2. Хвойні ліси
  - 1.6.2.1. Темнохвойні
    - 1.6.2.1.1. З *Picea abies* (L) H. Karst
      - 1.6.2.1.1.1. Єкстрараціональні острівні ялинники Українського Полісся
        - 1.6.2.1.1.1.1. *Eu-Piceetum*
        - 1.6.2.1.1.1.2. *Sphagno-Piceetum*
      - 1.6.2.1.1.2. *Sphagno-Piceetum*
    - 1.6.2.2. Світлохвойні ліси
      - 1.6.2.2.1. Світлохвойні ліси з *Pinus sylvestris* L. У широколистяно-лісовій зоні
        - 1.6.2.2.1.1. Сухі лишайникові ліси
          - 1.6.2.2.1.1.1. *Cladonio-Pinetum*
          - 1.6.2.2.1.2. Мезофітні зеленомошні ліси
            - 1.6.2.2.1.2.1. *Dicrano-Pinetum*
            - 1.6.2.2.1.2.2. *Peucedano-Pinetum*
            - 1.6.2.2.1.3.3. *Peucedano-Pinetum* var. *Equisetum sylvaticum*
            - 1.6.2.2.1.2.4. *Molinio-Pinetum*
          - 1.6.2.2.1.3. Мезофітні хвойні ліси на багатих ґрунтах.
            - 1.6.2.2.1.3.1. *Chamaecytiso zingeri-Pinetum*.
            - 1.6.2.2.1.3.2. *Quercu roboris-Pinetum*.
            - 1.6.2.2.1.3.3. *Quercu roboris-Pinetum* var. *Rhododendron luteum*.
        - 1.6.2.2.1.4. Заболочені хвойні ліси
          - 1.6.2.2.1.4.1. *Vaccinio uliginosi-Pinetum*
    - 1.6.3.1. Піонерні угруповання чагарників і малих дерев
      - 1.6.3.1.1. Мезогігрофітні чагарникові зарості
        - 1.6.3.1.1.1. На мулистоторф'янистих ґрунтах
          - 1.6.3.1.1.1.1. *Salicetum pentandrae-cinerea*
          - 1.6.3.1.1.2. На торф'яниках
            - 1.6.3.1.1.2.1. *Betula pubescens-Thelypteris palustris*.
        - 1.6.3.1.2. Мезофітні чагарники
          - 1.6.3.1.2.1. На суглинках
            - 1.6.3.1.2.1.1. *Rubus fruticosi-Prunetum spinosae*.
            - 1.6.3.1.2.1.2. *Com. Crataegus*.
- 1.7 Екосистеми антропогенного походження
  - 1.7.1. Екосистеми з агроценозами та постагроценозами.
    - 1.7.1.1. Рудеральні екосистеми.
      - 1.7.1.1.1. Рудеральні та напіврудеральні угруповання криптофітів
        - 1.7.1.1.1.1. З переважанням нітрофілів
          - 1.7.1.1.1.1.1. *Leunuro-Ballotetum nigrae*.
          - 1.7.1.1.1.1.2. *Arctio-Artemisietum vulgaris*.
        - 1.7.1.1.2. Рудеральні та угруповання з переважанням двох та багаторічних мезоксерофітних видів.
          - 1.7.1.1.2.1. На збіднених субстратах
            - 1.7.1.1.2.1.1. *Oporordetum acanthii*.



- 1.7.1.1.2.1.2. *Potentilo-Artemisietum absintii*.
- 1.7.1.1.2. Екосистеми рудеральних придорожніх угруповань
- 1.7.1.1.2.1. Мезоксерофітні придорожні угруповання
- 1.7.1.1.2.1.1. *Artemisio-Tanacetetum vulgaris*
- 1.7.1.1.2.1.2. *Berteroëtum incanae*
- 1.7.1.1.2.1.3. *Dauco-Picridetum hieracioidis*
- 1.7.1.1.2.1.4. *Echio-Milelotetum*
- 1.7.1.2. Мезоксерофітні рудеральні екосистеми смітників.
- 1.7.1.2.1. Смітники на виходах кристалічних порід.
- 1.7.1.2.1.1. Смітники на виходах рихлих кристалічних порід.
- 1.7.1.2.1.1.1. Смітники на перевіяних пісках.
- 1.7.1.2.1.1.2. Смітники на крупнозернистих пісках на схилах південної експозиції.
- 1.7.1.2.1.2. Смітники на виходах твердих кристалічних порід.
- 1.7.1.2.1.2.1. Смітники на освітлених виходах кварцитів.
- 1.7.1.3. Екосистеми заростаючих відкритих ґрунтів.
- 1.7.1.3.1. З угрупованнями гемікриптофітів
- 1.7.1.3.1.1. На ущільнених субстратом
- 1.7.1.3.1.1.1. *Poo-Tussilaginetum farfarae*.
- 1.7.1.3.1.1.2. *Convolvulo-Agrophyretum repentis*.
- 1.7.1.3.1.1.3. Насадження фруктових дерев з *Convolvulo-Agrophyretum repentis*
- 1.7.1.3.1.1.4. Насадження декоративних та фруктових кущів з *Convolvulo-Agrophyretum*  
*repentis*
- 1.7.1.3. Сегетальні екосистеми.
- 1.7.1.3.1. Екосистеми з агроценозами бур'янів зернових культур.
- 1.7.1.3.1.1. На ясно-сірих лісових ґрунтах
- 1.7.1.3.1.1.1. *Vicietum tetraspermae*.
- 1.7.1.3.1.1.2. *Aphano-Matricarietum*.
- 1.7.1.3.1.1.3. *Centaureo-Aperetum spicae-venti*.
- 1.7.1.3.1.1.4. *Echinochloo-Setarietum*.
- 1.7.1.3.1.2. На багатих намитих ґрунтах.
- 1.7.1.3.1.2.1. *Galinsogo-Setarietum*.
- 1.7.1.3.2. Екосистеми рудеральних ценозів та агроценозів на нітрофікованих ґрунтах.
- 1.7.1.3.2.1. Рудеральних придорожніх та смітникових угруповань.
- 1.7.1.3.2.1.1. *Urtico-Malvetum neglectae*.
- 1.7.1.3.2.1.2. *com. Amaranthus*.
- 2. Техногенні екосистеми
- 2.1. Водні індустріальні екосистеми
- 2.1.1. Штучні водойми
- 2.1.1.1. Басейни
- 2.1.1.2. Фонтани
- 2.1.1.3. Підземні резервуари з водою
- 2.2.1. Напівзатоплені підземні приміщення
- 2.2.1.1. Напівзатоплені підвали
- 2.2.1.2. Каналізаційні споруди
- 2.3. Літоральні індустріальні екосистеми
- 2.3.1. Пристані, пірси
- 2.3.1.1. Напівзатоплені споруди гідрорегулювання
- 2.3.1.2. Занурені в воду елементи гребель
- 2.3.2. Перезволожені індустріальні екосистеми
- 2.3.2.1. Підземні колектори
- 2.4. Суходільні індустріальні екосистеми
- 2.4.1. Будівлі населених пунктів

- 2.4.1.1. Житлові будинки
  - 2.4.1.1.1. Висотні будинки
    - 2.4.1.1.1.1. Панельні будинки
    - 2.4.1.1.1.2. Цегляні будинки
  - 2.4.1.1.2. Будинки малої висоти
    - 2.4.1.1.2.1. Панельні будинки
    - 2.4.1.1.2.2. Цементно-блокові будинки
    - 2.4.1.1.2.3. Цегляні будинки
    - 2.4.1.1.2.4. Дерев'яні будинки
    - 2.4.1.1.2.5. Дерево-цегляні будинки
    - 2.4.1.1.2.6. Глинобитні будинки
- 2.4.1.2. Не житлові будівлі
  - 2.4.1.2.1. Інженерно-технічні будівлі та промислові об'єкти (крім харчової промисловості)
    - 2.4.1.2.1.1. Очисні та водонапірні станції та каналізаційна система
    - 2.4.1.2.1.2. Теплоелектроцентралі, електричні підстанції, теплові центральні
    - 2.4.1.2.1.3. Будівлі медико-хімічної та біотехнологічної промисловості
    - 2.4.1.2.1.4. Будівлі легкої та текстильної промисловості
    - 2.4.1.2.1.5. Будівлі нафтохімічної промисловості
    - 2.4.1.2.1.6. Шахти, кар'єри та гірничо-збагачувальні комбінати
  - 2.4.1.2.2. Будівлі харчової промисловості
    - 2.4.1.2.2.1. Будівлі хлібопекарської структури промисловості
    - 2.4.1.2.2.2. Будівлі кондитерської структури промисловості
    - 2.4.1.2.2.3. Будівлі м'ясо-молочної структури промисловості
    - 2.4.1.2.2.4. Будівлі структури спиртової промисловості
    - 2.4.1.2.2.5. Будівлі структури по виробництву харчових концентратів та напівфабрикатів
    - 2.4.1.2.2.6. Будівлі структури по виробництву консервів
  - 2.4.1.2.3. Будівлі суспільного користування
    - 2.4.1.2.3.1. Громадські будівлі
    - 2.4.1.2.3.2. Сфера виховно-навчальна в тому числі і культові споруди
    - 2.4.1.2.3.3. Соціально-економічна сфера
    - 2.4.1.2.3.4. Сфера інформаційних послуг та зв'язку
    - 2.4.1.2.3.5. Косметичні салони, сауни та бані
  - 2.4.1.3. Санітарно-медичні будівлі
    - 2.4.1.3.1. Лікарні
      - 2.4.1.3.1.1. Будівлі попереднього огляду
      - 2.4.1.3.1.2. Будівлі стаціонари
      - 2.4.1.3.1.3. Будівлі санітарні та епідеміологічні станції
      - 2.4.1.3.1.4. Будівлі обслуговування та медикаментозне забезпечення
  - 2.4.1.4. Підсобні будівлі
    - 2.4.1.4.1. Складські приміщення
    - 2.4.1.4.2. Власне підсобні будівлі
    - 2.4.1.4.3. Будівлі обслуговування житлових об'єктів
    - 2.4.1.4.4. Будівлі обслуговування інженерно-технічних споруд
    - 2.4.1.4.5. Обладнання захисних інженерно-технічних споруд
    - 2.4.1.4.6. Захисні споруди та системи підтримання їх дієздатності (сховища на випадок бомбардування)
- 2.4.2. Транспортні споруди
  - 2.4.2.1. Природні дороги
    - 2.4.2.1.1. Одноколіїні (стежки)
      - 2.4.2.1.1.1. Стежки постійного користування
      - 2.4.2.1.1.2. Стежки тимчасового користування
    - 2.4.2.1.2. Багатокіліїні ґрунтові дороги

- 2.4.2.1.2.1. Ґрунтові дороги постійного користування
- 2.4.2.1.2.2. Ґрунтові дороги тимчасового користування
- 2.4.2.2. Штучні дороги
  - 2.4.2.2.1. Залізничі
    - 2.4.2.2.1.1. Одноколіїні залізничі
    - 2.4.2.2.1.2. Багатоколіїні залізничі
    - 2.4.2.2.1.3. Залізничні мости
  - 2.4.2.2.2. Автомобільні дороги
    - 2.4.2.2.2.1. Асфальтні дороги
    - 2.4.2.2.2.2. Шосейні дороги
    - 2.4.2.2.2.3. Авто-мости

## **7. Едафо-динамічна класифікація екосистем.**

Незважаючи на своє поширення та інші зручності використання, система EUNIS має більше рис сортового списку ніж справжньої класифікації. Її структура нагадує розгалуження гілок дерева, де кожна гілка є абсолютно незалежною від інших гілок того ж рівня. Тобто, ми не можемо з її допомогою передбачати структуру екотонів. Другим недоліком є відсутність послідовності, яка відповідає основним динамічним процесам в екосистемах. Таким чином, система EUNIS не спроможна описувати усю цілісність поверхні планети (через відсутність можливості визначення екотонів), передбачати існування ще не описаних екосистем та прогнозувати процеси динаміки.

Теорія класифікації екосистем протягом ХХ століття пройшла складний процес розвитку. Вона перейшла від строго детермінізму до континууму, який заперечував можливість її існування. В 70-их роках – відновилася в теорії екотону. Наступним кроком в еволюції теорії класифікації екосистем є використання принципів детермінованого хаосу\*. Згідно із нею, екосистема залежна від початкових умов але чутлива до сторонніх впливів під час розвитку. Оскільки, екосистема є відкритою складною системою, то її початкові умови складаються і нескінченного числа різних за силою впливів факторів. Отже, ми не можемо із абсолютною точністю передбачити майбутнє для конкретної ділянки екосистеми. Водночас, ми можемо прогнозувати ймовірність різних варіантів її майбутнього. Це дозволяє нам робити прогноз для типу екосистем. До цього додається неможливість чітко встановити належність певного опису до конкретного типу екосистем. З іншого боку, термодинамічні особливості існування екосистем сильно корегують її динаміку, відхиляючи в бік клімаксічного атрактора і зменшуючи кількість ймовірних варіантів. Таким чином, на вектор розвитку екосистем впливають стартові умови, сили динамічного хаосу та самоорганізації біосистем. Класифікація екосистем повинна враховувати баланс цих трьох впливів разом із уявленнями про гетерогенний континуум (номенклатурні типи екосистем, з'єднані між собою різними типами екотонів).

З досвіду попередніх досліджень можна зробити висновок, що така класифікація має орієнтуватися на провідні фактори едафічних умов та показники динаміки, що індикуються рослинними угрупованнями.

Ще у 20-30 роках ХХ століття було встановлено, що провідними едафічними факторами диференціації екосистем є родючість ґрунту та його вологість. Як показує практика, цей підхід добре працює не лише в лісових оселищах (едафічна сітка Алексеева-Погребняка). Однак, поняття родючості досить розвите та включає в себе велике число елементів: вміст різного виду солей (карбонатів, нітратів, сульфатів, хлоридів в тому числі для мікроелементів), механічного складу ґрунту, вмісту гумусу і від його вологості також. Отже, потрібно підібрати такі показники, які в визначалися конкретними вимірюваними показниками, зберігали високі диференціальні властивості та добре визначалися за допомогою синфітоіндикації. Такими показниками є величина багаторічного режиму зволоження (HD) та загального сольового режиму (SL). Ці показники, не лише добре розподіляють ординаційні поля певних типів екосистем, а й за своєю величиною пов'язані із показником природної динаміки. Саме він буде третьою координатою для встановлення положення екосистеми в класифікаційній моделі.

Як уже вказувалося раніше, едафічна сітка (ординаційна площина) може добре працювати для груп екосистем, які відрізняються за положенням відносно її осей, але подібні щодо осей інших факторів. В іншому випадку ці поля будуть сильно перекриватися і в одній площині моделі знаходитимуться точки екосистем, які не обов'язково будуть екотонами. Це викликає потребу розгортання моделі в інших напрямках. Однак, ми можемо математично описати (наприклад, методами кластерного аналізу чи методом побудови дендрограм) положення об'єкту в багатовимірному просторі, але наша свідомість не здатна до усвідомлення такої моделі, що виключає інтуїтивні та евристичні методи дослідження. Природно, виникає запитання чи потрібно нам ускладнювати модель за кількістю доступних для вивчення факторів. Опираючись на те, що диференціюючий вплив у різних факторів різний, а коливання більшості із них настільки незначні, що ми можемо обрати лише три із них. Тобто до пропонованих режиму зволоження та сольового режиму додамо показник динаміки. Інші фактори будуть враховуватися лише за умови значного відхилення їх від зони оптимуму, що призведе до утворення нових рослинних угруповань.

У результаті ми маємо тривимірну модель, осями якої є багаторічний режим зволоження (HD), загального сольового режиму (SL) та природної динаміки (ST) (рис. 31). Кожен опис буде точкою, яка характеризується певними координатами цього тривимірного простору. Отже, кожна екосистема буде сукупністю точок, яка займає в цій моделі певний простір – ординаційну хмару (тривимірне ординаційне поле). Ці хмари перекриваються своїми периферійними частинами, утворюючи екотони. Ті частини ординаційних хмар, які не перекриваються іншими, є типовими ділянками конкретної екосистеми, а їхні геометричні центри її номенклатурними типами. Така модель називатиметься едафо-динамічною класифікацією екосистем.

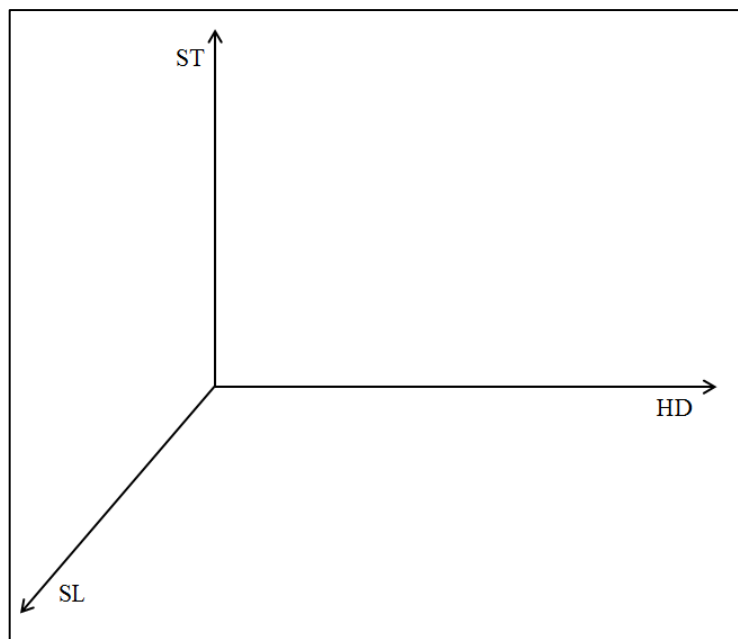


Рис. 31. Тривимірна модель едафо-динамічної класифікації.

Усі вектори динаміки для кожної із точок розміщених в цій моделі направлені в бік зони клімаксичного оптимуму. Ним в цій моделі є вузька область в центрі зони із максимальними значеннями показника природної динаміки. Оскільки, вищі стадії сукцесії можуть реалізуватися в більш вузькому едафічному полі, ніж нижчі, то ця модель в просторі матиме форму зрізаного конусу (рис. 32). На її вершині будуть знаходитися клімаксичні екосистеми, а в її основі піонерні угруповання.

Розміщення досліджених екосистем в межах класифікаційної піраміди показало ряд випадків, коли перекриваються ординаційні хмари чітко диференційованих екосистем. Наприклад екосистеми із угрупованнями нітрофілів: прибережні нітрофіли класу *Bidentetea tripartiti* із вологими луками *Molinetalia* та евтрофними узбережжями *Magnocaricetalia*, нітрофільні узлісся *Galio-Urticetea* із узліссями та галявинами класу *Trifolio-Geranietea*, нітрофільні чагарники:

*Sambuco-Prunetum spinosae* із чагарниками та молодими похідними лісами *Sambucetalia racemosae*, робінієві ліси *Cheledonio-Robinietales* із неморальними лісами *Carpino-Fagetea sylvatica*. Щоб уникнути такого перекриття, замість однієї класифікаційної піраміди ми повинні збудувати систему із декількох. В основній залишаються ті, в яких диференціальні фактори змінюються, а решта залишаються константними в межах оптимуму або середнього регіонального значення. Додаткові піраміди утворюють угруповання сформовані відхиленням від регіонального або оптимального значення фактора середовища (рис. 33). Для кожного регіону система пірамід відрізнятиметься, тому едафо-динамічна класифікація має будуватися для кожної природної зони окремо. Наприклад, для території Полісся додаткові піраміди включатимуть: нітрофільні, літофільні, гідроконтрастофільні, антропофільні (сегетальні та рекреаційні)

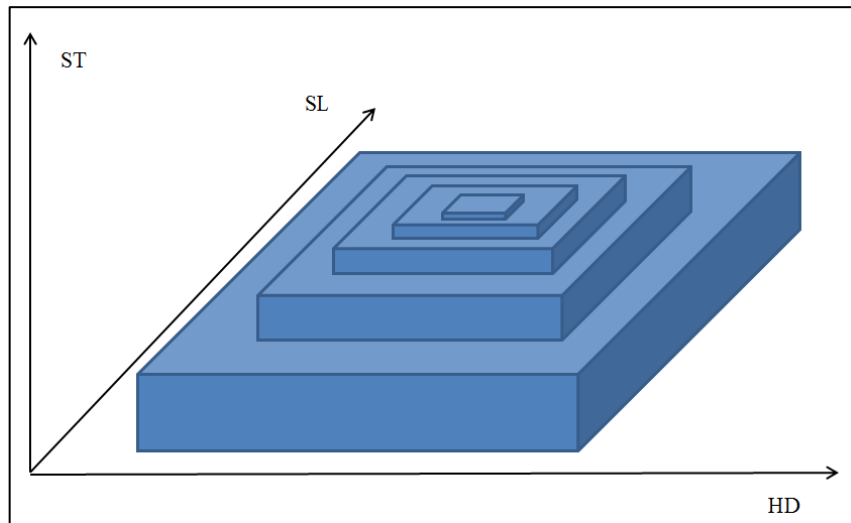


Рис. 32. Модель класифікаційної піраміди.

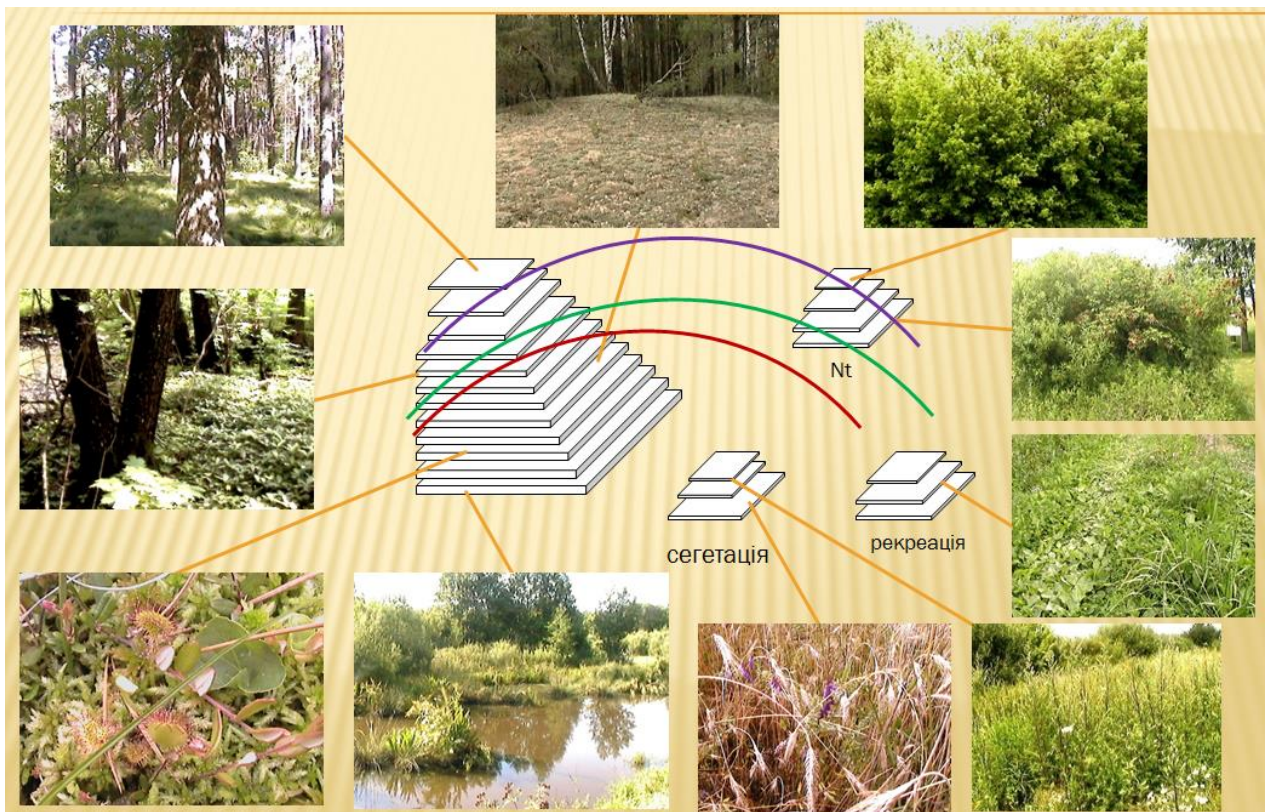


Рис. 33. Ілюстрація системи класифікаційних пірамід в едафо-динамічній класифікації.

Одним із ключових питань едафо-динамічної класифікації є визначення її елементарної одиниці – соції. Екосистема це система упаковки еконіш, тому ми маємо проаналізувати соцію як місце, де відбувається еволюція виду. У нашому прикладі окремого виду рослин, тому що у помірних широтах Європи, для яких розроблялася едафо-динамічна класифікація не було описано випадків, щоб ключовим видом екосистеми був гетеротроф. Еволюція видів це процес який відбувається на рівні ценопопуляцій. Відомо, що більшість видів здатні захоплювати подібні, але не завжди рівнозначні еконіши. Тобто, їхній ценотичний спектр буде виходити за межі однієї конкретної екосистеми. Таким чином, з'являється потреба переходу із видового рівня індикації (підбору діагностичних ознак) екосистем на ценопопуляційний.

Однак, визначення ценопопуляцій виду затратний, складний і тривалий процес. Він вимагає проведення численних лабораторних досліджень: аналізу морфологічних та анатомічних ознак видів у різних умовах середовища, а вивчення генетичної диференціації (каріологічні дослідження, електрофорез ферментів, ДНК-аналіз, тощо). Для спрощення задачі, досліднику варто відбирати для кожної окремої соції лише діагностичні види з максимально вузькими екологічними амплітудами. У випадку, коли ця процедура неможлива, можна скористатися поєднанням видів, що зростають поруч (врахування взаємопов'язаних еконіш), а також їхнім проєктивним покриттям. Для цього потрібно мати базу даних із матеріалів попередніх досліджень, що підтверджують реальність існування такої ценопопуляції і є статистично достовірними щодо її флористичного оточення і екофону. У такий спосіб, використовуючи еколого-генетичні та морфо-генетичні методи, ми можемо виділити ценопопуляцій або групу ценопопуляцій, які будуть діагностувати існування соції, як елементарної екосистеми. Обійшовши цю процедуру, ми ризикуємо, що діагностичні види чи їхнє поєднання не будуть вірними.

Пройшовши процедуру ідентифікації ценопопуляцій ми визначатимемо межі соції та інших одиниць вищого рівня за наявністю в описах чи на території діагностичних ценопопуляцій. У такому разі, екотонном буде ділянка, на якій зустрічаються діагностичні ценопопуляції подібних за екологічними ознаками, споріднених чи просторово близьких екосистем. Перехід із видового на ценопопуляційний рівень дозволить нам скоротити площі екотонів та встановити більш виразну межу між екосистемами. Після застосування показників життєвості ценопопуляції (статистичного порівняння проєктивних покриттів окремих діагностичних блоків), ми скорочуємо ареал екотону до невеликої чітко окресленої ділянки.

У випадку, коли ділянки екосистем вищих за соцію рівнів класифікації утворені не хаотичним взаємопроникнення «чужих» видів, а існуванням власної оригінальної системи еконіш, такі об'єкти мають стати окремими групами екосистем відповідного рівня а не їхніми екотонами. Перш за все, це стосується наявності груп ценопопуляцій, ареал яких обмежений умовами існування, що розташовані між двома сусідніми екосистемами. Наприклад, це екосистеми узлісь та галявин, з автотрофним блоком у вигляді класів *Trifolio-Geranietea sanguinei* або *Galio-Urticetea*.

Ієрархія едафо-динамічної класифікації іде дедуктивним способом, хоча і не виключає можливості індуктивного підходу до визначення її вищих категорій. Нижчі одиниці класифікації об'єднуються у вищі за чітко визначеними ознаками. В результаті ми отримуємо сім класифікаційних рівнів (табл. 19).

Табл. 19. Ієрархія рівнів класифікації EUNIS

№	Назва рівня класифікації	Диференціальні ознаки рівня класифікації
1	Екоцен	Біом або його частина рівня геоботанічної провінції чи підпровінції. Диференціюється кількістю енергії, яка потрапляє в екосистеми, загальною характеристикою рельєфу та мезоклімату.
2	Морфоцен	Значні термодинамічні зміни, які супроводжуються заміною домінантів певних типів біоморф рослин.
3	Едафоцен	Характеристики середовища життя на території екосистеми за групою провідних чинників.



4	Домінацен	Домінування певних біоморф видів-едифікаторів, що належать до певної екологічної або таксономічної групи. Об'єднання геоценів на певному рівні показника природної динаміки, обмежене обома едафічними факторами.
5	Геоцен	Сукупність екосистем певного енергетичного рівня із диференціацією за одним із провідних факторів.
6	Синоцен	Група соцій об'єднаних за подібністю характерних видів та групою спільних діагностичних видів. Часто відповідає рівню екосистем із автотрофним блоком у вигляді союзу рослинних угруповань.
7	Соція	Група екосистем, автотрофний блок яких представлений асоціацією рослинних угруповань чи групою подібних асоціацій виділених традиційним способом. В межах соції упаковка еконіш побудована таким чином, що лише в ній знаходиться унікальне місце для діагностичної ценопопуляції.

Наприклад, морфоцени це по суті енергетичні рівні, в межах яких екосистеми, що знаходяться в різних едафічних умовах приблизно однаково реалізували свій потенціал до зниження екосистемної ентропії (законсервували біомаси на певний час). Так для морфоцену III (другий рівень класифікації) показник динаміки коливаються в межах 3-6 балів. За умовами середовища, які кардинально впливають на динаміку і вимагають різних затрат на ендоекогенез, його можна розділити на кілька едафоценів (третій рівень класифікації) (рис. 34).



Рис. 34. Розподіл едафоценів Українського Полісся

Наприклад, водні екосистеми на рівні морфоцен III можна розділити за показниками сольового режиму на три групи (домінацен): евтрофні (переважно із автотрофним блоком *Lemnetea*), мезотрофні (*Potamogetea*) та оліготрофні (*Littorelletea*) (рис. 35). Більш докладно розглянемо приклади розподілу екосистем в едафо-динамічній класифікації в розділі 8 «Різноманітність екосистем Українського Полісся»



Рис. 35. Домінаценти водних екосистем

### 8. Різноманітність екосистем Українського Полісся.

Оскільки, едафо-динамічна класифікація дієва тільки в межах певного природного регіону, то оселищну різноманітність світу ми зведемо лише до кількох груп. Усю різноманітність екосистем нашої планети можна звести до груп біомів. Вони формуються впливом кількості сонячної енергії, що потрапляє на поверхню та віддаленості від узбережжя океанів і типу океанічних течій біля них. Таким чином, ми одразу можемо розділити усю біосферу на два крупних блоки – океанічний та суходільний.

На сьогодні чіткого розподілу на окремі крупні територіальні одиниці морських біомів немає. Ми можемо лише виокремити деякі із них:

- Мангрові зарості та підводні (літоральні) луки;
- Коралові рифи;
- Високорослі зарості макроводоростей;
- Тропічні моря;
- Помірні моря;
- Холодні моря;
- Відкриті узбережжя приливних зон;
- Підводні гідротермальні fumarоли;
- Пелагічна область відкритого океану
- Океанічні западини.

В різних ділянках спостерігаються відмінності в видовому складі кожної із цих груп біомів (Brigg, 1974). Великий вплив на диференціацію біомів має температура води в океанічних течіях.

Для суходолу ключовим буде розподіл сонячної радіації. Тому, ми можемо бачити їхню закономірну зміну від полюсів до екватора. В місцях, де частини суходолу віддалені від океанічних узбереж, прикриті високими гірськими хребтами або знаходяться поруч із холодними океанічними течіями, там спостерігаються біоми сформовані на фоні дефіциту вологи. Коли дефіцит вологи незначний або нестійкий, то за участі великої кількості копитних зустрічаються такі видозміни біомів як савани та степи. У цьому випадку крупні траводні, як і дефіцит вологи видозмінюють екосистеми у бік зниження абсолютного показника динаміки – зменшують не лише



загальну кількість біомаси, а й частку старої біомаси. В результаті ми отримуємо такий перелік груп біомів:

- Арктичні пустелі;
- Тундра;
- Лісотундра;
- Тайга;
- Зона помірних лісів;
- Лісостеп;
- Степ;
- Напівпустелі (помірні, субтропічні, тропічні);
- Пустелі (помірні, субтропічні, тропічні, субекваторіальні);
- Мусонні ліси;
- Субтропічні ліси;
- Субтропічні сухі ліси;
- Субтропічні вологі ліси;
- Савани та рідколісся (включаючи чагарникові оселища як скраб чи буш);
- Вологі тропічні ліси;
- Вологі екваторіальні ліси.

Кожна із цих груп матиме свої регіональні особливості у вигляді власного клімаксихного угруповання для кожного географічного угруповання. Отже, ми можемо побудувати для них систему класифікаційних пірамід. Розглянемо, який вона матиме вигляд на прикладі Полісся. Ми визначаємо Полісся за принципами геоботанічного районування. На відміну від географічного підходу сюди не буде входити так зване Мале Полісся, яке розташоване на півночі Львівської, Хмельницької та тернопільської області і на південному заході Рівненської. З точки зору геоботаніки Полісся це підпровінція широколистяно-лісової області в прадолині річки Прип'яті. Це післяльодовикове утворення, яке утворилося по південній межі останнього зледеніння. Оригінальністю цієї території є практична відсутність ендемічних видів та угруповань. Це викликано молодістю сучасного регіону. Тож, сюди вселені види із бореальної зони, через подібність ґрунтових умов, неморальної зони – через спорідненість клімату, монтанної зони – на виходах гірських порід та середземноморської флори – для водойм. Таке поєднання є досить унікальним і відкриває широкі можливості для досліджень і розробки теорій динаміки та теорії класифікації екосистем.

### **8.1. Водні екосистеми**

Водні екосистеми в едафо-динамічній системі – це ділянки континентальних водойм, які знаходяться на різних стадіях розвитку біоти. Вони займають простір моделі із найвищим зволоженням та показниками динаміки менше 6 балів (морфоцен III). За шкалою Дідуха-Плюти водні екосистеми формуються при багаторічному режимі зволоження 21 бал. Однак, згідно із дослідженнями морфоцену III рівня ми можемо спостерігати угруповання водних макрофітів і при нижчих значеннях – 19 балів. Оскільки, водні екосистеми є маловидові та монодомінантні, то похибка вимірювання цього показника коливатиметься від 0,7 до 2,3 бали. Отже, в окремих випадках ми матимемо показник багаторічного режиму зволоження 18,7 бали при реальному значенні 21 бал. Оскільки, максимальне значення для сусідніх за показником зволоження болотних екосистем досягає 20,2 бали, то ми можемо вважати, що зона в 19-20 (18,7-20,2) балів є екотонною. Саме цей показник дозволяє відокремити едафоцен «водні екосистеми» від решти на цьому рівні.

За показниками сольового режиму водні екосистеми можуть мати досить широкий спектр значень. Ми не можемо точно встановити мінімальні значення, так як вони відповідають водоймам позбавленим сталих угруповань автотрофів. На рівні III морфоцену цей показник коливається в межах 4,7-11,4. Тут також слід зважати на похибку яка може досягати

максимального значення 1,9. Більш за все значення, які перевищують 10 балів є наслідком похибки вимірювання. Цей показник дозволяє розділити едафоцен на три домінації: евтрофні, мезотрофні та оліготрофні і дистрофні водойми.

**8.1.1. Евтрофні водойми.** Показники зволоження таких екосистем в середньому нижчі – 20,1 бали. Це обумовлено тим, що їхні макрофіти не прикріплені до дна і легко зносяться вітром та течією. Тому, ці екосистеми в великих глибоких водоймах знаходяться в прибережній зоні. Показники загального сольового режиму, які відділяють їх від інших домінацій 7 балів.

Автотрофні блоки евтрофних водойм можуть належати до різних класів рослинності. Тут часто зустрічаються угруповання водоростей та фототрофних бактерій, які в таких умовах мають достатню кількість поживних речовин для забезпечення їхнього інтенсивного розмноження. Цей процес називається цвітінням води. Саме його обумовлює евтрофікація, яка в наш час набула катастрофічних масштабів.

Серед угруповань макрофітів (вищих судинних рослин) переважає рослинність вільноплаваючих на поверхні і в товщі води плейстрофітів\* (не укорінені водні рослини). Синтаксономічна схема цієї групи для Українського Полісся має такий вигляд:

**Lemnetea de Bolós et Masclans 1955:** Lemnetalia minoris de Bolós et Masclans 1955: Lemnion minoris de Bolós et Masclans 1955: *Ricciatum fluitantis* Slavnić 1956 em. R.Tx. 1974, Lemnetum minoris Soó 1927, Spirodeletum polyrhizae W.Koch 1954, Lemnetum gibbae Miyawaki et J.Tx 1960, Lemnetum trisulcae Den Hartog 1963, Lemno-Salvinietum natantis Miyawaki et Tüxen 1960, Lemno-Spirodeletum polyrhizae W.Koch 1954; Stratiation Den Hartog et Segal 1964: Hydrocharitetum morsus-ranae Langendonck 1935, Lemno-Hydrocharitetum morsus-ranae Oberdorfer. 1957 Hydrocharito-Stratiotetum aloides (Van Langend. 1935) Westhoff in Westhoff et Den Held 1969, Salvinio-Hydrocharitetum (Oberdorfer 1957) Boscaiu 1966, Ceratophyllo-Hydrocharitetum Pop 1962; Utricularion vulgaris Passrg1964: Lemno-Utricularietum vulgaris Soó 1947, Aldrovandetum vesiculosae Bohridi et Járαι-Komlódi 1959.

Розглянемо як приклад фітоценотичну таблицю із фітоценотеки лабораторії теорії екосистем, в яку входять автотрофні блоки двох соцій *Lemnetum minoris* та *Spirodeletum polyrhizae* (Табл. 20)

Табл. 20. Фітоценотична таблиця автотрофного блоку соцій *Lemnetum minoris* (1) та *Lemno-Spirodeletum polyrhizae* (2) (клас *Lemnetea*).

номер опису																
Проективне покриття	85	80	95	80	70	85	100	95	100	95	85	85	80	95	85	
Кількість видів	4	4	2	4	3	3	3	4	5	5	3	4	3	16	6	
Номер синтаксону	1						2									
<i>Lemna minor</i> L,	4	4	4	4	3	3	5	4	4	3	3	2	2	+	+	
<i>Spirodela polyrrhiza</i> (L,) Schleid,							2	2	+	+	+	4	4	5	4	
<b>D.s. Cl. Lemnetea</b>																
<i>Hydrocharis morsus-ranae</i> L,	+	+						+	+			2				
<i>Riccia fluitans</i> L.	2												1	+		
<i>Salvinia natans</i> (L,) All,												+				
<i>Lemna trisulca</i> L,														3		
<b>D.s. Cl. Potametea</b>																
<i>Ceratophyllum demersum</i> L,			1						+	+					+	
<i>Elodea canadensis</i> Michx,		+							+					2		
<i>Potamogeton natans</i> L,				1	+									+		
<i>Stratiotes aloides</i> L,								+						+		
<i>Nuphar lutea</i> (L.) Smith		+													+	



Potametum obtusifolii (Sauer 1937) Carstensen 1955, Potametum pectinati Carstensen ex Hilbig 1971, Potametum lucentis Huek 1931, Potametum perfoliati Miljan 1933, Najadetum marinae Fukarek 1961, Najadetum minoris Ubrizsy 1961; Potamogeton graminei Westhoff et Den Held 1969 Potametum graminei Lang 1967.

Charetea intermediae F. Fukarek 1961: Charetalia intermediae Sauer 1937: Charion intermediae Sauer 1937: Charetum asperae Corill. 1957, Charetum contrariae Corill. 1957, Charetum globularis utshi ex Šumberová, Hrivnák, Rydlo et O'ahel'ová in Chytrý 2011, Charetum intermedia (Corillion 1957) Fijalkowski 1960, Charetum virgatae Doll 1989 Felzines et Lambert 2012, Lychnothamnetum barbati Ionescu-Teculescu 1972; Charion vulgaris (W. Krause et Lang 1977) W. Krause 1981: Charetum vulgaris Corillion 1957; Nitelletalia W. Krause 1969: Nitellion flexilis W. Krause 1969: Nitelletum flexilis Corillion 1957, Nitelletum gracilis Corillion 1957, Nitellion syncarpo-tenuissimae W. Krause 1969: Nitelletum syncarpae Corillion 1957, Nitellopsio obtusae-Nitelletum mucronatae Tomaszewicz 1979 Felzines et Lambert 2012.

Розглянемо особливості автотрофного блоку екосистем мезотрофних водойм на прикладі соції *Potametum obtusifolii* (табл. 21)

Табл. 21. Фітоценотична таблиця автотрофного блоку соції *Potametum obtusifolii* (клас *Potamogetea*).

Номери описів	2	4	1	3
<b>Проективне покриття</b>	<b>25</b>	<b>30</b>	<b>30</b>	<b>35</b>
<b>Кількість видів</b>	<b>7</b>	<b>7</b>	<b>6</b>	<b>6</b>
Potamogeton obtusifolius	3	3	3	3
<b>D.s. Cl. Potametea</b>				
Potamogeton compressus	1	+	+	
Potamogeton acutifolius	+	+	+	
Elodea canadensis Michx,		1		2
Myriophyllum spicatum L.			1	+
Potamogeton rutilus	+	+		
Ceratophyllum submersum L,				1
<b>Інші види</b>				
Lemna minor L,		+		
Spirodela polyrrhiza (L.) Schleid,			+	
Glyceria maxima (C, Hartm.) Holmb,		+	+	+
Butomus umbellatus L,			+	+
Sagittaria sagittifolia L,	+			
Glyceria fluitans (L,) R, Br,	1			

**8.1.3. Оліготрофні та дистрофні водойми.** Оліготрофні водойми мають показники загального сольового режиму нижчі за 6 балів із широкою екотонною ділянкою, що перекриваються майже із усією амплітудою для мезотрофних водойм. Це робить останніх екотонним домінаценом між евтрофними та оліготрофними водоймами. Методи дослідження едафоцену водних екосистем вимагають вдосконалення. Можливо необхідно крім синфітоіндикаційних методів додавати хімічний аналіз води та дослідження автотрофних водоростей. Оліготрофні водойми із показниками загального сольового режиму нижче за 5 балів зустрічаються досить рідко. За звичай, це новоутворені неглибокі водойми на півночі Українського Полісся. В таких умовах виникають проблеми із формуванням угруповань вищих судинних рослин. Частіше за все це розріджена рослинність літоралей.

Синтаксономічна схема цієї групи для Українського Полісся має такий вигляд:

**Littorelletea uniflorae Br.-Bl. et Tüxen in Westhoff et al. 1946:** Littorelletalia uniflorae Koch ex Tx. 1937: Littorellion uniflorae Koch ex Klika. 1935: Eleocharito-Littorelletum uniflorae Chouard 1924, Ranunculo-Juncetum bulbosi Oberdorfer 1957, Isoëtetum lacustris Szańkowski et Kłosowski ex Čtvrtlíková et Chytrý in Chytrý 2011; Sphagno-Utricularion Th.Müll. et Görs 1960: Scordidio-Utricularietum minoris Th.Müll. et Görs 1960, Sparganio minimi-Utricularietum intermediae Tüxen 1937.

Табл. 22. Фітоценотична таблиця асоціацій *Sparganio minimi-Utricularietum intermediae* (1) та *Scordidio-Utricularietum minoris* (2) (клас *Littorelletea*)

Номери описів	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<b>Проективне покриття</b>	90	75	80	65	60	70	85	80	75	90	80	95	45
<b>Кількість видів</b>	18	8	13	15	19	11	20	5	2	3	4	3	4
<b>Номери синтаконів</b>	1							2					
<i>Sparganium minimum</i>	5	4	4	4	3	3	2	+					
<i>Utricularia minor</i> L,									5	5	5	4	2
<i>Utricularia intermedia</i> Hayne								4					
<b>D.s. Cl. Littorelletea</b>													
<i>Eleocharis acicularis</i>	5	4	2	2	3	2	1						
<b>D.s. Cl. Lemnetea</b>													
<i>Lemna minor</i> L,	+	1	1	+	1	2	3						
<i>Lemna trisulca</i> L,			+	+	+		+						
<i>Hydrocharis morsus-ranae</i> L,			+	+	+		1						
<i>Ceratophyllum submersum</i> L,	+	+	+			+	+						
<i>Potamogeton pusillus</i>	+			+	+	+	1						
<i>Elodea canadensis</i> Michx,		+	+	+	+		+						
<i>Potamogeton natans</i> L,	+	+	+	+		+							
<i>Potamogeton gramineus</i>	1		1	1			1						
<i>Potamogeton compressus</i>	1						1	+					
<i>Potamogeton friesii</i>							2						
<i>Nymphaea alba</i> L.								+					
<i>Nuphar lutea</i> (L.) Smith		+											
<i>Potamogeton berchtoldii</i>							+						
<b>D.s. Cl. Phragmiti-Magnocaricetea</b>													
<i>Alisma plantago-aquatica</i> L,	+	1		+		+	1						
<i>Eleocharis palustris</i> (L.)Roem,et Schult,	+			+	+		3						
<i>Glyceria fluitans</i> (L,) R, Br,	+				1	+		+					
<i>Glyceria maxima</i> (C, Hartm,) Holmb,	+	+											+
<i>Oenanthe aquatica</i> (L.) Poir.	+				1	+							
<i>Sium latifolium</i> L,			+	+			+						
<i>Butomus umbellatus</i> L,					+		1						
<i>Phragmites australis</i> (Cav,) Trin, ex Steud,									+				
<i>Carex vesicaria</i> L,										1			
<i>Schoenoplectus lacustris</i>	+												

(L,)Palla													
Acorus calamus L.					+								
<b>Інші види</b>													
Spirodela polyrrhiza (L.) Schleid,	2		+	1	+		2						
Sagittaria sagittifolia L,	2	1		+			2						
Rorippa amphibia (L.) Bess,	+		+		+		+						
Elatine hydropiper			+	+	+	+							
Sphagnum sp.										1		2	3
Juncus effusus L,										+			+
Veronica beccabunga L,	+						+						
Scirpus sylvaticus L,								+					
Sphagnum megellanicum Brid.										2			
Calla palustris L,										1			
Agrostis stolonifera L,						+							
Myosotis palustris L,						+							
Comarum palustre L,												r	

## 8.2. Болотні екосистеми

Болотні екосистеми формуються в діапазоні багаторічного режиму зволоження від 16 до 19 балів на четвертому енергетичному рівні (морфоцен IV). Екотонна ділянка із іншими едафоценоми досягає 18,3 бала. Показник динаміки коливається в межах 6-10 балів із екотонами із широким динамічним екотоном у бік водних екосистем та у бік оліготрофних заболочених лісів. Їхній спектр сольового режиму досить широкий – 3-10 балів. Болотні екосистеми є переважно монодомінантними та маловидовими. На домінацeni їх розподіляє показник загального сольового режиму.

Між болотними та прибережно-водними екосистемами важко провести межу за більшістю ознак. Це обумовлено тим, що більшість прибережних частин різних типів водойм заболочені. Оскільки, водойми представляють собою екосистеми на початкових стадіях автогенної сукцесії, то не усі вони мають сформовані автотрофні блоки із вищих судинних рослин. В болотних і прибережно-водних екосистемах такі блоки обов'язково присутні. В окремих випадках вони представлені мохами або багатоклітинними водоростями. Наприклад, цікавою групою екосистем є ті, в яких автотрофний блок складають переважно харові водорості – сучасні представники попередників зелених рослин.

Окремо слід розглянути прибережні або мілководні екосистеми із різкими коливаннями рівня води. У них показник змінності зволоження коливається від 3 до 6 балів, тоді як в класичних водоймах від 2 до 5. Основним джерелом вологи в таких екосистемах є атмосферні опади. Це спричиняє значне коливання її рівня. За аналогією із морськими узбережжями, де коливання рівня води міняється через приливи і відливи ми можемо називати їх літораліями.

Синтаксономічна схема цієї групи для Українського Полісся має такий вигляд:

**Isoëto-Nanojuncetea Br.-Bl. et Tx. in Br.-Bl. et al. 1952:** Nanocyperetalia Klika 1935: Eleocharition soloniensis G. Phil. 1968: Cyperetum flavescens Koch 1926, Cyperetum michelianii Horvatić 1931, Juncetum bufonii Felföldy 1942.

**Littorelletea uniflorae Br.-Bl. et Tüxen in Westhoff et al. 1946:** Littorelletalia uniflorae Koch ex Tx. 1937: Littorellion uniflorae Koch ex Klika. 1935: Eleocharito-Littorelletum uniflorae Chouard 1924, Ranunculo-Juncetum bulbosi Oberdorfer 1957, Isoëtetum lacustris Szańkowski et Kłosowski ex Čtvrtlíková et Chytrý in Chytrý 2011; Sphagno-Utricularion Th.Müll. et Görs 1960: Scorpido-

Utricularietum minoris Th.Müll. et Görs 1960, Sparganio minimi-Utricularietum intermediae Tüxen 1937.

Табл. 23. Фітоценотична таблиця автотрофного блоку соції *Juncetum bufonii* (клас *Isoëto-Nanojuncetea*) (частина друга)

Номери описів	1	2	3	4	5	6	7	8
Проективний покрив трав'янистого ярусу %	60	70	75	55	60	75	80	80
Кількість видів	2	5	5	5	7	2	5	3
<i>Juncus bufonius</i> L,	5	4	4	4	4	4	4	4
<b>D.s. Cl. Polygono arenastri-Poëtea annuae</b>								
<i>Poa annua</i> L,		2	2	+				
<i>Plantago major</i> L,		+		+	+			
<i>Polygonum aviculare</i> L.				+				
<b>D.s. Cl. Bidentetea tripartiti</b>								
<i>Bidens tripartita</i> L,					+			
<i>Polygonum hydropiper</i> L,	1					1	r	r
<i>Ranunculus sceleratus</i> L,							r	r
<b>Інші види</b>								
<i>Agrostis tenuis</i> Sibth,			2		+			
<i>Alisma plantago-aquatica</i> L,							+	
<i>Alopecurus geniculatus</i> L,		+						
<i>Carex leporina</i> L,			2					
<i>Elytrigia repens</i> (L,)Nevski				+				
<i>Glyceria fluitans</i> (L,) R, Br,							r	
<i>Phragmites australis</i> (Cav,) Trin, ex Steud,					+			
<i>Scirpus sylvaticus</i> L,		r			+			
<i>Trifolium repens</i> L,			+		+			

**8.2.1. Евтрофні болота.** Евтрофні болота відокремлюються від решти едафоцен показником загального сольового режиму в межах 8-10 балів і широкою екотонною ділянкою, яка практично перекривається із мезотрофними болотами. При цьому, точність синфітоіндикаційного визначення максимуму є більшою через наявність більшого числа індикаторів на описовій ділянці. Вона дорівнює  $10 \pm 0,6$  балів. Отже номенклатурними типами цих екосистем будуть болотні екосистеми із показниками загального сольового режиму від 8,6 до 9,4 бали.

Синтаксономічна схема цієї групи для Українського Полісся має такий вигляд:

**Phragmiti-Magnocaricetea Klika in Klika et Novak 1941:** *Nasturcio-Glicerietalia* Pignatti 1953: *Phalaroidion arundinaceae* Kopecky 1961: *Phalaroidetum arundinaceae* Libb. 1931; *Glycerio-Sparganion fluitans* Br.-Bl et Siss in Boer 1942: *Glycerietum fluitantis* Nowiński 1930, *Nasturtietum officinalis* Gilli 1971, *Sparganietum emersi* Roli 1938; *Oenathetalia aquatica* Hejny ex Balátová-Tuláčková et al. 1993: *Eleocharito palustris-Sagittarion sagittifoliae* Passarge 1964: *Sagittario-Sparganietum emersi* R.Tx 1953, *Oenanthetum aquatica* Soó ex Neuhausl 1959, *Glycerio fluitantis-Oenanthetum aquatica* Egger 1933, *Oenanthetum aquatica-Roripetum amphibiae* Lohmeyer 1950, *Eleochariteto palustris-Hippuridetum vulgaris* Passarge 1964, *Eleocharitetum palustris* Savič 1926, *Butometum umbellati* Philippi 1973, *Butomo-Sagittarinetum sagittifoliae* Losev in Losev et Golub 1988, *Butomo-Alismatetum plantaginis-aquatica* Slavniæ 1948, *Alopecuro-Alismatetum plantaginis-aquatica* Slavniæ Bolbrinker 1984; *Phragmitetalia* Koch 1926: *Phragmition* Koch 1926: *Phragmitetum australis* Savič 1926, *Thelypterido palustris-Phragmitetum australis* Kuiper ex van Donselaar et al. 1961,

Typhetum angustifoliae Pignatti 1953, Typhetum latifoliae Nowiński 1930, Iridetum pseudocaori Egger 1933, Schoenoplectetum lacustris Chouard 1924, Acoretum calami Dagys 1932, Equisetum fluviatilis Nowiński 1930, Zizanietum latifoliae Akht. 1987, *Sparganietum erecti* Roll 1938, Glycerietum maximae Nowiński 1930 corr. Šumberová, Chytrý et Danihelka in Chytrý 2011, Scolochloetum festucaceae Mirkin et al. 1985; Magnocaricetalia Pignatti 1953: Magnocaricion elatae Koch 1926: *Cladietum marisci* Allorge 1921, Caricetum elatae Koch 1926, Caricetum buxbaumii Issler 1932, Caricetum hartmannii. Denisiuk 1967, Carici elatae-Calamagrostietum canescentis Jílek 1958, Equiseto fluviatilis-Caricetum rostrae Zumpfe 1929, Caricetum appropinquatae Aszód 1935; Magnocaricion gracilis Géhu 1961: Caricetum vesicariae Chouard 1924, Caricetum ripariae Máthé et Kovács 1959, Caricetum vulpinae Nowinski 1927, Caricetum acutiformis Egger 1933, Caricetum gracilis Savič 1926, Carici acutae-Glycerietum maximae Jílek et Valisek 1964, Carici-Rumicion hydrolapati Passarge 1964, Cicuto virosae-Caricetum pseudocyperi Boer et Sissingh in Boer 1942, Calletum palustris Vanden Berghen 1952.

Табл. 24. Фітоценотична таблиця автотрофного блоку соції *Equisetum fluviatilis* (клас *Phragmiti-Magnocaricetea*)

Номер опису	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<b>Проективне покриття</b>	<b>80</b>	<b>75</b>	<b>80</b>	<b>75</b>	<b>75</b>	<b>75</b>	<b>60</b>	<b>75</b>	<b>80</b>	<b>75</b>	<b>60</b>	<b>55</b>
<b>Кількість видів</b>	<b>3</b>	<b>3</b>	<b>8</b>	<b>2</b>	<b>8</b>	<b>5</b>	<b>2</b>	<b>4</b>	<b>8</b>	<b>5</b>	<b>5</b>	<b>4</b>
<i>Equisetum fluviatile</i> L,	5	5	5	5	5	4	4	4	4	4	4	4
<b>D.s. Cl. Phragmiti-Magnocaricetea</b>												
<i>Glyceria fluitans</i> (L.) R, Br,	1	1	+			+	+					
<i>Typha angustifolia</i> L,				1				1	+			
<i>Iris pseudacorus</i> L,				1	1					+		
<i>Sparganium emersum</i> Rehm,			+			+					+	
<i>Glyceria maxima</i> (C, Hartm.) Holmb,						+			r			
<i>Typha latifolia</i> L,					1					+		
<i>Rumex hydrolapathum</i> Huds,			+						+			
<i>Sagittaria sagittifolia</i> L,											+	+
<i>Phragmites australis</i> (Cav,) Trin, ex Steud,									2			
<i>Schoenoplectus lacustris</i> (L,)Palla			+									
<i>Butomus umbellatus</i> L,									+			
<b>Інші види</b>												
<i>Nuphar lutea</i> (L.) Smith	r								+			
<i>Potamogeton natans</i> L,											+	+
<i>Lemna minor</i> L,		1	+									
<i>Caltha palustris</i> L,					1			1				
<i>Elodea canadensis</i> Michx,										2	+	
<i>Scirpus sylvaticus</i> L,					1	+						
<i>Spirodela polyrrhiza</i> (L,) Schleid,			+		r							
<i>Nymphaea alba</i> L.												+
<i>Hydrocharis morsus-ranae</i> L,			+									
<i>Comarum palustre</i> L,								r				
<i>Marchantia polymorpha</i> L.					r							
<i>Menyanthes trifoliata</i> L,										2		
<i>Naumburgia thyrsoflora</i> (L.) Rchb.					r							
<i>Onopordum acanthium</i> L.									+			



**8.2.2. Мезотрофні болота.** Мезотрофні болота проявляють свої екотонні властивості в межах едафоцену «Болотні екосистеми». Від максимальних показників загального сольового режиму (8 балів) до 5 балів вони перекриваються описами близькими до евтрофних боліт а від 3 до 7 балів – оліготрофних. Це не дозволяє виділити стандартним способом номенклатурний тип. У такому випадку його ми визначатимемо за центральною частиною ординаційної хмари. Вона має координати: (HD≈16 SL≈6 ST≈6). Автотрофний блок мезотрофних боліт найчастіше сформований класом *Scheuchzerio palustris-Caricetea fuscae*.

Синтаксономічна схема цієї групи для Українського Полісся має такий вигляд:

**Scheuchzerio palustris-Caricetea fuscae Tx. 1937:** *Caricetalia fuscae* Koch 1926: *Caricion fuscae* Koch 1926: *Calamagrostietum neglectae* Steffen 1931, *Caricetum nigrae* Braun 1915, *Parnassio palustris-Caricetum fuscae* Oberdorfer 1957; *Scheuchzerietalia palustris* R.Tx et Nordhagen 1937: *Stygio-Caricion limosae* Nordhagen 1943: *Caricetum chordorrhizae* Paul et Lutz 1941, *Caricetum diandrae* Osvald 1923, *Caricetum heleonastes* (Paul et Lutz 1941) Oberdorfer 1957, *Caricetum lasiocarpae* Koch 1926, *Sphagno recurvi-Eriophoretum angustifolii* (Hueck 1925) R. Tüxen 1958, *Sphagno warnstorffii-Caricetum dioicae* Gillet 1982; *Scheuchzerion palustris* Nordhagen 1936: *Drepanoclado fluitantis-Caricetum limosae* (Kästner et Flössner 1933) Krisai 1972, *Rhynchosporo albae-Sphagnetum tenelli* Osvald 1923, *Drosero intermediae-Rhynchosporium albae* (Allorge & Denis 1923) Allorge 1926, *Polytricho communis-Molinietum caeruleae* Hadač et Váňa 1967, *Scheuchzerietum palustris* Tx. 1937, *Sphagnetum fallaci-palustris* Passarge 1999, *Sphagno fallacis-Calletum palustris* Passarge 1999, *Sphagno fallacis-Phragmitetum australis* (Jeschke 1961) Passarge 1999, *Carici canescentis-Agrostietum caninae* Tüxen 1937, *Sphagno recurvi-Caricetum rostratae*. Steffen 1931, *Carici echinatae-Sphagnetum* Soó 1944, *Menyantho trifoliatae-Sphagnetum teretis* (Waren 1926) Dierssen 1982, *Carici-Menyanthetum* Soó 1955, com. *Comarum palustre*.

Табл. 25. Фітоценотична таблиця автотрофного блоку соції *Sphagno fallacis-Calletum palustris* (клас *Scheuchzerio palustris-Caricetea fuscae*)

Номер опису	1	2	3	4	5	6	7	8	9
<b>Проективне покриття</b>	<b>80</b>	<b>75</b>	<b>80</b>	<b>75</b>	<b>50</b>	<b>95</b>	<b>60</b>	<b>60</b>	<b>70</b>
<b>Кількість видів</b>	<b>4</b>	<b>7</b>	<b>10</b>	<b>11</b>	<b>3</b>	<b>10</b>	<b>7</b>	<b>5</b>	<b>6</b>
<i>Calla palustris</i> L,	5	4	4	4	4	3	3	3	2
<b>D.s. Cl. Scheuchzerio palustris-Caricetea fuscae</b>									
<i>Comarum palustre</i> L,		2	1			1			
<i>Sphagnum fallax</i> Klinggr	2						+		2
<i>Carex lasiocarpa</i> Ehrh,			+	+					
<i>Agrostis stolonifera</i> L,				+			+		
<i>Eriophorum latifolium</i> Hoppe			1			1			
<i>Menyanthes trifoliata</i> L,						1			
<i>Carex limosa</i> L,			+						
<i>Carex nigra</i> (L.)Reichard						1			
<b>Інші види</b>									
<i>Juncus effusus</i> L,	+			2	+		2		+
<i>Hydrocharis morsus-ranae</i> L,		+		+				2	
<i>Carex acuta</i> L,				+			+		
<i>Carex vesicaria</i> L,		1					+		
<i>Lysimachia vulgaris</i> L,			+	+					
<i>Bidens tripartita</i> L,				+				+	
<i>Carex omskiana</i> (Meinsh.) Jalas				+	+				

Molinia caerulea (L.) Moench			+			1			
Sphagnum sp.			4			4			
Stellaria palustris Retz,			1			1			
Utricularia minor L,	1								1
Alisma plantago-aquatica L,		+							
Lythrum salicaria L,									2
Poa palustris L,									+
Typha latifolia L,		+							
Carex panicea L,			+						
Ceratophyllum demersum L,								+	
Galium palustre L,						1			
Glyceria fluitans (L.) R, Br,				+					
Lemna minor L,								+	
Polytrichum commune Hedw						1			
Scirpus sylvaticus L,				+					
Sphagnum cuspidatum Ehrh. ex Hoffm.							3		
Utricularia vulgaris L,		+							

**8.2.3. Оліготрофні болота.** До цього домінацену належать сфагнумові чагарничкові та лісові болота на бідних кислих ґрунтах із рослинними комплексами кореального типу. Вони досить різноманітні за показником динаміки. Одна група має показники в 9-12 балів і представлена залісненими оліготрофними болотними комплексами. Друга група 6-9 балів і представлена моховими та мохово-осоковими болотами. Показники зволоження досить невисокі. Максимальне значення не перевищує 18 балів. Разом із тим присутній широкий екотон із мезогірофітними злаковниками і чагарничками – від 14 до 16 балів. В результаті ксерофітизації Полісся, як наслідку глобальних кліматичних змін та нераціонального природокористування, площі таких екотонних ділянок катастрофічно розширюються. Автотрофний блок оліготрофних боліт представлений класом *Oxycocco-Sphagnetea*. Синтаксономічна схема цієї групи для Українського Полісся має такий вигляд:

**Oxycocco-Sphagnetea Br.-Bl. et Tüxen ex Westhoff et Paschier 1946:** Sphagnetalia medii Kästner & Flössner 1933: Sphagnion medii Kästner and Flössner 1933: Andromedo polifiliae-Sphagnetum megellanici Bogdanovskaya-Gienv 1928, Chamaedaphno calyculati-Sphagnetum Konishchuk 2009, Dactylorhizo incarnatae-Sphagnetum Konishchuk 2009, Dactylorhizo majalis-Sphagnetum Konishchuk 2009, Drosero rotundifoliae-Sphagnetum Konishchuk 2009, Eriophoro vaginati-Pinetum sylvestris Hueck 1931, *Eriophoro vaginati-Sphagnetum angustifolii* Hueck 1925, Oxycocco microcarpi-Polytrichetum Konishchuk 2009, Oxycocco palustri-Sphagnetum Konishchuk 2009, Sphagnetum megellanici Kästner et Flössner 1933, Hammarbyo paludosae-Sphagnetum Konishchuk 2009, Ledo-Sphagnetum magellanici Succop (1953) 1959, Ledo-Sphagnetum fusci Du-Rietz 1921, Ledo-Pinetum R.Tx 1925.

Табл. 26. Фітоценотична таблиця асоціацій Ledo-Sphagnetum fusci (1), Sphagnetum megellanici (2) та Ledo-Sphagnetum magellanici (3) (клас *Oxycocco-Sphagnetea*)

Номер опису	1	2	3	4	5	6
<b>Проективне покриття</b>	<b>80</b>	<b>50</b>	<b>50</b>	<b>50</b>	<b>80</b>	<b>75</b>
<b>Кількість видів</b>	<b>6</b>	<b>9</b>	<b>8</b>	<b>9</b>	<b>9</b>	<b>10</b>
<b>Номер синтаксону</b>	<b>1</b>		<b>2</b>		<b>3</b>	
Sphagnum fuscum (Schimp.) H.Klinggr.	5	4	4			+
Sphagnum megellanicum Brid.		1		4	4	4

<b>D.s. Cl. Oxycocco-Sphagnetea</b>						
<i>Drosera rotundifolia</i> L,	+	1		2	1	+
<i>Oxycoccus palustris</i> Pers.		1	2	1	1	+
<i>Andromeda polifolia</i> L,		2	1	2	1	+
<i>Eriophorum vaginatum</i> L,			1	1		+
<i>Ledum palustre</i> L,			1			1
<i>Sphagnum fallax</i> Klinggr	+					
<i>Pinus sylvestris</i> L,					r	
<b>Інші види</b>						
<i>Polytrichum alpestre</i> Hoppe	+	r		1	1	
<i>Carex pauciflora</i> Lightf,		1		1		+
<i>Betula pubescens</i> Ehrh,		r	r			
<i>Carex nigra</i> (L.)Reichard				r	r	
<i>Salix cinerea</i> L.			r	r		
<i>Sphagnum palustre</i> L.			r		1	
<i>Polytrichum strictum</i>						+
<i>Carex rostrata</i> Stokes						+
<i>Poa palustris</i> L,	+					
<i>Polytrichum commune</i> Hedw					1	
<i>Sphagnum cuspidatum</i> Ehrh. ex Hoffm.	+					

### 8.3. Екосистеми злаковників.

Екосистеми злаковників є едафоценом III морфоцену, тому їхні показники динаміки в основному належать діапазону 3-6 балів. Сюди входить велике число домінацій, які сформовані різними факторами. В той час, коли на диференціацію едафоценів водних і болотних екосистем впливає лише один фактор (загальний сольовий режим), то домінації злаковників здатні відрізнятися із різних причин. Затінення фанерофітами веде до утворення екосистем узлісь, а добре дреновані піски – псамофітних пустищ.

**8.3.1. Лучні екосистеми.** Лучні екосистеми є найбільш різноманітними за автотрофними блоками на рівні соцій та із пристосуванням до широкої амплітуди показників факторів. За показником динаміки їх можна розділити на дві групи: класичні лучні екосистеми (автотрофний блок – клас рослинних угруповань *Molinio-Arrhenatheretea* R.Tx 1937) та узлісні екосистеми (автотрофний блок – клас рослинних угруповань *Trifolio-Geranietea* Th.Müll 1962). Для перших середнє значення показника динаміки дорівнює 5,48 бала а мінімальне значення – 3,52 бала. Для других, відповідно 6,98 і 4,36 балів.

Синтаксономічна схема цієї групи для Українського Полісся має такий вигляд:

***Molinio-Arrhenatheretea* R.Tx 1937:** *Galietales veri* Mirk. et Naum. 1986: *Agrostion vinealis* Sipaylova, Mirk., Shelyag et V.Sl. 1985: *Koelerio-Agrostietum vinealis* (Sipaylova et al. 1985) Shelyag et al. 1987, *Agrostion vinealis-Calamagrostietum epigeioris* (Shelyag et al. 1981) Shelyag, V.Sl. et Sipaylova 1985, *Agrostietum vinealis-tenuis* Shelyag et al. 1985, *Carici praecoci-Alopecuretum pratensis* Mirkin in Denisova et al. 1986, *Poa angustifoliae-Arrhenatheretum elatiori* Shevchyk et V.Sl. in Shevchyk et al., 1996, *Bromopsidetum inermis* Shvergunova et al. 1984, *Potentillo argenteae-Poetum angustifoliae* Solomakha 1996, *Achillea submiefolium-Dactyletum glomeratae* Smetana, Derpoluk, Krasova 1997; *Arrhenatheretalia elatioris* Tüxen 1931: *Arrhenatherion elatioris* Luquet 1926: *Festucetum pratensis* Soó 1938, *Agrostion giganteae-Festucetum pratensis* Sipaylova, Solomakha & Shelyag 1987, *Festuco pratensis-Deschampsietum caespitosae* Turubanova 1986, *Poëtum pratensis* Ravarut, Cazac et Turenschi 1956, *Deschampsio-Festucetum rubrae* Sapegin 1986, *Trifolio-Festucetum rubrae* Oberdorfer 1957,

Anthoxantho odorati-Agrostietum tenuis Sillinger 1933, Anthyllidi vul-nerariae-Trifolietum montani W. Mat. 1980, com. Medicago lupulina-Trifolium repens; Cynosurion cristati Tx. 1947: Lolietum perennis Gams 1927; Molinetalia Koch. 1926: Mentho longifoliae-Juncion inflexi T. Müller et Görs ex de Foucault 2009: Juncetum effusi (Pauca 1941) Soó 1947, Junco effusi-Molinietum caeruleae Tüxen 1954, Selino-Molinietum caeruleae Kuhn 1937; Deschampsion caespitosae Horvatic 1930: Poo trivialis-Alopecuretum pratensis Regel 1925, Poo palustris-Alopecuretum pratensis Shel.-Sos. et al. 1987, Agrostio caninae-Alopecuretum pratensis Kuzemko 2012, Cnidio dubii-Deschampsietum caespitosae HUNDT ex. PASS. 1960, *Holcetum lanati* Issler 1934, Lathyro palustris-Gratioletum officinalis Balátová-Tuláčková 1966; Calthion palustris R.Tx 1937: Scirpetum sylvatici Ralski 1931, Caricetum caespitosae Steffen 1931, Sanguisorbo-Polygonetum Balatova-Tulačova 1985; Filipendion ulmariae Segal in Westhoff & den Held 1969: Lysimachio-Filipenduletum Balátová-Tuláčková 1978, Veronico-Euphorbietum Kornaš 1963.

**Trifolio-Geranieta Th.Müll 1962:** Origanetalia Th.Müll 1962: Trifolion medii Th.Müll 1962: Agrimonio-Vicietum cassubicae (Passrge 1967) Dengler et al 2006, Agrimonio eupatoriae-Trifolietalia medii (Th.Müll 1962) Dengler et al 2003, Trifolio-Melampyretum nemorosi Dierschke 1973, Vicietum sylvaticae Oberd et Müll in Th.Müll 1962, Vicio cassubicae-Trifolietum Passrge 1979, Artemisio-Peucedanum oreoselini Passrge 1979; Geranion sanguinei Tüxen in Müller 1962: Campanulo-Vicietum tenuifoliae Krausch in Müller 1962, Origano vulgaris-Vincetoxicetum hirundinariae Kolbek et. Petříček ex Wojterska 2003, Geranio-Anemonetum sylvestris Th.Muller 1962, Geranio-Trifolietum alpestris Th.Muller 1962, Trifolio medii-Astragaletum ciceris Reichh. in. Hilb., et al 1982; Melampyro-Holcetalia Passarge in Theurillat et al. 1995: Melampyron pratensis Passarge 1979: Sedo maxi-Peucedanetum oreoselini Brzeg 1983, Lathyro montani-Melampyretum pratensis Pass. 1967; Teucrion scorodoniae de Foucault, et al 1983: Veronico officinalis-Hieracietum murorum Klauk 1992.

**Epilobietea angustifolii Tx. et Preising ex von Rochow 1951:** Galeopsio-Senecionetalia sylvatici Passarge 1981: Epilobion angustifolii Oberd. 1957: Calamagrostietum epigii Juraszek 1928.

Табл. 27. Фітоценотична таблиця асоціації *Bromopsidetum inermis* (клас *Molinio-Arrhenatheretea*) (початок)

Номер опису	1	2	3	4
<b>Проективне покриття</b>		<b>50</b>	<b>40</b>	
<b>Кількість видів</b>	<b>12</b>	<b>6</b>	<b>14</b>	<b>5</b>
Bromus inermis Leyss.	4	2	2	2
Elytrigia repens (L.)Nevski	3	3	3	1
<b>Інші види</b>				
Achillea submillefolium Klok. et Krytzka	+	1		
Convolvulus arvensis L,		3	1	
Equisetum arvense L,		1	2	
Taraxacum officinale Webb, ex Wigg,	+		+	
Viola tricolor L,		1	+	
Agrostis tenuis Sibth,	+			
Cichorium intybus L,	2			
Vicia cracca L,			+	
Bromus arvensis	+			
Carex hirta L,			+	
Centaurea cyanus L,			+	

Табл. 28. Фітоценотична таблиця асоціації *Bromopsidetum inermis* (клас *Molinio-Arrhenatheretea*) (фрагмент)

Номер опису	1	2	3	4
<i>Cerastium arvense</i> L,			+	
<i>Chenopodium rubrum</i>				+
<i>Consolida regalis</i> S, F, Gray	r			
<i>Dactylis glomerata</i> L,	+			
<i>Galium aparine</i> L,				+
<i>Geranium pratense</i> L,			+	
<i>Linaria vulgaris</i> Mill,			+	
<i>Matricaria perforata</i> Merat			+	
<i>Melilotus officinalis</i> (L.) Lam.	+			
<i>Plantago major</i> L,	+			
<i>Poa annua</i> L,	+			
<i>Rumex acetosa</i> L,			+	
<i>Sonchus arvensis</i> L.				+

**8.3.2. Екосистеми пустищ.** Екосистеми пустищ часто об'єднуються в одну групу із рештою екосистем, пов'язаних із виходами гірських порід на денну поверхню. Процес динаміки тут сповільнюється складними процесами ендеоекогенезу. Через це існує відчутна різниця між тими, які формуються на кристалічних геологічних породах та на рихлих геологічних породах. При цьому, в окрему групу можна відокремити тих, хто росте прямо на поверхні кристалічних монолітів та в розщелинах між ними (більш докладно в пункті 8.9). Еколого-флористичний та едафо-динамічний підхід до класифікації таких екосистем не дає добрих однозначних результатів. На процес заселення автотрофами впливає велике число випадкових та закономірних факторів. Дискусії навколо цієї групи та її переформатування не стихають і в наш час. Тож, у найближчому майбутньому слід очікувати нових класифікаційних рішень.

Синтаксономічна схема цієї групи для Українського Полісся має такий вигляд:

**Nardetea strictae Rivas Goday et Borja Carbonell in Rivas Goday et Mayor López.1966:** Nardetalia Preis. 1950: *Violion caninae* Schwckerath 1944: *Polygalo vulgaris*-Nardetum strictae Oberd. 1957, *Campanulo rotundifoliae*-*Dianthetum deltoidis* Balátová-Tuláčková 1980, *Calluno*-Nardetum Hrync 1959, *Nardo-Juncetum squarrosi* (Oberdorfer 1957) Passarge 1964, *Juncetum squarrosi* Oberdorfer 1934, *Luzula pallescens*-Nardetum strictae.

**Koelerio glaucae-Corynephoretea canescentis Klika in Klika et Novak 1941:** *Corynephoretalia canescentis* Klika 1934: *Corynephorion canescentis* Klika 1931: *Corniculario aculeatae*-*Corynephoretum canescentis* Steffen 1931, *Corynephoro-Silenetum tataricae* Libb. 1931; *Koelerion glaucae* Volk 1931: *Diantho borbasii*-*Agrostietum syreistschikovii* Vicherek 1972.

**Sedo-Scleranthetea Br.-Bl. 1955:** *Alysso alyssoidis*-*Sedetalia albi* Moravec 1967: *Alysso alyssoidis*-*Sedion* Oberdorfer et Müller in Müller 1961: *Sedo acri*-*Dianthetum hypanicii* nova, com. *Carlina biebersteinii*; *Sedo-Scleranthetalia* Br.-Bl. 1955: *Hyperico perforati*-*Scleranthion perennis* Moravec 1967: *Thymo pulegioidis*-*Sedetum sexangularis* Didukh et Kontar 1998; *Sedo-Scleranthion* Br.-Bl. et Richard 1950: *Sempervivo rutenici*-*Sedetum ruprechtii* Didukh et Kontar 1998, *Vincetoxico hirundinari*-*Rumicetum acetosellae* Didukh et Kontar 1998.

#### 8.4. Чагарничкові екосистеми

Досягнувши свого термодинамічного максимуму за рахунок багатоярусного високотрав'я та дворічників, екосистеми злаковників в окремих випадках не переходять до похідних лісів і чагарників. Частіше за все, це буває на бідних, добре дренованих ґрунтах або на інсольованих пагорбах південної експозиції. За звичай, такі угруповання на території Полісся носять узлісний

характер. Показники динаміки в цих угрупованнях розміщують його в двох морфоценах. Однак група, пов'язана із узліссями, має показники динаміки від 9 до 11 балів інша, пустищна – 6-9 балів. Показники зволоження та сольового режиму досить низькі – HD (10,1-11,7), SL (4,4-7,5).

Табл. 29. Фітоценотична таблиця асоціації *Nardo-Juncetum squarrosi* (1) *Juncetum squarrosi* (2) та *Campanulo rotundifoliae-Dianthetum deltoidis* (3) (клас *Nardetea strictae*)

Номер опису	1	2	3	4	5
<b>Проективний покрив трав'янистого ярусу %</b>	<b>50</b>	<b>75</b>	<b>90</b>	<b>60</b>	<b>45</b>
<b>Кількість видів</b>	<b>8</b>	<b>12</b>	<b>7</b>	<b>11</b>	<b>10</b>
<b>Номер синтасону</b>	<b>1</b>			<b>2</b>	<b>3</b>
<i>Juncus squarrosus</i> L,	3	2	2	2	
<i>Nardus stricta</i> L.	1	2	1		2
<i>Dianthus deltoides</i> L,					+
<b>D.s. Cl. <i>Nardetea strictae</i></b>					
<i>Potentilla erecta</i> (L.) Raeusch,	1	1	1		+
<i>Calluna vulgaris</i> (L.)Hull	1	1	1		
<i>Luzula pallescens</i> Sw,		1	r		
<i>Veronica officinalis</i> L,		+			+
<i>Viola canina</i> L,	1				+
<i>Polygala vulgaris</i> L,					+
<i>Agrostis tenuis</i> Sibth,					2
<i>Anthoxanthum odoratum</i> L.					+
<i>Thymus pulegioides</i> L,					+
<b>Інші види</b>					
<i>Hieracium pilosella</i> L,	1	1		5	
<i>Juncus conglomeratus</i> L,	1	1	1		
<i>Luzula pilosa</i> (L.)Willd,	1	2			
<i>Polytrichum alpestre</i> Hoppe	r		r		
<i>Artemisia vulgaris</i> L,				+	
<i>Calamagrostis epigeios</i> (L.)Roth				+	
<i>Carex nigra</i> (L.)Reichard			r		
<i>Carex pallescens</i> L,					+
<i>Carex panicea</i> L,		r			
<i>Festuca ovina</i> L,				2	
<i>Helichrysum arenarium</i> (L.) Moench				+	
<i>Jasione montana</i> L,				+	
<i>Plantago lanceolata</i> L,				+	
<i>Potentilla argentea</i> L,				+	
<i>Rumex acetosella</i> L,				+	
<i>Scrophularia nodosa</i> L,				+	
<i>Verbascum thapsus</i> L,		1			
<i>Viola tricolor</i> L,		1			
<i>Viscaria vulgaris</i> Bernh,		1			

Синтаксономічна схема цієї групи для Українського Полісся має такий вигляд:

**Calluno-Ulicetea Br.-Bl. et Tüxen ex Klika et Hadač 1944:** *Vaccinio myrtilli-Genistetalia pilosae* Schubert ex Passarge 1964: *Calluno-Genistion pilosae* P. Duvigneaud 1945: *Calluno-Genistetum*

R.Tx 1937, com. *Calluna vulgaris*; Euphorbio-Callunion Schubert ex Passarge 1964: Euphorbio cyparissiae-Callunetum vulgaris Schubert ex Passarge 1964, Scabioso canescens-Genistetum Balcerk. Et Brzeg 1993.

## 8.5. Екосистеми чагарників та похідних лісів

Під час автогенної сукцесії екосистеми переходять від стадії злаковників та чагарників до угруповань фанерофітів. Переважно це швидкоростучі фанерофіти із нетривалим періодом життя *Salix caprea*, *Betula pendula*, *Populus tremula* та інші. Видове та синтаксономічне різноманіття в цих екосистемах досить високе. Це викликане їхнім екотонним становищем (проникнення лісових та лучних видів при наявності оригінальної флори) та впливом умов середовища на точку переходу із лук до лісів. Існує висока залежність від проникнення на цю територію певних видів. Вони спричиняють формування певних типів угруповань. До цієї групи екосистем належать оселища із автотрофними блоками у вигляді класів рослинних угруповань: *Epilobietea angustifolii*, *Rhamno-Prunetea*, *Lonicero-Rubetea plicati*, *Molinio-Betuletea pubescentis*, *Franguletea Salicetea purpurea*, *Robinietea* (порядок *Sambucetalia*). Показники динаміки коливаються в межах 4,5-14,3 бали. Низькі значення характерні для ранніх стадій відновлення лісу. Таким чином, ці екосистеми мають значний динамічний екотон із зміщенням убік менших морфоценів нижчого рангу. Показники зволоження коливаються в широкому діапазоні 10,1-16,9 балів, а загального сольового режиму від 5,6 до 8,4 бали.

Синтаксономічна схема цієї групи для Українського Полісся має такий вигляд:

**Epilobietea angustifolii Tx. et Preising ex von Rochow 1951:** Galeopsio-Senecionetalia sylvatici Passarge 1981: Fragarion vescae Tüxen ex von Rochow 1951: Rubo idaei-Sambucetum ebuli Jarolímek et al. 1997; Epilobion angustifolii Oberd. 1957: Rubo-Chamaenerietum angustifolii Hadač et al. 1969, Rubetum idaei Gams 1927, Calamagrostietum epigii Juraszek 1928.

**Rhamno-Prunetea Rivas Goday et Borja Carbonell ex Tüxen 1962:** Prunetalia spinosae R.Tx 1952: Pruno spinosae-Rubion radulae Weber 1974: Rubo fruticosi-Prunetum spinosae Web 1974 n.inv. Witting 1974; Berberidion vulgaris Br.-Bl. ex Tx. 1952: Sambuco-Prunetum spinosae Doing 1962, Euonymo europaei-Cornetum sanguineae Passarge 1957, Rhamno-Cornetum sanguinei Pass. (1957) 1963; Prunion spinosae Soó (1931) 1940: Prunetum spinosae R. Tx. 1952, com. *Melisa transilvanica*-*Spirea hypericifolia*.

**Lonicero-Rubetea plicati Haveman, Schaminée et Stortelder in Stortelder et al.1993:** Rubetalia plicati Weber in Pott 1995: Lonicero-Rubion silvatici Tx. et Neumann ex Wittig 1977: Frangulo-Rubetum plicati Neum. in R.Tx. 1952, Rubetum sylvatici H.E. Weber in Ri. Pott 1995; Sarothamnion scoparii Oberd. 1957: Calluno-Sarothamnetum Malcuit 1929.

**Molinio-Betuletea pubescentis Pass. 1968:** Molinio-Betuletalia pubescentis Pass. 1968: Betulion pubescentis Lohmeyer et R. Tx. ex Oberdorfer 1957: Menyantho trifoliati-Betuletum pubescentis Hryhora et al. 2005.

**Franguletea Doing ex Westhoff in Westhoff et Den Held 1969:** Salicetalia auritae Doing 1962: Salicion cinereae Th.Müll et Görs ex Pass 1961: Salicetum pentandro-cinereae Pass 1961, Betulo-Salicetum repentis Oberd. 1964.

**Salicetea purpurea Moor 1958:** Salicetalia purpureae Moor 1958: Salicion albae de Soó 1951: Salicetum albae Issler 1926, Myosotido palustris-Salicetum albae Shevchyk et V. Solomakha 1996, Poo nemoralis-Salicetum albae Shevchyk et V. Solomakha 1996, Salici-Populetum Meijer Drees 1936, Populetum nigro-albae Slavnić 1952, ; Salicion triandrae Müller et Görs 1958: Salicetum triandrae Malcuit ex Noirfalise in Lebrun et al. 1955, Salici acutifoliae-Amorphaetum fruticosae Senchylo et al 1999; Rubo caesi-Amorphion fruticosae Shevczyk et V. Solomakha 1996: Aristolochio-Salicetum albae Shevchyk et Solomakha 1996,; Galio veri-Aristolochion clematidis Shevchyk et V. Solomakha in Shevchyk et al. 1996: Galio veri-Aristolochietum clematidis Shevchyk et V. Solomakha in Shevchyk et al. 1996.

**Robinietea Jurco ex Hadac et Sofron 1980:** Sambucetalia racemosae Oberd. ex Doing 1962: Sambuco-Salicion capreae Tx. et Neum et Oberd.1957: Sambucetum racemosae Noirfalise in Lebr. et al. ex Oberd. 1973, Salicetum capreae Schreier 1955.

Табл. 30. Фітоценотична таблиця асоціації Rubo-Chamaenerietum angustifolii (1) та Rubo idaei-Sambucetum ebuli (2) (клас *Epilobietea angustifolii*) (початок).

Номер опису	1	2	3	4	5	6
<b>Проективне покриття</b>	<b>85</b>	<b>80</b>	<b>90</b>	<b>75</b>	<b>95</b>	<b>90</b>
<b>Кількість видів</b>	<b>14</b>	<b>10</b>	<b>8</b>	<b>10</b>	<b>16</b>	<b>13</b>
<b>Номер синтаксону</b>	<b>1</b>					<b>2</b>
Chamaerion angustifolium (L.) Holub	5	5	5	4	4	
Sambucus ebulus L,						5
<b>D.s. Cl. <i>Epilobietea angustifolii</i></b>						
Calamagrostis epigeios (L.)Roth	+	+		2	+	
Rubus idaeus L,					+	+
<b>Інші види</b>						
Agrostis tenuis Sibth,	+	+		2	3	
Frangula alnus Mill,	+		+	+	+	
Humulus lupulus L,	+		2	+		2
Achillea submillefolium Klok. et Krytzka	+			+	+	
Lysimachia vulgaris L,	+			+	3	
Agrostis stolonifera L,		+				+
Betula pendula (IV)	+			+		
Calystegia sepium (L.)R,Br,		+	+			
Elytrigia repens (L.)Nevski	+			+		
Populus tremula (IV)	+				+	
Rubus nessensis W, Hall,	2			+		
Urtica dioica L,		+				2
Aegopodium podagraria L,						3
Alnus glutinosa (L.) Gaertn,						1
Angelica archangelica L.						+
Calamagrostis canescens (Web,)Roth		+				
Carex acuta L,			2			
Carex brizoides L,					2	
Carex flava L,					+	
Carex vesicaria L,		+				
Cirsium palustre (L.) Scop,			+			
Crataegus monogyha					+	
Dactylis glomerata L,						+
Daucus carota L,						+
Euphorbia cyparissias L,	+					
Filipendula ulmaria (L.) Maxim.					2	
Galium aparine L,						2
Galium mollugo L,	3					
Hieracium umbellatum L,					2	



Impatiens parviflora DC,						2
Leonurus quinquelobatus Gilib,			+			
Phragmites australis (Cav.) Trin, ex Steud,		2				
Pyrus communis (IV)					+	
Quercus robur (IV)					+	
Rumex confertus Willd,						+
Scirpus sylvaticus L,		+				
Scrophularia nodosa L,			+			
Vicia cassubica L,						2

## 8.6. Лісові екосистеми

Лісові екосистеми – це сформовані деревовидними фанерофітами оселища, які представляють собою заключні стадії автогенного розвитку. Людська діяльність (вирубки) призводять до того, що спостерігається формування молодих лісів, обминаючи попередні стадії. У зв'язку з цим, ми можемо спостерігати екосистеми із повністю сформованими блоками діагностичних видів, але із показниками динаміки на рівні чагарникових екосистем. Рекордне зниження цього показника було зафіксоване на рівні 5,6 бала. Однак, більш характерними рівнем для них є вищі за VI морфоцен (більше 12 балів).

**8.6.1. Прируслові ліси.** Група прируслових лісів певною мірою зближена із вербовими прибережними лісами. Статус останніх встановити важко. З одного боку їхні показники динаміки зосереджені біля відмітки 7,9 бали, тоді коли для класичних вільхових 9,4 бали. З іншого боку вони займають аналогічні екотопи та значною мірою мають перекриття ординаційних полів. Висока вологість цих місць віддаляє їх від клімаксічного оптимуму і тут знаходиться динамічний екотон між перезволоженими похідними лісами та перезволоженими корінними. За шкалою Дідуха-Плюти вона дорівнює 12,4-17 балів. Загальний сольовий режим теж коливається в широкому діапазоні показників – від 5 до 7,9 балів. До цього домінацену ми відносимо екосистеми із автотрофним блоком у вигляді класу рослинності *Alnetea glutinosae*. Синтаксономічна схема цієї групи для Українського Полісся має такий вигляд:

***Alnetea glutinosae* Br.-Bl. et Tüxen ex Westhoff, Dijk et al. 1946:** *Alnetalia glutinosae* R.Tx 1937: *Alnion glutinosae* Malcuit 1929: *Ribeso nigri-Alnetum* Sol.-Gorn (1975) 1987, *Carici acutiformis-Alnetum* Scamoni 1935, *Carici elongatae-Alnetum glutinosae* Schwickerath 1933, *Mnio affini-Alnetum glutinosae* Grygora et al. 2005, *Calamagrostio canescenti-Alnetum glutinosae* Mikoška 1956, *Angelico sylvestris-Alnetum glutinosae* Borhidi 1966, *Sphagno squarrosi-Alnetum* Sol.-Gorn (1975) 1987.

Табл. 31. Описи соції екосистем вільхових лісів *Ribeso nigri-Alnetum*

Номер опису	1	2	3	4	5
<b>Проективне покриття</b>	<b>95</b>	<b>90</b>	<b>95</b>	<b>85</b>	<b>95</b>
<b>Кількість видів</b>	<b>21</b>	<b>13</b>	<b>10</b>	<b>17</b>	<b>18</b>
<b>D.s. As. Ribeso nigri-Alnetum</b>					
<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn,	5	5	5	5	5
<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn, (III)	2		2	+	
<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn, (II)	1	+			
<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn, (IV)	2				+
<i>Urtica dioica</i> L,	+	r	5	4	
<i>Humulus lupulus</i> L,	+		2	2	+
<b>D.s. Cl. Alnetea glutinosae</b>					

Salix cinerea L.				+	+
Frangula alnus Mill,	3				
Athyrium filix-femina (L.) Roth	2				
<b>Інші види</b>					
Rubus idaeus L,		+			
Salix pentandra L,					1
Acer negundo L, (IV)				+	
Acer platanoides (III)	+				
Acer platanoides (IV)	+				
Aegopodium podagraria L,		5			
Agrostis stolonifera L,	+				
Agrostis tenuis Sibth,	+				
Anthriscus sylvestris (L.)Hoffm,		+			
Arctium lappa L.			+		
Betula pendula Roth,					1
Caltha palustris L,					+
Comarum palustre L,				+	
Corylus avellana L,		3			
Elytrigia repens (L.)Nevski	+				
Fagopyrum tataricum	+				
Glechoma hederacea L,		2			
Lysimachia nummularia L,					2
Lysimachia vulgaris L,	+				
Malus sylvestris Mill, (IV)		r			
Padus racemosa (Lam.) Gilib.					+
Poa nemoralis L,		+			
Populus tremula L,					+
Ranunculus acris L,					+
Robinia pseudoacacia L, (III)				2	
Robinia pseudoacacia L, (IV)				+	
Rubus caesius L,	+				
Rubus nessensis W, Hall,	+				
Salix fragilis L,				+	
Sambucus nigra L,		4			
Sium latifolium L,				+	
Stellaria media (L.) Vill,	+				
Symphytum officinale L,					+
Calamagrostis canescens (Web,)Roth	+			+	
Acer negundo L,			2	+	
Carex acuta L,				+	4
Juncus effusus L,	+				+
Urtica galeopsifolia Wierzb, ex Opiz				+	+
Scirpus sylvaticus L,	+		2		3
Galium aparine L,			2	3	2

<i>Geum urbanum</i> L,		+	+	+	
<i>Impatiens parviflora</i> DC,		2	2		+

**8.6.2. Бореальні ліси.** До домінацену бореальних лісів віднесено хвойні ліси сформовані переважно *Pinus sylvestris* та *Picea abies*. Вологість в межах цього домінацену коливається від 10,5 до 14,8, а загальний сольовий режим від 3,4 до 7,2. Оскільки, *Pinus sylvestris* є видом із широкою екологічною амплітудою і водночас потужним едифікатором, то він створює широкі екотонні зони в найбагатшій та найвологішій ділянці ординаційної хмари із прирусловими (вільховими) лісами.

До групи екосистем бореальних лісів ми відносимо не лише тих, що мають класичні угруповання класу *Vaccinio-Piceetea* Br.-Bl. in Br.-Bl. et al. 1939, сформовані переважно бореальною лісовою флорою. Сюди також відносяться ацидофільні дубові ліси *Quercetea robori-petraeae* Br.-Bl. et Tüxen ex Oberdorfer 1957 і екосистеми євро сибірських термофільних соснових лісів на піщаних і кам'янистих ґрунтах класу *Pyrolo-Pinetea* Korneck 1974.

Синтаксономічна схема цієї групи для Українського Полісся має такий вигляд:

**Vaccinio-Piceetea Br.-Bl. in Br.-Bl. et al. 1939.** *Piceetalia excelsae* Pawlowski et al. 1928: *Piceion* Pawlowski et al. 1928: *Eu-Piceetum* (Cajander 1921) *Kielland-Lund* 1962, *Querco-Piceetum* (W. Mat. 1952) W. MAT. et POLAK. 1955, *Sphagno girgensohnii-Piceetum* (Br.-Bl. 1939) Polak. 1962; *Pinetalia sylvestris* Oberdorfer 1957: *Dicrano-Pinion* (Libbert 1933) *Matuszkiewicz* 1962: *Cladonio-Pinetum* Juraszek 1927, *Dicrano-Pinetum* Preising et Knapp ex Oberdorfer 1957, *Leucobryo-Pinetum* Mat. (1962) 1973, *Peucedano-Pinetum* W. Mat (1962) 1973, *Veronico incanae-Pinetum* Bulokhov et Solomeshch 2003, *Molinio-Pinetum* W. Mat et J. Mat 1973, *Vaccinio uliginosae-Pinetum* Kleist 1929.

**Quercetea robori-petraeae Br.-Bl. et Tüxen ex Oberdorfer 1957:** *Quercetalia roboris* R. Tx 1931: *Pino-Quercion* Medw.-Korn. 1959: *Querco roboris-Pinetum* (W. Mat. 1981) J. Mat. 1988, *Serratulo-Pinetum* (W. Mat. 1981) J. Mat. 1988; *Quercion robori-petraeae* Malcuit 1929: *Calamagrostio arundinacea-Quercetum* petraea (Hartmann 1934) Scan et. Pass. 1959, *Trientalo europaeae-Quercetum roboris* Vorobyev 2014, *Holco lanati-Quercetum roboris* Vorobyov, Balashov, Solomakha 1997, *Molinio caeruleae-Quercetum roboris* (Tx. 1937) Scamoni. et Passarge 1959.

**Pyrolo-Pinetea Korneck 1974:** *Koelerio glaucae-Pinetalia sylvestris* Ermakov 1999: *Koelerio glaucae-Pinion sylvestris* Ermakov 1999: *Hieracio pilosella-Pinetum* Polishko 2005.

Табл. 32. Фітоценотична таблиця асоціації *Sphagno girgensohnii-Piceetum* (1) та *Querco-Piceetum* (2) (клас *Vaccinio-Piceetea*)

Номер опису	1	2	3	4	5	6
Затіненість крон %	80	75	50	75	70	75
Зімкненість чагарникового ярусу %	20	20	40	45	50	10
Проективний покрив трав'янистого ярусу %	90	80	50	85	90	75
Проективний покрив мохово-лишайникового ярусу %	100	100	10			10
Кількість видів	11	13	24	13	13	21
Номер синтаксону	1			2		
<i>Picea abies</i> (L.) Karst,	5	5	1	+	+	1
<i>Molinia caerulea</i> (L.) Moench	1	+	5	+	+	
<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn,	2	2	2			
<i>Betula pubescens</i> Ehrh,	1	1				
<i>Sphagnum</i> sp	3	3				
<i>Populus tremula</i> L,			2	3	3	
<i>Quercus robur</i> L, (II)				3	3	
<i>Rubus idaeus</i> L,				+	+	

Quercus robur L,				+	+	
Quercus robur L, (III)						+
Quercus robur (IV)						+
<b>D.s. Cl. Vaccinio-Piceetea</b>						
Vaccinium myrtillus L,	2	2	1	5	5	2
Frangula alnus Mill,	1	1	2	3	3	+
Pinus sylvestris L,		1	+	+	+	3
Majanthemum bifolium (L.)F,W,Schmidt	+	+				+
Dicranum polysetum Swartz		+				+
Luzula pilosa (L.)Willd,	2	1				
Polytrichum commune Hedw	3	2				
Trientalis europaea L,			1			+
Vaccinium vitis-idaea L.			1			+
Pinus sylvestris L, (II)			+			
Pinus sylvestris L, (III)						+
Pleurozium schreberi (Brid.) Mitt.						+
<b>Інші види</b>						
Pteridium aquilinum (L.) Kuhn				+	+	+
Sorbus aucuparia L,				2	2	2
Betula pendula Roth,				+	+	
Betula pendula (III)				2	2	
Vaccinium uliginosum L,	1	+				
Betula pendula Roth, (II)			2			
Betula pendula (IV)						2
Achillea submillefolium Klok. et Krytzka			2			
Calluna vulgaris (L.)Hull			1			
Chamaecytisus ruthenicus (Fisch, ex Woloszcz.) Klaskova			r			
Convallaria majalis L,						+
Convolvulus arvensis L,			r			
Cruciata glabra (L.)Ehrend,			1			
Festuca ovina L,						+
Fragaria vesca L,			2			
Helichrysum arenarium (L.) Moench			+			
Hieracium sp			+			
Malus sylvestris Mill, (II)			+			
Polytrichum alpestre Hoppe						+
Quercus rubra L.						3
Rhododendron luteum Sweet						5

**8.6.3. Неморальні ліси.** Домінацен широколистяних лісів формується едифікаторами та їхньою свитою, які по завершенню останнього зледеніння проникали на територію Полісся із неморальної біогеографічної зони. Їх показники багаторічного режиму зволоження знаходяться

близько зони клімаксихного оптимуму – 11,4-13,7 балів. Те саме стосується і параметрів трофності. Показник загального сольового режиму 5,7-7,6 балів. Однак, щодо останньої спостерігається невелике зміщення у бік оліготрофних умов середовища. Це обумовлено бідністю ґрунтів Полісся, які не встигли в процесі ендеокогенезу наблизитися до оптимальних умов. Крім того, господарська діяльність людини, починаючи від підсічного землеробства і до сучасних принципів ведення лісового господарства, перешкоджали процесам збагачення ґрунту мінеральними солями. Постійний виніс, мінеральних речовин із деревиною, насадження монокультури сосни, що веде до закислення ґрунту, та інші види діяльності не дозволяють накопичитися достатній кількості солей через механізми їхнього кругообігу в біосфері.

До екосистем неморальних лісів ми відносимо ті, автотрофні блоки яких сформовані переважно флорою неморальної області. Для території Полісся це класи *Carpino-Fagetea sylvaticae* Jakucs ex Passarge 1968 та *Quercetea pubescentis* Doing Kraft ex Scamoni et Passarge 1959. Синтаксономічна схема цієї групи для Українського Полісся має такий вигляд:

**Carpino-Fagetea sylvaticae Jakucs ex Passarge 1968:** Aceretalia pseudoplatani Moor 1976: Tilio platyphylli-Acerion pseudoplatani Klika 1955: Poo nemoralis-Tilietum cordatae Yakushenko 2004; Alnion incanae Pawłowski et al. 1928: Ficario-Ulmetum minoris Knapp 1942, Stellario nemorum-Alnetum glutinosae Lohm 1957, com. Carici brizoidi-Alnus glutinosa; Carpinetalia betuli Fukarek 1968: Aceri campestris-Quercion roboris Bulokhov et Solomeshch in Bulokhov et Semenishchenkov 2015: Mercuriali perennis-Quercetum roboris Bulokhov et Solomeshch in Bulokhov et Semenishchenkov 2015; Carpinion betuli Issl. 1931: Carici pilosae-Carpinetum R.Neuchasl et Neuchaslova 1964, Galeobdolon luteae-Carpinetum Shevchyk Bakalyna et V. Sl 1996, Tilio cordatae-Carpinetum Tracz 1962, Melampyro nemorosi-Carpinetum Pass 1957, Stellario holosteeae-Carpinetum betuli Oberdorfer 1957.

**Quercetea pubescentis Doing Kraft ex Scamoni et Passarge 1959:** Quercetalia pubescenti-petraeae Klika 1933: Quercion petraeae Issler 1931: Potentillo albae-Quercetum Imchenetzky 1926 n.inv. Heinis 1933.

**8.6.4. Праліси.** До категорії пралісів будуть віднесені ліси із показниками динаміки вище 18 та нижче 20 балів. На території Полісся – це соції *Stellario-Carpinetum* (86% випадків) та *Mercuriali perennis-Quercetum roboris* (14% випадків) (*Carpino-Fagetea*). Це дубові ліси із домінуючими породами старшими 150-200 років. Якщо показники динаміки перевищують 20 балів, то такі праліси можна вважати клімаксихними лісами. Нами було описано такий ліс на одній із ділянок державного лісового заказника «Поясківський» (Урочище корабель).

Праліси знаходяться в зоні клімаксихного оптимуму або близько до неї. За показником динаміки ця зона знаходиться в діапазоні 11,7-12,4 балів (рис. 36), а за загальним сольовим режимом – 6,1-6,6.

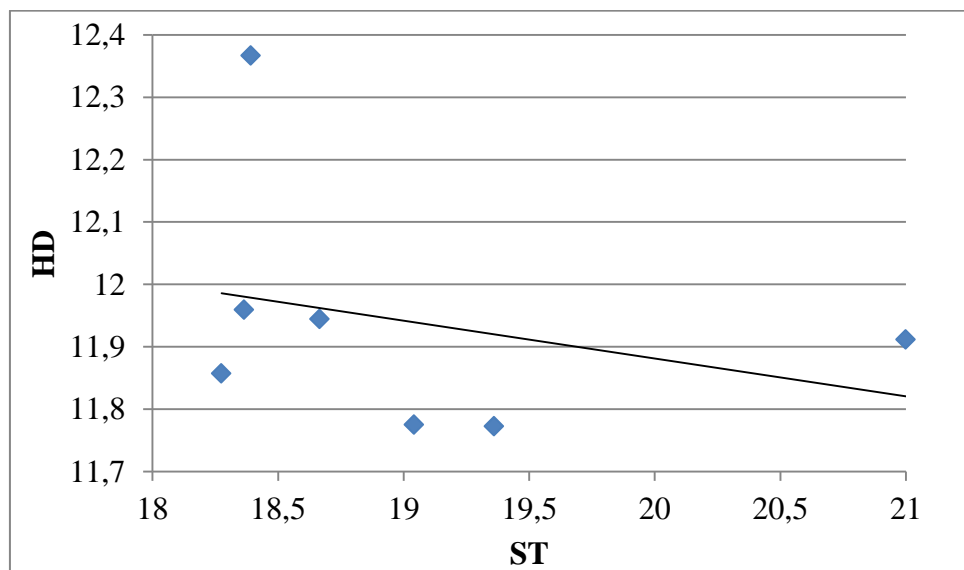


Рис. 36. Ординація між показником природної динаміки та багаторічного режиму зволоження.

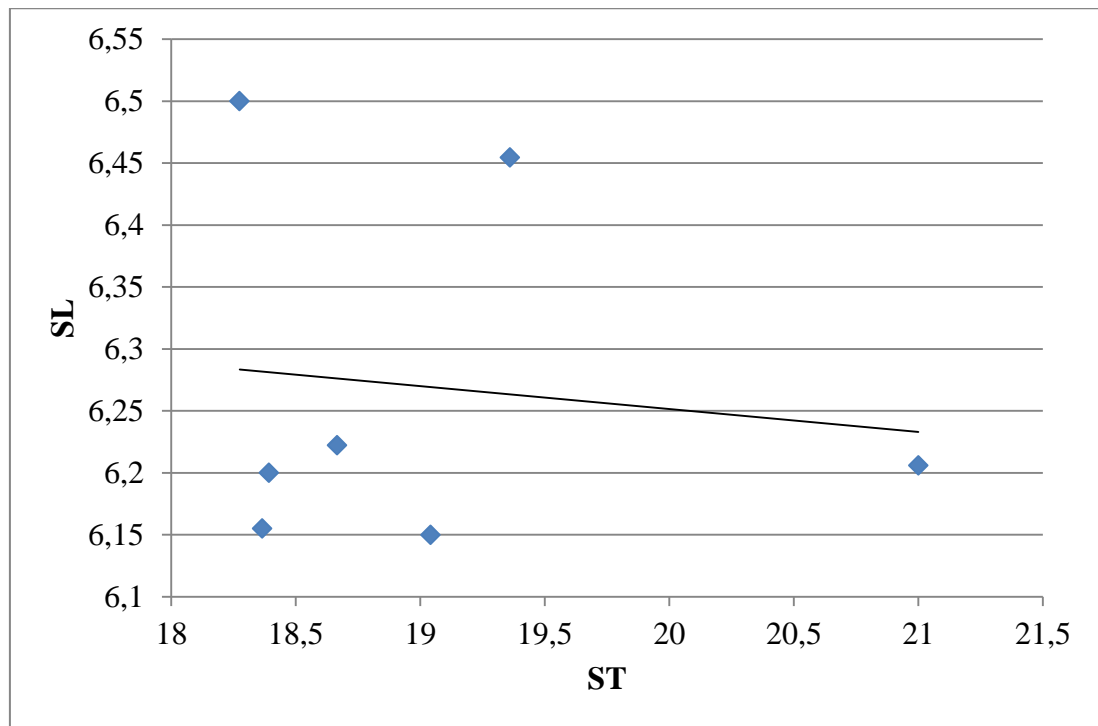


Рис. 37. Ординація між показником природної динаміки та загального сольового режиму.

Табл. 33. Описи пралісів в районі урочища Поясківський ліс та синфітоіндикаційні показники факторів середовища.

Номер опису	1	2	3	6
<b>Кількість видів</b>	<b>13</b>	<b>4</b>	<b>13</b>	<b>14</b>
<i>Quercus robur</i> L.	5	5	5	4
<i>Carpinus betulus</i> L.	5	5	3	2
<i>Stellaria holostea</i> L.	3	1	3	
<i>Acer platanoides</i> L. (IV)	3	2		
<i>Carex pillosa</i> Scop.	2			4
<i>Hepatica nobilis</i> Mill.			2	2
<i>Majanthemum bifolium</i> (L.)F.W.Schmidt	1			1
<i>Betula pendula</i> Roth.	2		1	
<i>Polygonatum multiflorum</i> (L.)All.	1			1
<i>Asarum europaeum</i> L.			2	3
<i>Polygonatum odoratum</i> (Mill.)Druce	1			1
<i>Lamium maculatum</i> (L.)L.	1			3
<i>Pinus sylvestris</i> L.			2	
<i>Carpinus betulus</i> L. (II)	1			
<i>Corylus avellana</i> L.			2	
<i>Euonymus verrucosa</i> Scop.			2	
<i>Sorbus aucuparia</i> L.				1
<i>Oxalis acetosella</i> L.	2			
<i>Platanthera bifolia</i> (L.)Rich.			1	
<i>Neottia nidus-avis</i>			1	
<i>Actaea spicata</i>				1
<i>Acer platanoides</i> L.				2

Dryopteris filix-mas (L.) Schott				1
Veronica chamaedrys L.	1			
Galium odoratum				1
Epipactis helleborine(L.)Crantz			1	
Cephalanthera rubra			1	
HD	11,78	11,8024	11,5739	11,6566
FH	5,30357	5,2561	5,07561	5,11089
RC	7,34679	7,38659	7,25078	7,24806
SL	6,39107	6,39634	6,18268	6,25363
CA	6,59964	6,60122	6,37849	6,42532
NT	6,05857	6,08293	5,86312	5,80718
AE	6,73214	6,70732	6,61951	6,68548
TM	8,73	8,77805	8,39141	8,39427
OM	13,2321	13,1829	12,9171	12,8044
KN	8,41536	8,34268	7,99868	7,95085
CR	8,25714	8,41463	8,1278	8,16694
LC	5,19643	5,18293	5,12683	5,28226
HE	6,68893	6,72951	6,22634	6,30966

**8.6.5. Ліси антропогенного походження.** Ліси антропогенного походження можна розділити на дві групи. До першої належать деревні плантаційні насадження, не здатні до самовідтворення, які існують лише в межах території, на яку їх посадила людина. До цієї категорії можна віднести садки та парки. В процесі автогенної сукцесії, без додаткових насаджень чи інших втручань людини такі екосистеми будуть розвиватися через стадію похідних лісів. Незважаючи на відносно вищу надземну фітомасу, вони ведуть себе як класичні агроекосистеми. У зв'язку з цим, до лісів антропогенного походження будемо відносити лише ті, які утворені інвазійними видами трансформерами. Вони не лише здатні до самостійного відтворення та включення в сукцесійні ланцюги, а й до витіснення автохтонних екосистем.

Більшість із них має автотрофні блоки із нітрофільними лісовими угрупованнями порядку *Cheledonio-Robinetalia* класу *Robinietea Jurco ex Hadač et Sofron 1980*. В результаті дискусії фітоценологів до цього класу додали ряд асоціацій, які раніше належали класу *Epilobietea angustifolii*. Мова іде про асоціацію *Salicetum capreae* Schreier 1955 порядку *Sambucetalia racemosae* Oberd. ex Doing 1962. Соція, якій належить цей автотрофний блок, має нижчі показники вмісту доступного нітрогену – 5,59 проти 7,07 бала за уніфікованою шкалою Дідуха-Плюти. Разом із тим ця соція сильно відрізняється від похідних лісів із рослинністю класу *Epilobietea angustifolii* за показником динаміки. Її значення має середній показник 10,14 бала, тоді як сучасний клас *Epilobietea angustifolii* лише 7,88 бала. Синтаксономічна схема цієї групи для Українського Полісся має такий вигляд:

**Robinietea Jurco ex Hadač et Sofron 1980:** *Cheledonio-Robinetalia Jurco ex Hadač et Sofron 1980: Balloto nigrae-Robinion pseudoacaciae Hadač et Sofron 1980: Cheledonio-Pinetum sylvestris* (Gorelov 1997) *Davydov comb. nova prov., Chelidonio-Acerion negundo L. Ishbirdin et A. Ishbirdin 1991: Cheledonio-Aceratum negundi L. Ishbirdin et A. Ishbirdin 1991, Poo nemoralis- Carpinetum Kramarets et V.Sl.1995; Cheledonio-Robinion Hadač et Sofron in Chytrý 2013: Cheledonio-Robinetum Jurco 1963, Impatienti parviflorae-Robinetum pseudoacaciae Sofron 1967, Sambuco nigrae-Robinetum Scepka 1982; Geo-Acerion platanoidis L. Ishbirdina et A. Ishbirdin. 1991: Geo-Aceretum platanoidis L. Ishbirdina et A. Ishbirdin 1991.*

За едафон-динамічними показниками ця група має досить широку амплітуду: ST (5,7-14,5), HD (10,4-12,6), SL (5,7-7,9). Отже ці екосистеми здатні перекривати зону клімаксічного оптимуму і зупиняти сукцесію на рівні 14-15 балів. Таким чином, вони утворюють зону катастрофічного

клімаксу, яка постійно розширюється за рахунок інвазій. Це становить пряму загрозу ландшафтному та біотичному різноманіттю та опосередковану інших характеристикам довкілля (мезоклімату, гідрологічному режиму, тощо).

Табл. 34. Фітоценотична таблиця автотрофного блоку лісів антропогенного походження

Проективний покрив трав'янистого ярусу %	60	50	50	50	30
Проективний покрив мохово- лишайникового ярусу %	1	1	0	0	0
Кількість видів	10	11	7	8	8
<i>Chelidonium majus</i> L,	5	5	5	5	5
<i>Robinia pseudoacacia</i> L,	5	5	5	5	5
<i>Robinia pseudoacacia</i> L,(II)	3	3	3	2	2
<i>Urtica dioica</i> L,	2	3	3	2	2
<i>Galium aparine</i> L,	1	1	1	1	1
<i>Rubus caesius</i> L,		1		1	2
<i>Quercus robur</i> L, (II)		2		1	1
<i>Pinus sylvestris</i> L,	1	1			
<i>Ranunculus acris</i> L,	1				1
<i>Salix caprea</i> L (II)	1	1			
<i>Taraxacum officinale</i> Webb, ex Wigg,		1	1		
<i>Acer pseudoplatanus</i> L,	1				
<i>Betula pendula</i> Roth,	1				
<i>Dryopteris filix-mas</i> (L.) Schott		1			
<i>Mycelis muralis</i> (L.) Dumort.			1		
<i>Veronica chamaedrys</i> L,				1	

### 8.7. Рудеральні екосистеми.

До рудеральних екосистем належить велика кількість груп із автотрофними блоками, що формуються в різних едафічних умовах під різними антропогенними впливами. Це можуть бути угруповання післяпосівних бур'янів, придорожні чи гіперсинатропізовані ділянки ґрунту в районі технотопів, нітрофіковані та синантропізовані узлісся і узбережжя. Розподіл цього домінацену на нижчі одиниці відбувається в залежності від типу людської діяльності та умов середовища (едафічних). Рудеральні екосистеми, зазвичай мають невисокі показники динаміки, та знаходяться на рівні від найнижчих морфоценів до V рівня (12 балів). Такі високі показники характерні лише для нітрофікованих узлісь. Основна маса рудеральних екосистем розташовані на рівні III морфоцену і є синантропізованим варіантом злаковників. Вони займають увесь спектр мезофітних і частково мезогігрофітних екосистем (HD 9,7-16,3). Однак, за показниками сольового режиму віддають перевагу більш багатим ґрунтам (6,2-9,4 бали). Саме це відрізнятиме поліські рудеральні полинники (фітоценоз класу *Artemisietea vulgaris*) від природних полинових степів.

Синтаксономічна схема цієї групи для Українського Полісся має такий вигляд:

**Artemisietea vulgaris Lohmeyer et al. ex von Rochow 1951:** *Agropyretalia intermedio-repentis* Th.Müll et Görs 1969: *Convolvulo-Agropyron repentis* Görs 1966: *Agropyretum repentis* Felföldy 1942, *Elytrigio repentis-Lycietum barbarum* Kostylev in Solomakha et al. 1992, *Poo compressae-Tussilaginetum farfarae* R. Tx. 1931; *Onopordetalia acanthii* Br.-Bl. et Tx. ex Klika et Hadač 1944: *Arction lappae* R.Tx 1937: *Arctietum lappae* Felföldy 1942, *Arctio-Artemisietum vulgaris* Oberd. Ex Seybold. et Th. Mull. 1972, *Balloto-Malvetum sylvestris* Gutte 1966, *Hyoscyamo nigri-Conietum*



maculati Slavnić 1951, Leonuro-Arctietum Felföldy 1942, Sambucetum ebuli Felföldy 1942, Echio-Verbascetum Sissingh 1950; Dauco-Melilotenion Görs ex Rostański et Gutte 1971: Berteroëtum incanae Sissingh et Tideman ex Sissingh 1950, Artemisio-Tanacetetum vulgare Br.-Bl 1931, Dauco-Picridetum hieracioidis Görs 1966, Pastinaco sativae-Daucetum carotae Kost. in V. Solomakha et al. 1992; Onopordion acanthii Br.-Bl et al. 1926: Artemisio vulgare-Echinopsetum sphaerocephali Eliáš. 1979, Balloto-Artemisietum absintii Schubert et Mahn 1959, Carduo acanthoidis-Onopordetum acanthii Soó ex Jarolímek et al. 1997, Onopordetum acanthii Br.-Bl 1926, Potentilo-Artemisietum absintii Faliński 1965, Tanaceto-Artemisietum vulgare Br.-Bl (1931) 1949, Beto trigynae-Urticetum dioicae Levon 1997.

**Polygono arenastri-Poëtea annuae Rivas-Martínez 1975:** Polygono arenastri-Poëtalía annuae Tx. in Géhu et al. 1972 corr. Rivas Martínez et al. 1991: Polygono-Coronopion Sissingh 1969: Polygonetum arenastri Gams 1927 corr. Láníková in Chytrý 2009, Eragrostio minoris-Polygonetum arenastri Oberdorfer 1954 corr. Mucina in Mucina et al. 1993, Poo annuae-Coronopodetum squamati Gutte 1966; Saginion procumbentis Tüxen et Ohba in Géhu et al. 1972: Herniarietum glabrae (Hohenester 1960) Hejný et Jehlík 1975, Poetum annuae Gams 1927, Veronico serpyllifoliae-Spergularietum rubrae Pass. ex Mucina 1993.

**Plantagenetea majoris Tx. et Preising ex von Rochow 1951:** Potentillo-Polygonetalia avicularis R. Tx. 1947: Plantagini-Prunellion Eliáš 1980: Agrostio tenuis-Poetum annuae Gutte et Hilbig 1975, Prunello-Plantaginetum Faliński 1963, Juncetum tenuis Schwick. 1944, Plantagini-Polygonetum avicularis Passarge 1964, Festuco pratensis-Plantaginetum Balserc et Pawlak 2000; Potentillion anserinae Tüxen 1947: Rumici crispae-Agrostietum stoloniferae Moor 1958, Potentilletum anserinae Rapaičs 1927, Potentilletum reptantis Eliáš 1974, Ranunculo-Alopecuretum geniculati R.Tx 1937, Blysmo-Juncetum compressi (Libb. 1930) R.Tx. 1950, Agrostio stoloniferae - Deschampsietum cespitosae Ujvárosi 1947.

**Galio-Urticetea Passarge et Kopecký 1969:** Convolvuletalia sepium Tx. ex Moor 1958: Senecionion fluviatilis Tüxen ex Moor 1958: Cuscuto europaeae-Calystegietum sepium Tx (1947)1950, Eupatorietum cannabini R. Tx. 1937, Calystegio-Angelicetum archangelicae Pass 1959, com Rubus caesius, com Stachys sylvatica, Rudbeckio laciniatae-Solidaginetum canadensis Tx. et. Raabe ex Fijalkowski 1978; Galio aparines-Alliarietalia petiolatae Oberdorfer ex Görs et. T. Müller 1969: Aegopodion podagrariae R.Tx 1967: Chaerophyletum bulbosi R.Tx 1937, Symphyto officinalis-Anthriscetum sylvestris Passarge 1975, Elytrigio repentis-Aegopodietum podagrariae Tüxen 1967, Polygonetum cuspidati Görs et Müll in Görs1975, Myosotido sparsiflorae-Alliari etum petiolatae Gutte 1973, Chaerophyletum aromatici Gutte 1963.

**Bidentetea tripartiti Tx. et al. ex von Rochow 1951:** Bidentetalia tripartiti Br.- Bl. et R. Tx. ex Klika et Hadač 1944: Bidention tripartiti Nordhagen ex Klika et Hadač 1944: Polygonetum hydropiperis Passarge 1965, Bidentetum cernuae Slavnić 1951, Leersio-Bidentetum (Koch 1926) Poli et Tx. 1960, Bidentetum tripartitae Miljan 1933, Myosoto-Bidentetum frondosae O. Bolòs, J. M. Montserrat et A. M. Romo 1988, Junco bufonii-Bidentetum connatae (Timmermann 1993) Passarge 1996, Rumici maritimi-Ranunculetum scelerati Oberdorfer 1957; Chenopodion rubri (Tüxen 1960) Hilbig et Jage 1972: Chenopodietum rubri Tímár 1950, Bidenti frondosae-Atriplicetum prostratae Poli et J. Tüxen 1960 corr. Gutermann et Mucina 1993, Xantiho riparii- Chenopodietum rubri Lohmeyer et Walther in Lohmeyer 1950.

Табл. 35. Фітоценотична таблиця автотрофного блоку рудеральних екосистем

номер опису	1	2	3	4	5	6	7
проективне покриття	60	80	50	60	60	40	50
Затіненість крон %	10	10	0	0	0	0	0
Зімкненість чагарникового ярусу %	0	0	0	0	0	0	0
Проективний покрив трав'янистого ярусу %	50	70	50	60	60	40	50
Проективний покрив мохово-лишайникового ярусу %	10	10	0	0	0	0	0
Кількість видів	21	16	5	6	8	6	5

Artemisia vulgaris L,	3	3	2	2	2	2	2
Arctium lappa L.			4	4	4	4	3
Achillea submillefolium Klok. et Krytzka	+	r	1	1	2	+	+
Myosotis stricta Roem. & Schult.			+		1	+	
Tanacetum vulgare L,				2	2		
Carex hirta L,	+						+
Centaurea cyanus L,			1			+	
Daucus carota L,				2	1		
Helichrysum arenarium (L.) Moench	+	2					
Jasione montana L,	3	+					
Oenothera biennis L.	3	3					
Pinus sylvestris (IV)	r	2					
Potentilla argentea L,	+	+					
Quercus robur (IV)	r	+					
Rumex acetosella L,	+	+					
Stenactis annua Nees	2	2					
Agrostis tenuis Sibth,						+	
Anthoxanthum odoratum L.		+					
Centaurea jacea L,	+						
Convolvulus arvensis L,					2		
Dianthus deltoides L,	+						
Echium vulgare L,				2			
Festuca polesica Zapal,	2						
Genista tinctoria L,	+						
Hieracium pilosella L,		4					
Hypericum maculatum Crantz	+						
Koeleria glauca (Spreng.)DC,		+					
Lotus arvensis Pers,		+					
Polytrichum commune Hedw	+						
Populus tremula L,	+						
Psammophiliella muralis (L.) Ikonn,	+						
Pyrus communis L.	1						
Rumex acetosa L,					1		
Trifolium arvense L,		2					
Trifolium pratense L,	2						
Viola canina L,		+					
Viola tricolor L,							+

### 8.8. Сегетальні екосистеми.

Сегетальні екосистеми це агроекосистеми із активним обробітком ґрунту (рільництво). Звичайно тут будуть максимальні показники родючості викликані оптимальною вологістю і і максимумом показників загального сольового режиму. Показники антропогенної трансформації найвищі для природних екосистем. Тоді, коли в рудеральних екосистемах вони коливаються від 7,8 до 11,2 балів при середньому значенні 9,6 балів за шкалою Дідуха-Хом'яка, в сегетальних 9,4-

11,2 та 10,6 балів відповідно. Синтаксономічна схема цієї групи для Українського Полісся має такий вигляд:

**Stellarietea mediae R.Tx., Lohmaer et Preisling 1950:** Aperetalia spicae-venti J. Tx. & Tx. in Malato-Beliz et al. 1960: Scleranthion annui (Kruseman et Vlieger 1939) Sissingh in Westhoff et al. 1946: Centaureo-Aperetum spicae-venti V.SI 1989, Viola arvensis-Centaureetum cyani Solomakha 1989, Aphano-Matricarietum R.Tx 1937; Galeopsis bifidae Abramova in Mirkin et al. 1985: Apero spicae-venti-Papateretum rhoeadis Solomakha 1987, Euphobio pepeli-Chenopodietum albi Solomakha 1988; Atriplici-Chenopodietalia albi (Tx. 1937). Nordhagen 1940: Panico-Setarion Sissingh in Westhoff et al. 1946: Echinochloo-Setarietum Felföldy corr. 1942 Mucina in Mucina et ai.1993; Eragrostietalia J. Tx. ex Poli 1966: Eragrostion cilianensi-minoris Tüxen ex Oberdorfer 1954: Cynodontetum dactyli Gams 1927, Digitario sanguinalis-Eragrostietum minoris Tüxen ex von Rochow 1951, Eragrostio-Amaranthenetum albi Morariu 1943, Portulacetum oleraceae Felföldy 1942, Salsolion ruthenicae Philippi ex Oberd. 1971: Plantagini indicae-Digitalietum sanguinalis Papucha 1991; Papaveretalia rhoeadis Hüppe et Hofmeister ex Theurillat et al. 1995: Veronico-Euphorbion Sissingh ex Passarge 1964: Veronicetum hederifoliotriphylli Slavnić 1951; Sisymbrietalia sophiae J.Tx. Gors 1966: Atriplicion Passarge 1978: Atriplicetum nitentis Slavnić 1951, Hordeion murini Br.-Bl. in Br.-Bl. et al. 1936: Brometum tectorum Bojko 1934, Hordeetum murini Libbert 1932; Malvion neglectae (Gutte 1972) Hejný 1978: Hyoscyamo nigri-Malvetum neglectae Aichinger 1933, Polygono arenastri-Chenopodietum muralis Mucina 1987; Sisymbriion officinalis Tüxen et al. ex von Rochow 1951: Artemisietum annuae Fijalkowski 1967, Chamaepletum officinalis Hadač 1978, Erigeronto canadensis-Lactucetum serriolae Lohmeyer ex Oberd. 1957, Ivaetum xanthiifoliae Fijalkowski 1967, Sisymbrietun loeselii Gutte1972, Sisymbrietun sophiae Kreh 1935, com. Amaranthus.

Табл. 36. Фітоценотична таблиця автотрофного блоку сегетальних екосистем (соція Centaureo-Aperetum spicae-venti)

номер опису	794	1911	795	796	797
<b>Проективне покриття</b>	<b>60</b>	<b>75</b>	<b>65</b>	<b>55</b>	<b>60</b>
<b>Кількість видів</b>	<b>13</b>	<b>5</b>	<b>7</b>	<b>8</b>	<b>8</b>
Apera spica-venti	3	4	3	3	3
Centaurea cyanus L,	4	2	4	4	4
Vicia tetrasperma (L.) Schreb,	+		1	1	1
Convolvulus arvensis L,	+			1	1
Elytrigia repens (L.)Nevski	+		1		1
Viola tricolor L,	+		1		1
Matricaria maritima L.	+			1	
Achillea submillefolium Klok. et Krytzka	+			1	
Crepis tectorum L,		+	r		
Equisetum arvense L,	+		1		
Matricaria perforata Merat	+				1
Taraxacum officinale Webb, ex Wigg,	+			1	
Anagallis arvensis L.		+			
Barbarea vulgaris R, Br,		+			
Cerastium arvense L,	+				
Cerastium glomeratum Thuill,				r	
Dactylis glomerata L,			r		

## 8.9. Екосистеми виходів скель.

Екосистеми скель є різновидом групи пов'язаної із виходами гірських порід. Варто зазначити, що темпи динаміки екосистем на кристалічних поверхнях різної експозиції\*, та в розщелинах між ними різнився. На вертикальних блоках із твердих гірських порід формуються автотрофні блоки із накипних або рідше листуватих лишайників. Це угруповання класів *Rhizocarpetea geographici*, *Verrucarietea nigrescentis* та *Ceratodonto purpurei-Polytrichetea piliferi*. На більш пологих та менш твердих породах з часом формувалися угруповання із домінуванням мохів або куцистих лишайників. В розщелинах між кам'яними блоками або й на скелях із рихлих гірських порід часто формуються специфічні угруповання злаковників (див пункт 8.3.2) або папоротеподібних (із автотрофним блоком у вигляді класу *Asplenietea trichomanis*). Синтаксономічна схема цієї групи для Українського Полісся має такий вигляд:

**Asplenietea trichomanis (Br.-Bl. in Meier et Br.-Bl. 1934) Oberd. 1977:** Asplenietalia septentrionalis-cuneifoliae Mucina et Theurillat 2015: Asplenion septentrionalis Gams ex Oberdorfer 1938: Asplenio-Cystopteridetum fragilis Oberdorfer (1936) 1949, Asplenio trichomonas-Poetum nemoralis Soo ex Gergely et al. 1966, Asplenietum septentrionalis Schwickerath 1944, Arabidopsio thalianae-Polypodietum Didukh et Kontar 1998, com. Gymnocarpium dryopteris-Phegopteris connectilis; Hypno-Polypodium vulgare Jurko et Peciar 1963: Hypno-Polypodietum Jurko et Peciar 1963.

**Funarietea hygrometricae von Hübschmann 1957:** Funarietalia hygrometricae von Hübschmann 1957: Funarion hygrometricae Engel 1949.

**Psoretea decipiens Mattick ex Follmann 1974:** Barbuletalia unguiculatae von Hübschmann 1960: Grimaldion fragrantis Šmarda et Hadač in Hadač et Šmarda 1944.

**Ceratodonto purpurei-Polytrichetea piliferi Mohan 1978:** Polytrichetalia piliferi von Hübschmann 1975: Polytrichion piliferi Šmarda 1947.

**Hylocomietea splendidis Gillet ex Marstaller 1992:** Hylocomietalia splendidis Gillet ex Vadam 1990: Pleurozion schreberi von Krusenstjerna 1945, Fissidention taxifoliae Marstaller 2006.

**Platyhypnidio-Fontinalietea antipyreticae Philippi 1956:** Leptodictyetalia riparii Philippi 1956: Fontinalion antipyreticae W. Koch 1936: Fontinalietum antipyreticae Kaiser 1926.

**Racomitrietea heterostichi Neumayr 1971:** Grimmietalia commutatae Šmarda et Vaněk in Šmarda 1947: Grimmion commutatae von Krusenstjerna 1945.

**Schistidietea apocarpi Ježek et Vondráček 1962:** Schistidietalia apocarpi Ježek et Vondráček 1962: Grimmion tergestinae Šmarda 1947.

**Cladonio digitatae-Lepidozietea reptantis Ježek et Vondráček 1962:** Diplophylletalia albicantis Philippi 1963: Dicranellion heteromallae Philippi 1963.

**Rhizocarpetea geographici Wirth 1972:** Rhizocarpetalia Klement 1949: Aspicilio cinerei-Candellarietto vitellinae-Ramalinio polinariae Kapets, Khomyak nov. ass.; Parmelion conspersae Hadac in Klika & Hadac 1944: Aspicilietum cinereaе Frey 1922, Parmelietum conspersae Hilitzer 1925, Parmelietum somloensis Wirth 1995;

**Verrucarietea nigrescentis Wirth 1980:** Verrucarietalia nigrescentis Klement 1950: Aspicilion calcareae Albertson ex Roux 1978: Aspicilietum contortae Kaiser ex Klement 1955.

**Ceratodonto purpurei-Polytrichetea piliferi Mohan 1978:** Peltigeretalia Klement 1949: Cladonion arbusculae Klement 1949: Cladonietum mitis Krieger 1937.

Табл. 37. Фітоценотична таблиця автотрофного блоку наскельних екосистем

номер опису	1	2	3	4	5	6	7	8	9
<b>Проективне покриття</b>	<b>85</b>		<b>80</b>	<b>50</b>	<b>75</b>	<b>60</b>	<b>50</b>	<b>60</b>	<b>50</b>
<b>Кількість видів</b>	<b>3</b>	<b>6</b>	<b>5</b>	<b>4</b>	<b>5</b>	<b>4</b>	<b>5</b>	<b>5</b>	<b>4</b>
<i>Polypodium vulgare</i> L,	5	3	5	5	5	5	4	4	4
<i>Carpinus betulus</i> L,	1		1	r		1	2	2	1
<i>Convallaria majalis</i> L,				1	1		1		r
<i>Populus tremula</i> L,				1	2	1		1	

Majanthemum bifolium (L.)F,W,Schmidt	1				1		1		
Pulmonaria officinalis L,					1	1			r
Polygonatum odoratum (Mill,)Druce			1					1	
Polytrichum commune Hedw		2	1						
Stellaria holostea L,							1	1	
Cystopteris fragilis (L.) Bernh,		2							
Betula pendula (IV)		+							
Dicranum scoparium		4							
Dryopteris filix-mas (L.) Schott		+							

## 9. Охорона та експлуатація екосистем.

Антропогенний вплив на екосистеми відбуваються за тими ж законами і закономірностями, що і звичайні природні впливи. Його можна, з позиції екосозології\*, розглядати як діяльність направлену на експлуатацію та охорону екосистем. Незалежно від типу цієї діяльності вони мають специфічний вплив на динаміку екосистем. Це може буде зміна вектора динаміки, її прискорення чи сповільнення, зміщення балансу між автогенними та алогенними процесами. Наслідки такої діяльності можуть мати позитивний або негативний вплив на стан довкілля. Інколи, експлуатація екосистем може мати позитивний вплив, а заходи із охорони – негативний. З цієї причини, усякий тип діяльності, незалежно від декларованих намірів, має бути проаналізований із позиції екосистемології. На основі цього аналізу, складається прогноз, який є основою таких документів, як ОВД\* або наукове обґрунтування об'єкту ПЗФ\*.

Людська діяльність, яка є аналогом природним процесам (забруднення органічними та мінеральними речовинами, евтрофікація, рекреаційний тиск, культивування живих організмів, механічна обробка ґрунту) відрізняється від них масштабами, інтенсивністю і сконцентрованістю впливу. Це нагадує такі геологічні процеси: водяна ерозія, зсуви, рухи геологічних блоків що спричиняють виходи гірських порід на денну поверхню ґрунту. Найсильніше відрізняються впливи на рівні викидів хімічних речовин. Синтез нових речовин людиною відбувається так швидко і в таких кількостях, що біосфера не здатна до них адаптуватися. У біосфері такі процеси теж присутні, однак кількісний і якісний склад нових речовин на багато порядків нижчий за те, що виробляє людська промисловість (Бурлака та ін., 2007).

У окремих випадках рівень антропогенного впливу настільки високий, що формуються синантропні блоки едафо-динамічної моделі. В окремих випадках важко відокремити екосистеми, які належать до синантропного блоків, а які до природних. Наприклад група нітрофільних екосистем. Надпорогові нагромадження сполук доступного для рослин нітрогену може відбуватися як під прямим або опосередкованим впливом людської діяльності, так і за допомогою природних процесів або їхньої спільної дії.

Людська діяльність переважно зміщує баланс динаміки екосистем в бік домінування алогенних процесів. Часто це призводить до зниження енергозапасів екосистем або термінів його накопичення. З цієї причини автотрофні блоки екосистем трапляються переважно в межах морфоценів нижніх рівнів. На суходолі це переважна більшість території поза межами пустель та гірських країн. Їх можна розділити на дві групи, про які писав у своїй класифікації Ю.Одум: природні із антропогенною субсидією та штучні (індустріальні чи технотопи) (Хом'як, Шишкін, 2008). Перший енергетичний рівень займають, насамперед, представники останньої групи. Вони відрізняються від природних аналогів терміном свого існування та активною діяльністю людини, що не дозволяє формуватися великим площам лишайникових та водоростевих угруповань (Karets et all. 2018; Капець Хом'як Капець, Хом'як, 2013; Капец, Хом'як, 2017).

На другому енергетичному рівні розташовані сегетальні екосистеми та ті, що порушені активною рекреаційною діяльністю. Вони мають розріджений рослинний покрив на ранніх стадіях

формування системних міжвидових зв'язків та складних упаковок еконіш. Саме на цьому рівні знаходиться 80% ординаційної хмари соції *Centaureo-Aperetum spicae-venti* та більше 50% соції *Arphano-Matricarietum*. Амплітуда показників динаміки цього блоку в межах 2,12-2,98 бали, а показника антропогенного фактора 10,41-12,04 бали. У рудерального блоку вони відповідно дорівнюють 2,04-2,93 бали та 8,98-10,47 бали. Решта груп цього морфоцену мають занадто пригнічену чи майже повністю знищену синантропну рослинність.

Більшість антропогенних екосистем знаходяться на третьому енергетичному рівні (морфоцен III). Тут зустрічаються усі три типи синантропних екосистем із рослинним автотрофним блоком: сегетальні, рудеральні та рекреаційні. Решта екосистем цього рівня не піддаються антропогенному тиску порогового рівня. З цієї причини вони знаходяться в межах основної моделі.

Антропогенна модель зустрічається не вище морфоцену четвертого рівня. На цьому енергетичному рівні є екотоні антропогенні екосистеми із автотрофними блоками, що містять значну частку рудеральної флори. Це екотон між основною та синантропною моделлю. В окремих випадках через цю зону проходять вектори автогенної сукцесії в бік вершини антропофільної моделі. Показники природної динаміки для цього екотону знаходяться в межах 6,03-7,92 балів, а величина антропогенної трансформації в межах 7,91-9,62 бали (мезогемеробія).

## ПИТАННЯ, ТЕСТИ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЮ

### Теоретичні запитання для модульного контролю:

#### Модуль 1.

Вертикальна структура екосистеми.  
Виникнення й розвиток поняття екосистема.  
Екосистема, як термодинамічна система.  
Закон Ліндемана.  
Класичний розподіл складників екосистем.  
Піраміда біомаси.  
Піраміда енергії.  
Поняття трофічні мережі.  
Розподіл складників за особливостями перетворення енергії.  
Співвідношення понять екосистема й геобіоценоз.  
Сучасні уявлення екосистема.

#### Модуль 2.

Основні види динаміки екосистем.  
Циклічні й поступові зміни екосистем.  
Біоритми екосистеми.  
Еволюція екосистеми.  
Флуктуації екосистеми.  
Сукцесії екосистеми.  
Ендоекогенез і сингенез.  
Типи сукцесій в екосистемах.  
Природна і антропогенна динаміка.  
Типи клімаксу.  
Термодинамічна теорія динаміки екосистем, клімакс.  
Експедиційні методи дослідження динаміки екосистем.  
Стаціонарні і напівстаціонарні методи дослідження динаміки екосистем.  
Методи закладання еколого-ценотичних профілів.  
Камеральні методи дослідження динаміки екосистем.  
Моделювання процесу динаміки екосистем.  
Прогнозування наслідків динаміки екосистем.

#### Модуль 3.

Болотні екосистеми  
Бореальні ліси  
Водні екосистеми  
Евтрофні болота  
Евтрофні водойми  
Едафо-динамічна класифікація екосистем.  
Екосистеми виходів скель.  
Екосистеми злаковників  
Екосистеми пустищ  
Екосистеми чагарників і похідних лісів  
Екотон. Типи екотонів.  
Історія спроб класифікації екосистем.  
Класифікація екосистем.

Континуум в біосфері  
Ліси антропогенного походження  
Лісові екосистеми  
Лучні екосистеми  
Мезотрофні болота  
Мезотрофні водойми  
Моноцентрична модель класифікації екосистем  
Неморальні ліси  
Оліготрофні болота  
Оліготрофні і дистрофні водойми.  
Охорона і експлуатація екосистем.  
Праліси  
Прирусові ліси  
Різноманітність природних екосистем Українського Полісся.  
Рудеральні екосистеми.  
Сегетальні екосистеми.  
Сучасні європейські класифікації екосистем (оселищ).  
Чагарничкові екосистеми

## Тестові завдання

### Тест 1.1

#### 1 варіант

1. Матеріальне середовище, яке складається з природних, антропоприродних об'єктів і в якому існує людське суспільство:
  - а) географічне середовище; б) техногенне середовище;
  - в) природне середовище; г) соціокультурне середовище.
2. Розділ екології, який досліджує екологічні особливості популяцій:
  - а) аутекологія; б) синекологія; в) демекологія.
3. Найвищим рівнем організації живої матерії, який досліджує екологія, є:
  - а) популяція; б) екосистема; в) біосфера.
4. Комплексна система спостережень, оцінювання і прогнозу змін навколишнього середовища:
  - а) прогнозування; б) спостереження; в) моніторинг; г) моделювання.
5. Конкурентоспроможність — це:
  - а) нормальне існування і розвиток організму в характерному для нього середовищі; б) здатність організмів витримувати боротьбу за різні умови життя; в) здатність особин до нормального розмноження.
6. Деякі ссавці за несприятливих умов навколишнього середовища впадають у сплячку. Це:
  - а) активний шлях пристосувань; б) пасивний шлях пристосувань;
  - в) уникнення несприятливих умов існування.
7. Квітка конюшини побудована таким чином, що її можуть запилювати лише джмелі. Це приклад адаптації:
  - а) морфологічної; б) фізіологічної; в) отологічної.
8. Сукупність популяцій різних видів, які заселяють певну однорідну ділянку земної поверхні:
  - а) біоценоз; б) біогеоценоз; в) екосистема; г) біосфера.

#### 2 варіант

1. Розділ екології, який вивчає фактори неживої природи та їх вплив на окремі організми:
  - а) аутекологія; б) синекологія; в) демекологія; г) геоекологія.
2. Різниця в будові й функціях між особинами одного виду:



- а) мімікрія; б) конгруенція; в) внутрішньовидовий поліморфізм.
3. Метод пізнання, який передбачає вивчення не самого об'єкта, а його моделі:  
а) прогнозування; б) спостереження; в) моніторинг; г) моделювання.
4. Найнижчим рівнем живої матерії, який досліджує екологія, є:  
а) популяція; б) екосистема; в) біосфера; г) вид.
5. Життєздатність — це:  
а) нормальне існування і розвиток організму в характерному для нього середовищі; б) здатність організмів витримувати боротьбу за різні умови життя в) здатність особин до нормального розмноження.
6. Створений людством духовний світ, який впливає на людей, формує їхній світогляд і зумовлює поведінку:  
а) географічне середовище; б) техногенне середовище;  
в) природне середовище; г) соціокультурне середовище.
7. Екологічний фактор — це:  
а) усі умови живої і неживої природи, у яких існують організми; б) окремі властивості або елементи природного середовища, які впливають на стан і властивості організму; в) пристосування організмів до навколишнього середовища; г) фактор, який безпосередньо впливає на живий організм.
8. Насіння пустельних рослин витримує довготривалу високу температуру. Це:  
а) активний шлях пристосувань; б) пасивний шлях пристосувань;  
в) уникнення несприятливих умов існування.

## Тест 2.1

### 1 варіант

1. Екологія — це наука, що вивчає:  
а) поширення організмів на Землі та історичні закономірності формування флори і фауни;  
б) загальнобіологічні закономірності функціонування природних угруповань; в) закономірності взаємовідносин між організмами і середовищем існування; г) життя організмів у природі.
2. Впливи, які справляють один на одного живі організми, це:  
а) абіотичні фактори середовища; б) біотичні фактори середовища;  
в) антропічний фактор.
3. Оптимальну інтенсивність екологічного фактора визначають як:  
а) межі витривалості організму; б) позитивну дію фактора на організм;  
в) інтенсивність фактора, яка є найбільш сприятливою для життєдіяльності організмів.
4. Взаємозумовлений комплекс живих і неживих компонентів однорідної ділянки земної поверхні, що пов'язані між собою обміном речовин та енергії:  
а) біоценоз; б) біогеоценоз; в) біосфера.
5. Наука, що вивчає екологію природних систем:  
а) аутокологія; б) синекологія; в) демекологія; г) геоекологія.
6. Світло належить до групи факторів:  
а) кліматичних; б) орографічних; в) едафічних; г) хімічних.
7. Закон взаємодії факторів формулюється так:  
а) найбільш сприятливий вплив фактора на організм характеризується як оптимум; б) якщо значення хоча б одного з факторів вийде за межі витривалості, то існування організму стає неможливим; в) оптимум і межі витривалості організмів стосовно будь-якого фактора можуть зміщуватися залежно від того, з якою силою і в якому напрямку діють одночасно інші фактори.
8. Один з видів дафній може існувати лише за температури від +26 °С до +28 °С. Він належить до групи:  
а) евритермних організмів; б) стенотермних організмів.

## 2 варіант

1. Закон обмежуючого фактора формулюється так:
  - а) найбільш сприятливий вплив фактора на організм характеризується як оптимум; б) якщо значення хоча б одного з факторів вийде за межі витривалості, то існування організму стає неможливим; в) оптимум і межі витривалості організмів по відношенню до якого-небудь фактора можуть зміщуватися залежно від того, з якою силою і в якому напрямку діють одночасно інші фактори.
2. Екологічний фактор — це:
  - а) усі умови живої і неживої природи, в яких існують організми; б) окремі властивості або елементи природного середовища, які впливають на стан і властивості організму; в) пристосування організмів до навколишнього середовища; г) фактор, який безпосередньо впливає на живий організм.
3. Наука, що вивчає екологію виду:
  - а) аутокологія; б) синекологія; в) демекологія; г) геоекологія.
4. Усі компоненти живої природи — це:
  - а) абіотичні фактори середовища; б) біотичні фактори середовища; в) антропічний фактор.
5. Рослини належать до групи факторів:
  - а) фітогенних; б) зоогенних; в) мікрогенних.
6. Камчатський краб легко витримує коливання температури від  $-2\text{ }^{\circ}\text{C}$  до  $+18\text{ }^{\circ}\text{C}$ . Він є організмом:
  - а) евритермним; б) стенотермним.
7. Значення фактора, під дією якого відбувається пригнічення функцій організму, визначає:
  - а) зону оптимуму; б) зону песимуму; в) зону смерті.
8. Вибрати групу факторів за часом:
  - а) атмосферні, гідросферні, літосферні; б) фізичні, хімічні, інформаційні; в) летальні, екстремальні, мутагенні; г) первинні, вторинні, третинні; г) еволюційні, історичні, діючі.

## Тест 2.2

### 1 варіант

1. Межі витривалості організму:
  - а) закон оптимуму; б) вибіркова дія фактора; в) зона елімінації (смерті); г) екологічна валентність.
2. Недостатня кількість одного фактора може бути замінена дією іншого фактора — це закон:
  - а) оптимуму; б) неоднозначної дії фактора; в) обмежуючого фактора; г) взаємодії факторів; д) компенсації факторів.
3. Інфрачервоні промені забезпечують:
  - а) утворення пігменту меланіну в шкірі людини; б) фотосинтез у рослин; в) температурний режим на Землі.
4. Бук лісовий належить до рослин:
  - а) геліофітів; б) сциофітів; в) факультативних геліофітів.
5. Анізофілія — це:
  - а) рух листової пластинки до Сонця; б) різнолистість; в) тип розміщення листків на стеблі.
6. У світлолюбних рослин більше в хлоропластах:
  - а) хлорофілу «а»; б) хлорофілу «в».
7. Чи багато продохів у сциофітів?
  - а) так; б) ні.
8. Монокулярний зір характерний для:
  - а) павука хрестовика; б) людини; в) метеликів; г) слонів.

## 2 варіант

1. Види, які мають широку екологічну валентність, називаються:  
а) еврибіонтами; б) стенобіонтами.
2. Бінокулярний зір характеризується тим, що:  
а) очі розташовані з боків черепа;  
б) очі розташовані спереду, на одній лінії.
3. Довгі міжвузля характерні для:  
а) геліофітів; б) сциофітів; в) факультативних геліофітів.
4. Видиме світло забезпечує:  
а) утворення озонового шару; б) проходження фотосинтезу в рослин;  
в) температуру на Землі; г) орієнтацію тварин у просторі.
5. Фототаксис — це:  
а) рух одноклітинних організмів до світла; б) рух листкових пластинок до світла; в) рухова реакція тварин на світло.
6. Ялина належить до групи рослин:  
а) геліофітів; б) сциофітів; в) факультативних геліофітів.
7. Утворенню пігменту меланіну сприяють:  
а) інфрачервоні промені; б) видиме світло; в) ультрафіолетові промені.
8. Мозаїчний зір характерний для:  
а) павука хрестовика; б) людини; в) метеликів; г) слонів.

## Тест 3.1

### 1 варіант

1. Організми, які використовують енергію Сонця для синтезу органічних речовин:  
а) автотрофи; б) гетеротрофи; в) фототрофи; г) хемотрофи.
2. Що означає слово «фагос»?  
а) поглинач; б) гнилий; в) рослина; г) тварина.
3. До якої групи організмів належать гієни?  
а) сапрофагів; б) зоофагів; в) некрофагів; г) копрофагів.
4. Суть закону Гаузе полягає в тому, що:  
а) два види, які мають близькі або однакові вимоги до екологічних факторів, не можуть тривалий час займати одну й ту саму екологічну нішу; б) два види, які живляться однотипною їжею, прагнуть використати одні й ті самі ресурси; в) між двома видами, яким потрібні однакові умови життя, існує постійна конкуренція.
5. Імаго (доросла особина) жужелиці красотила живиться лялечками непарного шовкопряда, а личинка — його гусінню. Вони займають:  
а) одну екологічну нішу; б) різні екологічні ніші.
6. Кишкова паличка належить до групи:  
а) сапротрофів-симбіонтів; б) сапрофагів-симбіонтів;  
в) сапротрофів-паразитів; г) сапрофагів-паразитів.
7. Знайдіть правильну відповідь у використанні травостою тваринами степу:  
а) кінь — ховрах — байбак; б) байбак — ховрах — кінь; в) ховрах — байбак — кінь; г) ховрах — кінь — байбак; д) кінь — байбак — ховрах.
8. У якому випадку конкурентні взаємовідносини за їжу будуть мати більш гострий характер?  
а) коли особини популяції одного виду живляться однотипною їжею;  
б) коли особини популяції одного виду живляться різнотипною їжею;  
в) коли особини популяцій різних видів живляться однотипною їжею;  
г) коли особини популяцій різних видів живляться різнотипною їжею.

### 2 варіант

1. Організми, які використовують готові органічні речовини:  
а) автотрофи; б) гетеротрофи; в) фототрофи; г) хемотрофи.

2. Що означає слово «копрос»?
  - а) поглинач; б) гнилий; в) фекалії; г) ґрунт.
3. Паразити — це організми, які використовують:
  - а) органічні речовини відмерлих організмів; б) органічні речовини живих організмів; в) неорганічні речовини ґрунту.
4. Екологічна ніша — це:
  - а) місце існування того чи іншого виду; б) взаємовідносини організмів між собою; в) ставлення організмів до різних умов середовища; г) місце виду в живому оточенні, його ставлення до різних факторів навколишнього середовища.
5. Бджоли і джмелі є запилювачами рослин. Вони займають:
  - а) одну екологічну нішу; б) різні екологічні ніші.
6. Між тигром і риссю існує:
  - а) диференціація в часі; б) диференціація в просторі; в) диференціація в розмірах.
7. У якому випадку конкурентні взаємовідносини за їжу будуть мати найменш гострий характер?
  - а) коли особини популяції одного виду живляться однотипною їжею;
  - б) коли особини популяції одного виду живляться різнотипною їжею;
  - в) коли особини популяцій різних видів живляться однотипною їжею;
  - г) коли особини популяцій різних видів живляться різнотипною їжею.
8. Для людини характерний великий перелік організмів, які паразитують на ній. Це приклад:
  - а) трофічної ніші; б) просторової ніші.

### Тест 3.2

#### 1 варіант

1. Сезонний ритм — це:
  - а) періодичність явищ у живій природі, що виявляється в помірних і північних широтах; б) зміни пір року; в) регульована фотоперіодом реакція організмів на зміну пір року; г) належить до загальних явищ у живій природі й особливо виявляється в помірних та північних широтах.
2. Рослини довгого дня:
  - а) рослини помірних, приполярних широт; б) для цвітіння потребують 12—16-годинного світлового дня; в) ранньовесняні квіти; г) хлібні злаки, молодило, льон.
3. Як керують сезонним розвитком рослин у теплицях?
  - а) використовують штучне освітлення; б) застосовують підживлення;
  - в) проводять передпосівну обробку насіння; г) регулюють температуру і тривалість дня.
4. Чим зумовлені перельоти птахів?
  - а) зменшенням тривалості дня; б) нестачею їжі;
  - в) зниженням температури повітря; г) «біологічним годинником».
5. «Біологічний годинник» — це :
  - а) здатність організмів відчувати час; б) здатність організмів реагувати на чергування протягом доби періоду світла і темноти певної тривалості; в) здатність організмів реагувати на сонячну активність; г) властивість, що визначає ритм клітинних поділів, рух цитоплазми, живлення організмів.
6. Добовий ритм є відносним пристосуванням:
  - а) так; б) ні.
7. У яку фазу Місяця можлива агресивна поведінка в людини?
  - а) новий Місяць; б) перша чверть; в) повний Місяць; г) третя чверть.
8. Фотосинтез у рослин можливий лише:
  - а) удень; б) уночі.

## 2 варіант

1. Фотоперіодизм — це:
  - а) спадково закріплена, генетично зумовлена властивість живих організмів реагувати на положення Сонця;
  - б) реакція організму на співвідношення тривалості дня і ночі;
  - в) загальне пристосування, яке регулює сезонні явища в різних організмів;
  - г) певний період сонячної активності.
2. Сіянци берези в оранжереї ростуть безперервно, не скидаючи листків, якщо наявні:
  - а) тривалість дня понад 15 годин;
  - б) постійна температура і освітлення;
  - в) цілодобове освітлення;
  - г) відповідні температура і освітлення.
3. Яке значення в житті організмів має здатність вимірювати час?
  - а) керує біологічними явищами, природа яких у багатьох аспектах залишається загадкою;
  - б) визначає правильний добовий ритм процесів, що відбуваються нарівні клітини, зокрема клітинного поділу;
  - в) визначає правильний добовий ритм активності організмів;
  - г) дає змогу узгоджувати фізіологічні ритми з ритмами навколишнього середовища.
4. Біоритм — це:
  - а) вироблені в кожного виду в процесі еволюції характерні річні ритми;
  - б) чергування станів активності і спокою;
  - в) властивість живої природи, яка полягає в рівномірному чергуванні в часі будь-яких станів організму, що є пристосуванням до циклічних змін умов існування;
  - г) пристосування, пов'язані з обертанням Землі навколо Сонця.
5. Добовий ритм — це:
  - а) пристосування до денного і нічного способів життя;
  - б) циклічні зміни в біоценозах, зумовлені зміною дня і ночі;
  - в) зміни дії абіотичних факторів з добовою ритмічністю, що регулярно відбуваються в біогеоценозах і відповідно до цього відбуваються циклічні зміни життєдіяльності організмів;
  - г) ритми в життєдіяльності організмів: поділ клітин, фотосинтез тощо.
6. Сезонний ритм є абсолютним пристосуванням організмів:
  - а) так;
  - б) ні.
7. Інтенсивне дихання в рослин відбувається:
  - а) удень;
  - б) уночі.
8. Ризик інфаркту міокарда скоріше можливий у таку фазу Місяця:
  - а) новий Місяць;
  - б) перша чверть;
  - в) повний Місяць;
  - г) третя чверть.

## Тест 4.1

### 1 варіант

1. Популяцією в екології називають:
  - а) групу особин одного виду, що взаємодіють між собою і разом населяють спільну територію;
  - б) групу вільнохрещуваних особин одного виду, яка тривалий час існує на певній частині ареалу.
2. Простір або об'єм, який займає популяція одного виду:
  - а) розсічений ареал;
  - б) єдиний ареал;
  - в) територіальний ареал;
  - г) популяційний ареал.
3. Середній приріст популяції за одиницю часу — це:
  - а) народжуваність;
  - б) смертність;
  - в) приріст популяції;
  - г) темп росту.
4. Якщо смертність перевищує народжуваність — це:
  - а) позитивна кореляція;
  - б) негативна кореляція.
6. За статеву структуру кукурудза належить до популяцій:
  - а) двостатевих;
  - б) роздільностатевих однодомних;
  - в) роздільностатевих дводомних.

7. Лелека білий належить до тварин:
  - а) моногамних;                      б) полігамних.
8. Бичачий ціп'як належить до тварин:
  - а) роздільностатевих;    б) гермафродитів.
9. Радіус індивідуальної активності — це:
  - а) ступінь рухливості особин; б) радіус ареалу популяції; в) розміри ареалу популяції.
10. При генетичному механізмі визначення статі майбутню стать визначають:
  - а) до запліднення; б) у момент запліднення; в) після народження.

## 2 варіант

1. Загальна кількість особин популяції на певній території характеризується як:
  - а) чисельність популяції;
  - б) густина популяції;
  - в) радіус індивідуальної активності.
2. Якщо народжуваність перевищує смертність — це:
  - а) позитивна кореляція;    б) негативна кореляція.
3. Яка формула відповідає індексу народжуваності особин у популяції?
4. Для виноградного слимака радіус індивідуальної активності становить:
  - а) кілька десятків метрів; б) кілька сот метрів; в) кілька десятків кілометрів; г) кілька сот кілометрів.
5. Якщо особини популяції розмножуються тільки вегетативним шляхом, то вони належать до типу популяцій:
  - а) панміктичної;    б) клональної;    в) клонально-панміктичної.
6. Тополя біла належить до популяцій:
  - а) двостатевих; б) роздільностатевих однодомних;
  - в) роздільностатевих дводомних.
7. Аскарида людська належить до:
  - а) роздільностатевих тварин;                      б) гермафродитів.
8. Статевий індекс розраховується по відношенню до:
  - а) жіночої статі;    б) чоловічої статі;    в) обох статей.
9. В екології популяція рослин називається:
  - а) географічною популяцією;    б) локальною популяцією; в) мікропопуляцією;                      г) ценопопуляцією.
10. На появу покоління обох статей у попелиць впливає збільшення густоти населення. Це:
  - а) біологічний фактор співвідношення статей у популяції;
  - б) екологічний фактор співвідношення статей у популяції;
  - в) поведінковий фактор співвідношення статей у популяції.

## Тест 4.2

### 1 варіант

1. Однорічні рослини, які відцвіли й дали насіння, переходять у фазу розвитку:
  - а) ювенільну; б) іматурну; в) генеративну; г) сенильну; д) субсенильну.
2. Що таке приріст популяції?
  - а) різниця між народжуваністю і смертністю за одиницю часу;
  - б) різниця між смертністю і народжуваністю за одиницю часу.
3. До якого типу, просторової структури належить популяція лемінгів?
  - а) дифузного;    б) мозаїчного;    в) пульсуючого;    г) циклічного.
4. До якої вікової структури популяцій можна віднести популяцію травневого хруща?

а) розмножуються один раз у житті й живуть довго; б) розмножуються один раз у житті й живуть недовго; в) розмножуються багато раз у житті й живуть довго; г) розмножуються багато раз у житті й живуть недовго.

5. Територіальна поведінка тварин спрямована:

а) на забезпечення оптимальних умов особистого існування; б) на закріплення особистих територій; в) на встановлення відносин із сусідами.

6. Чи можуть осілі тварини перейти до кочового способу життя?

а) так; б) ні; в) скоріше, так; г) скоріше, ні.

7. Вкажіть критерії рангу особини в стаді:

а) вік; б) стать; в) фізична сила; г) досвід полювання; д) досвід догляду за потомством.

8. Чим представлена молода популяція в рослин?

а) тільки іматурними і віргільними рослинами; б) повним віковим спектром; в) тільки генеративними рослинами; г) сенильними і субсенильними рослинами.

9. Статева структура популяції вовків характеризується тим, що в ній:

а) переважають особини чоловічої статі; б) переважають особини жіночої статі; в) однакова кількість особин чоловічої і жіночої статі.

10. Вкажіть недоліки кочового способу життя:

а) тварини погано орієнтуються на місцевості; б) тварини добре орієнтуються на місцевості; в) тварини мало часу витрачають на пошук їжі; г) тварини багато часу витрачають на пошук їжі; д) швидко виснажуються ресурси існування.

## 2 варіант

1. Невеликі за розмірами популяції рослин, які характеризуються великою щільністю особин, називаються:

а) мікроценопопуляції; б) субпопуляції; в) ценопопуляційні локуси.

2. Вкажіть переваги осілого способу життя:

а) тварини погано орієнтуються на місцевості; б) тварини добре орієнтуються на місцевості; в) тварини мало часу витрачають на пошук їжі; г) тварини багато часу витрачають на пошук їжі; д) швидко виснажуються ресурси існування.

3. Для великої піщанки характерний тип просторової структури популяції:

а) дифузний; б) мозаїчний; в) пульсуючий; г) циклічний.

4. Особливості поведінки тварин вивчає наука:

а) екологія; б) ентомологія; в) етологія; г) іхтіологія.

5. Розподіл особин за віковим станом називають:

а) віковою структурою виду; б) віковою структурою популяції; в) віковим спектром.

6. Чим представлена регресивна популяція в рослин?

а) тільки іматурними і віргільними рослинами;

б) повним віковим спектром;

в) тільки генеративними рослинами;

г) сенильними і субсенильними рослинами.

7. Популяція берегової ластівки характеризується отологічною структурою:

а) стадною; б) зграйною; в) сімейною; г) колоніальною.

8. До якої вікової структури популяції можна віднести популяцію синього кита?

а) розмножуються один раз у житті й живуть довго;

б) розмножуються один раз у житті й живуть недовго;

в) розмножуються багато раз у житті й живуть довго;

г) розмножуються багато раз у житті й живуть недовго.

9. Рівномірне розміщення особин тварин у межах ареалу утворює:

а) дифузний тип розміщення; б) мозаїчний тип;

в) пульсуючий тип; г) циклічний тип.

10. Для вовків характерна така територіальна поведінка:  
а) втирають краплі сечі у підшви лап; б) труться шиєю об дерева та кущі; в) прискають сечею на дерева і кущі.

### Тест 5.1

#### 1 варіант

1. Частину абіотичного середовища, яку займає угруповання, називають:  
а) навколишнім середовищем; б) біоценозом; в) біотопом.
2. У коров'ячих кізяках живуть личинки мух. Це тип відносин:  
а) трофічний; б) топічний; в) форичний; г) фабричний.
3. Фізіологічний оптимум відповідає закону нормального розподілу:  
а) так; б) ні.
4. Показник, що відображає відношення кількості особин одного виду до загальної кількості всіх особин:  
а) багатство виду; б) частота зустрічності виду;  
в) ступінь домінування; г) індекс різноманітності.
5. Види, які збільшують різноманітність біотичних зв'язків в біоценозі: а) домінантні; б) едифікатори; в) асектатори.
6. Чи можна в тропічному лісі виділити види-едифікатори?  
а) так; б) ні.
7. Де буде вище розташовуватися ярус ялинового лісу?  
а) з південного боку схилу; б) з північного боку схилу.
8. Групи видів різних порядків, які об'єднані біля виду-детермінанта:  
а) консорти; б) центри; в) консорції.

#### 2 варіант

1. Біоценоз — це:  
а) сукупність фіто-, зоо- і мікроценозу; б) сукупність популяцій організмів, які живуть разом і зв'язані між собою обміном речовин та енергії; в) пристосованість організмів різних видів до спільного життя на певній території.
2. Де краще буде розвиватися рослинність у тундрі?  
а) на горизонтальній площині; б) на площині з північною експозицією; в) на площині з південною експозицією.
3. Синекологічний і фізіологічний оптимуми завжди збігаються:  
а) так; б) ні.
4. Поширення одних видів іншими називають зв'язками:  
а) трофічними; б) топічними; в) форичними; г) фабричними.
5. Найбільш численні види в біоценозі:  
а) домінантні; б) едифікатори; в) асектатори.
6. В ялиновому лісі можна чітко визначити види-едифікатори:  
а) так; б) ні.
7. Системи різнорідних організмів, які пов'язані своєю життєдіяльністю з одним якимось видом в біоценозі:  
а) консорти; б) центри; в) консорції.
8. Вид, який утворює ядро консорції:  
а) домінант; б) едифікатор; в) асектатор; г) детермінант.

### Тест 5.2

#### 1 варіант

1. Взаємозумовлений комплекс живих і неживих компонентів, пов'язаних між собою обміном речовин та енергії:  
а) біоценоз; б) біотоп; в) екотоп; г) екосистема.



2. Вкажіть неправильне твердження:
- а) екосистема хвойного лісу; б) біогеоценоз суходольної луки. в)  
екосистема тропічного лісу; г) біогеоценоз тераріуму.
3. Консументи другого порядку — це:
- а) рослиноїдні тварини; б) хижаки.
4. У який із запропонованих ланцюгів потрібно вставити слово «циклоп»?
- а) водорості — ? — гідра;  
б) водорості — ? — карась — жук плавунець;  
в) водорості — ? — жаба — вуж;  
г) водорості — ? — карась — щука.
5. Первинна продукція — це:
- а) кількість органічної речовини, утвореної автотрофами за одиницю часу; б) кількість органічної речовини, утвореної консументами за одиницю часу; в) кількість органічної речовини, утвореної редуцентами за одиницю часу.
6. Найбільш численні види в біоценозі:
- а) домінантні; б) едифікатори; в) асектатори; г) детермінанти.
7. Рослинна частина біоценозу:
- а) фітоценоз; б) зооценоз; в) мікроценоз.
8. Задача. Продуктивність планктону —  $600 \text{ г/м}^2$  за рік (маса сухої речовини). Яка площа акваторії необхідна для існування одного орлана-біло-хвоста в харчовому ланцюгу: планктон — риба — рибоїдні птахи — орлан-білохвіст ( $m=5\text{кг}$ )

## 2 варіант

1. Поняття «екосистема» і «біогеоценоз» абсолютно тотожні:
- а) так; б) ні.
2. До якого типу ланцюгів належить такий ланцюг: опале листя — дощовий черв'як — кріт — лисиця?
- а) пасовищного ланцюга; б) детритного ланцюга.
3. У якому із запропонованих ланцюгів зайве слово «змія»?
- а) рослини — коник — ящірка — ? — орел;  
б) рослини — миша — ? — орел;  
в) водорості — мальки риб — жаба — ? — орел;  
г) рослини — заєць — ? — орел.
4. Закономірність, що відображає співвідношення по трофічних рівнях продуцентів і консументів різного порядку, — це:
- а) закон Ліндемана; б) правило піраміди; в) екологічна піраміда.
5. У якого з перелічених організмів найвищий коефіцієнт засвоєння первинної продукції?
- а) ховраха; б) корови; в) полівки рудої; г) ящірки прудкої.
6. Місце, у якому вид існує все своє життя:
- а) біотоп; б) екотоп; в) біоценоз; г) біогеоценоз.
7. На кожному наступному трофічному рівні засвоюється продукції:
- а) 10 %; б) 15 %; в) 20 %; г) усе залежить від виду.
8. Задача. Продуктивність рослин степу —  $1,5 \text{ кг/м}^2$ . Яку площу повинен займати степ, щоб там міг існувати орел степовий (маса = 4,5 кг), якщо ланцюг живлення складається з ланок: рослини — ховрах — орел?

## Тест 6.1

### 1 варіант

1. Тверда оболонка земної кулі:
- а) атмосфера; б) гідросфера; в) літосфера.
2. Озоновий шар знаходиться під:

- а) стратосферою; б) тропосферою; в) іоносферою.
3. Термін «біосфера» ввів у науку:  
а) Ж.Б.Ламарк; б) Е.Зюсс; в) В.Вернадський.
4. Фосфор нагромаджується у:  
а) кістках хордових тварин; б) мозку тварин; в) черепашках морських тварин;
- г) покриві членистоногих.
5. Темпи розмноження організмів прямо пропорційні, масі й розмірам цих організмів:  
а) так; б) ні.
6. Найбільша біомаса зосереджена:  
а) на поверхні суходолу; б) у верхніх шарах ґрунту;  
в) у товщі Світового океану.
7. Метаморфічна порода утворюється з:  
а) осадових порід; б) магматичних порід.
8. Біологічна фіксація атмосферного азоту здійснюється:  
а) бульбочковими бактеріями;  
б) амоніфікуючими бактеріями;  
в) нітрифікуючими бактеріями;  
г) денітрифікуючими бактеріями;  
д) синьо-зеленими водоростями.
9. Багаторазовий циклічний, нерівномірний у часі й незамкнений обіг частин речовини й енергії називають кругообігом:  
а) геологічним; б) біосферним; в) малим біоценотичним.
10. Захоплення і нагромадження живою речовиною хімічних елементів — це функція:  
а) газова; б) концентраційна; в) окисно-відновна; г) біохімічна; д) біогеохімічна.

## 2 варіант

1. Газова оболонка земної кулі:  
а) атмосфера; б) гідросфера; в) літосфера.
2. Озоновий шар знаходиться над :  
а) стратосферою; б) тропосферою; в) іоносферою.
3. Учення про біосферу створив:  
а) Ж.Б.Ламарк; б) Е.Зюсс; в) В.Вернадський.
4. Вкажіть гази органічного походження:  
а) азот; б) аргон; в) вуглекислий газ; г) кисень; д) метан.
5. Утворення вапняків, бокситів, руди — це функція живої речовини:  
а) газова; б) концентраційна; в) окисно-відновна; г) біохімічна;  
д) біогеохімічна.
6. Найбільше згущення життя на поверхні суходолу у:  
а) хвойних та мішаних лісах; б) степах; в) субтропічних лісах; г) тропічних лісах.
7. Кого Л.Пастер назвав «великими могильниками природи»?  
а) продуцентів; б) консументів; в) редуцентів.
8. Від чого залежить густина життя?  
а) від темпів розмноження організмів; б) від поширення організмів;  
в) від розмірів організмів.
9. Процес виділення азоту в повітря здійснюється:  
а) бульбочковими бактеріями;  
б) амоніфікуючими бактеріями;  
в) нітрифікуючими бактеріями;  
г) денітрифікуючими бактеріями;  
д) синьо-зеленими водоростями.

10. Безперервний планетарний закономірний циклічний процес нерівномірного в просторі й часі перерозподілу речовин та енергії називають кругообігом:
- а) геологічним; б) біосферним; в) малим біоценотичним.

### Тест 7.1

#### 1 варіант

1. За П.Тейяр де Шарденом, ноосфера існує:
- а) у межах біосфери; б) поза біосферою; в) як в межах, так і поза біосферою
2. Вкажіть послідовні стадії еволюції біосфери за В.Вернадським:
- а) біогенез — антропогенез — ноогенез;  
б) абіогенез — біогенез — антропогенез — ноогенез;  
в) христовгенез — біогенез — антропогенез — ноогенез.
3. Термін «ноосфера» ввів у науку:
- а) Е.Зюсс; б) В.Вернадський; в) П.Тейяр де Шарден; г) Е.Леруа.
4. Що таке ноосфера?
- а) мисляча оболонка планети; б) сфера божественного в Космосі;  
в) сфера Христа; г) сфера людського буття.
5. Як можна охарактеризувати сучасний стан розвитку біосфери?
- а) ноосферний; б) збалансований; в) диспропорційний; г) катастрофічний.
6. Перша стадія взаємодії людського суспільства і природи зумовлена діяльністю людського виду: (написати латинською мовою).
7. Погляд на природу як мірило мудрості, вершину доцільності, гармонії і краси характерний для людини:
- а) первісної; б) античних часів; в) середньовіччя; г) сучасності.
8. Яку із зазначених закономірностей досліджує соціоекологія?
- а) людина -> природа -> соціум;  
б) природа -> людина -> соціум;  
в) природа -> людина -> соціум.
9. Головним завданням соціоекології як науки є:
- а) дослідження антропогенного тиску на природу;  
б) розробка безвідходних технологій виробництва;  
в) вироблення стратегії покращення стану довкілля;  
г) створення необхідної наукової бази для пропагування екологічних знань і виховання екосвідомості людини.
10. Чи належить металізація до ознак ноосфери за В.Вернадським?
- а) так; б) ні.

#### 2 варіант

1. Що таке теосфера?
- а) мисляча оболонка планети; б) сфера божественного в Космосі;  
в) сфера Христа; г) сфера людського буття.
2. За В.Вернадським, ноосфера існує:
- а) в межах біосфери; б) поза біосферою;  
в) як в межах, так і поза біосферою.
3. Вкажіть послідовні стадії еволюції біосфери за П.Тейяр де Шарденом:
- а) біогенез — антропогенез — ноогенез;  
б) абіогенез — біогенез — антропогенез — ноогенез;  
в) христовгенез — біогенез — антропогенез — ноогенез.
4. Вислів: «Ноосфера — нове геологічне явище на нашій планеті. В ній вперше людина стає найбільшою геологічною силою» належить:
- а) Е.Зюссу; б) В.Вернадському; в) П.Тейяр де Шардену; г) Е.Леруа.

5. Скотарство і землеробство характерне для стадії взаємодії людського суспільства і природи:
- а) примітивної; б) агрокультурної; в) машинно-індустріальної.
6. Погляд на природу як необмеженість та неосяжність і людину як не на її володаря характерний для людини:
- а) первісної; б) античних часів; в) середньовіччя; г) сьогодення.
7. Які міста належать до мегаполісів:
- а) Торонто; б) Мехіко; в) Сан-Паулу; г) Берлін; д) Париж.
8. Скільки неприродних хімічних сполук використовує сьогодні людина?
- а) понад 50 тисяч; б) понад 60 тисяч; в) понад 70 тисяч;  
г) понад 80 тисяч; д) понад 90 тисяч.
9. До якого типу соціоекосистеми в майбутньому можна буде віднести Полісся?
- а) локального; б) регіонального; в) глобального.
10. Предметом прикладної соціоекології є:
- а) вивчення біогеоценозів; б) вироблення стратегії покращення довкілля; в) формування законів взаємовідносин людського суспільства та природи; г) моделювання конкретних екосистем.

## Тест 7.2

### 1 варіант

1. Інтенсивне забруднення навколишнього середовища розпочалося:
- а) в античні часи; б) в епоху феодалізму;  
в) з розвитком капіталізму; г) після другої світової війни.
2. Що таке середньодобова ГДК?
- а) це гранично допустима концентрація при постійній дії забруднювача, що не викликає патологічних змін в організмі людини;  
б) це разова концентрація забруднювача, що не викликає патологічних змін в організмі людини.
3. До якого виду забруднення належать наркотики?
- а) фізичного; б) хімічного; в) біологічного; г) соціально-психологічного.
4. Якщо в об'єкті за одну секунду розпадається одне ядро хімічного радіоактивного елементу, то його активність становить:
- а) 1 беккерель; б) 1 кюрі; в) 1 рентген; г) 1 рад; д) 1 бер.
5. Для якого виду випромінювання характерна висока проникна здатність?
- а) альфа-випромінювання; б) бета-випромінювання;  
в) гамма-випромінювання;
6. Що таке коефіцієнт розподілу?
- а) це різниця між концентрацією речовин в альвеолах і артеріях;  
б) це різниця між концентрацією речовин в артеріях і альвеолах;  
в) це відношення концентрації речовини в артеріальній крові до концентрації цієї речовини в альвеолярному повітрі;  
г) це відношення концентрації речовини в альвеолярному повітрі до концентрації цієї речовини в артеріальній крові.
7. Який газ блокує транспорт кисню в організмі та призводить до ядухи?
- а) діоксид азоту; б) діоксид вуглецю;  
в) сірчастий ангідрид; г) монооксид вуглецю; д) озон.
8. ДДТ належить до:
- а) пестицидів; б) гербіцидів;  
в) фітогормонів; г) продуктів неповного згоряння бензину.
9. Що таке важкі метали?
- а) ті, які мають велику відносну молекулярну масу;

- б) ті, які в живих організмах зовсім не виконують корисної функції;
  - в) ті, які небезпечні для живих організмів у великих концентраціях;
  - г) ті, які небезпечні для живих організмів у малих концентраціях.
10. Важкі дерматити та екземи викликає:
- а) ртуть; б) свинець; в) талій; г) кадмій; д) хром.

## 2 варіант

1. До якого виду забруднення належить попіл?
  - а) фізичного; б) хімічного; в) біологічного; г) соціально-психологічного.
2. Одиниця поглинутої дози для біологічних об'єктів:
  - а) беккерель; б) кюри; в) рентген; г) рад; д) бер.
3. Для якого виду випромінювання характерна низька проникна здатність?
  - а) альфа-випромінювання;
  - б) бета-випромінювання;
  - в) гамма-випромінювання.
4. Природний радіаційний фон становить:
  - а) 0—5 мкР/год; б) 10-15 мкР/год;
  - в) 20—25 мкР/год; г) до 35 мкР/год.
5. Унаслідок опромінення малими дозами виникає:
  - а) гостра променева хвороба; б) хронічна променева хвороба.
6. Небезпечність пестицидів полягає в тому, що вони:
  - а) легко розчиняються в рідинах організму людини;
  - б) стовідсоткові канцерогени;
  - в) спричиняють розвиток важких хвороб;
  - г) можуть довго зберігатися в ґрунті, нагромаджуватися в організмі людини, спричиняючи при цьому важкі захворювання.
7. Вкажіть наслідки хімічного забруднення:
  - а) кислотні дощі; б) сміттєзвалища; в) підвищення радіаційного фону; г) руйнування озонового шару; д) заростання водойм.
8. Парою якої речовини людина отруюється найшвидше?
  - а) у якої коефіцієнт розподілу менше одиниці;
  - б) у якої коефіцієнт розподілу більше одиниці;
  - в) у якої коефіцієнт розподілу наближається до одиниці.
9. Токсична дія важких металів зумовлена:
  - а) металічною ґраткою; б) сполуками цих металів;
  - в) найчастіше атомарною формою металу;
  - г) найчастіше іонною формою металу.
10. Алопецію (випадання волосся) викликає:
  - а) ртуть; б) свинець; в) талій; г) кадмій; д) хром.

## Тест 7.3

### 1 варіант

1. Що таке інтенсивність шуму?
  - а) сума коротких імпульсів коливань;
  - б) частота й амплітуда звукових хвиль;
  - в) зміна рівня тиску повітря.
2. Вухом людини сприймає звуки частотою:
  - а) від 10 до 20 000 Гц; б) від 16 до 20 000 Гц; в) від 20 до 20 000 Гц.
3. Вкажіть професії людей, у яких розвивається «вібраційна хвороба»:
  - а) бетоноукладник; б) водій транспорту;
  - в) зубний лікар; г) шахтар; д) маляр-штукатур.

4. Головний біль і сильну втому, безсоння і неврози спричиняє напруга електричного поля ЛЕП у:

а) 50-100 В/м; б) 101-1000 В/м; в) 1001-2000 В/м; г) 2001 і більше В/м.

5. Чи ростуть навколо теплових електростанцій рослини?

а) так; б) ні; в) скоріше, так; г) скоріше, ні.

6. Який біологічний вид слід вважати забруднювачем у Європі?

а) жужелицю красотіла; б) попелицю звичайну;

в) хохулю; г) бобра канадського; д) павича.

7. Яким шляхом людина може заразитися сальмонельозом?

а) повітряно-крапельним; б) через воду; в) через їжу; г) через укуси комах.

8. Якщо в 1л води міститься до 100 тис. бактерій, то це зона сапробності:

а) полісапробна; б) мезосапробна; в) олігосапробна.

## 2 варіант

1. Фізичний біль у людини викликає шум з інтенсивністю:

а) 50-70 дБ; б) 80-90 дБ; в) 90-110 дБ; г) 110-120 дБ; д) 120-130 дБ.

2. Що таке спектр звуку?

а) сума коротких імпульсів коливань; б) певна частота, фаза й амплітуда коливань; в) зміна рівня тиску повітря.

3. Вкажіть професії людей, які зазнають негативного впливу електромагнітного випромінювання:

а) телеоператор; б) журналіст; в) радист РЛЗ; г) монтажник; д) електрик.

4. Паро- і теплопроводи спричиняють забруднення:

а) акустичне; б) теплове; в) електромагнітне; г) вібраційне.

5. Чи можна будувати житлові будинки поруч з ЛЕП?

а) так; б) ні; в) скоріше, так; г) скоріше, ні.

6. Збільшення інтенсивності біологічного забруднення тісно пов'язане із забрудненням:

а) радіаційним; б) важкими металами;

в) механічним; г) хімічним; д) тепловим.

7. Туляремію розповсюджують:

а) пацюки; б) блохи; в) воші; г) комарі.

8. Якщо колі-індекс становить 150 на 1 л води, то це свідчить, що вода:

а) чиста; б) не сильно забруднена; в) забруднена; г) сильно забруднена.

## Тест 7.4

### 1 варіант

1. При збереженні сучасних темпів зростання видобутку вугілля, нафти, газу гостро постане проблема:

а) парникового ефекту; б) знищення озонового шару;

в) кислотних дощів.

2. Який елемент атмосфери захищає земну поверхню від надмірного радіаційного охолодження, обумовлює клімат континентів?

а) кисень; б) вуглекислий газ; в) азот; г) водяна пара.

3. Руйнування озонового шару атмосфери пов'язують з:

а) галогенами; б) галогенорганічними сполуками; в) фреонами.

4. Основним джерелом забруднення Світового океану є:

а) стічні води; б) прибережні промислові підприємства; в) нафтотанкери.

5. Що таке утилізація відходів?

а) їх повторне використання в технологічних процесах;

б) їх використання в сільському господарстві;

в) спалювання відходів.

6. Назвіть речовину — стовідсотковий канцероген:

- а) монооксид вуглецю; б) бенз(а)пірен;
  - в) монооксид азоту; г) сірчистий ангідрит.
7. Які речовини нагромаджуються рослинами при надмірному внесенні в ґрунт азотних добрив?
- а) нітрати; б) нітрити; в) сполуки амонію.
8. Назвіть методи очищення води:
- а) ферментація; б) осадження; в) фільтрація; г) абсорбція; д) електроліз.
9. У людини приступи задухи викликає:
- а) озон; б) фреони; в) фотохімічний смог.

## 2 варіант

1. Чи може утворюватися озон у нижніх шарах атмосфери?
- а) так; б) ні.
2. Основним компонентом смогу є:
- а) монооксид вуглецю; б) сірчистий ангідрит;
  - в) діоксид азоту; г) діоксид вуглецю.
3. ДДТ у людини викликає:
- а) ядуху; б) гострий бронхіт;
  - в) онкологічні захворювання; г) вроджені аномалії у немовлят.
4. Назвіть основні методи очищення атмосфери:
- а) ферментація; б) коагуляція; в) абсорбція; г) адсорбція; д) осадження.
5. Найгострішою проблемою дефіциту прісної води є:
- а) зменшення водоносності річок; б) збільшення витрат прісної води на різні потреби людства; в) забруднення води.
6. Евтрофікація — це:
- а) метод очищення води; б) збільшення у воді біогенних речовин;
  - в) методи утилізації відходів.
7. При збільшенні кількості фтору в питній воді в людини виникає захворювання:
- а) зоб; б) флюороз; в) карієс; г) парадонтоз.
8. Що є субстратом для отримання біогазу?
- а) торф; б) гній; в) сеча; г) відходи підприємства.
9. Від чого залежить поява кислотних дощів?
- а) від нагромадження в атмосфері кислотних оксидів;
  - б) від наявності в атмосфері водяної пари;
  - в) від появи в атмосфері гідратіонів.

## Тест 8.1

### 1 варіант

1. Постанова Верховної влади з певного питання, що має силу закону; у ряді країн — виданий у порядку управління акт президентської чи урядової влади:
- а) декрет; б) декларація; в) закон; г) угода; д) конвенція.
2. «Червона книга» — це:
- а) перелік рідкісних видів організмів, що перебувають під загрозою знищення;
  - б) перелік видів і підвидів із зазначенням їх сучасного та минулого поширення, чисельності, причин її скорочення;
  - в) перелік вимерлих видів;
  - г) перелік рідкісних видів рослин, що перебувають в умовах постійного тиску з боку людини.
3. Ендеміки — це:
- а) дуже рідкісні види;
  - б) види, що існують у географічно ізольованих місцях;
  - в) види, які недавно виникли і не встигли поширитися;

- г) види, роди, родини організмів, які зустрічаються лише в даній місцевості.
4. Етап в історії правового регулювання суспільних відносин ,у сфері взаємодії суспільства та природи, який відзначався переважанням споживацького підходу у взаємовідносинах між суспільством та природою:
- а) природно-ресурсний; б) природоохоронний;  
в) соціально-екологічний.
5. Заповідники — це:
- а) вища форма охорони природних ділянок;  
б) територія, на якій зберігається в природному стані весь її природний комплекс;  
в) територія, де заборонена будь-яка господарська діяльність;  
г) територія, на якій зберігається в природному стані весь її природний комплекс і заборонена будь-яка господарська діяльність.
6. Рідкісні види — це:
- а) види з обмеженою кількістю популяцій, що мають вузький ареал і не виявляють тенденцій до його зміни або розкидані кожна окремо на більшій території;  
б) види, які занесені в Червону книгу;  
в) види, чисельність яких різко скорочується;  
г) види, які потребують охорони.
7. Сліпак буковинський занесений у Червону книгу України тому що є:
- а) рідкісним видом; б) зникаючим видом;  
в) реліктовим видом; г) ендемічним видом; д) статус не визначено.
8. Тур занесений у Міжнародну Червону книгу на:
- а) білу сторінку; б) чорну сторінку;  
в) червону сторінку; г) зелену сторінку.

## 2 варіант

1. Волевиявлення однієї, двох і більше сторін, спрямоване на встановлення, зміну, припинення взаємних юридичних прав і обов'язків:
- а) декрет; б) декларація; в) закон; г) угода; д) конвенція.
2. «Чорний список» — це:
- а) види, від яких залишилися лише опудала, скелети, тушки, малюнки, гербарії, які знаходяться в музеях;  
б) міжнародний перелік вимерлих видів рослин і тварин;  
в) безповоротно зниклі види.
3. Ефемери — це:
- а) однорічні рослини, весь розвиток яких проходить у дуже короткий строк;  
б) ранньоквітучі весняні рослини;  
в) рослини, які не виявляють фотоперіодичних реакцій;  
г) багаторічні рослини, весь розвиток яких проходить у дуже короткий строк.
4. Реліктові види — це:
- а) рідкісні організми;  
б) ендемічні види;  
в) організми, що існують на обмеженій території і збереглися з минулих геологічних часів, коли були дуже поширені;  
г) види, які мають наукове значення для вивчення історії Землі.
5. Заказники — це території:
- а) де постійно або тимчасово заборонено використання окремих елементів природного комплексу;  
б) які створюють для відновлення або збільшення кількості промислових тварин;  
в) створені з метою збереження особливо цінних ділянок ландшафту;  
г) на яких дозволяється обмежене використання природних ресурсів.



- б. Етап охорони природи і захисту навколишнього середовища від руйнівного впливу господарської діяльності:
- природно-ресурсний;
  - природоохоронний;
  - соціально-екологічний.
7. Лелека чорний занесений у Міжнародну Червону книгу на:
- білу сторінку;
  - чорну сторінку;
  - червону сторінку;
  - зелену сторінку.
8. До категорії біосферних заповідників належить заповідник:
- Канівський;
  - «Медобори»;
  - Карпатський;
  - «Дунайські плавні»;
  - Поліський.

### ВІДПОВІДІ

Тест	Варіант	Питання									
		1	2	3	4	5	б	7	8	9	10
1.1	1	а	в	в	г	б	б	а	а	-	-
	2	г	в	г	г	а	г	б	а	-	-
2.1	1	в	б	в	б	б	а	в	б	-	-
	2	б	б	а	б	а	а	б	д	-	-
2.2	1	г	д	в	а	б	а	б	г	-	-
	2	а	б	б	б, г	в	б	д	д	-	-
3.1	1	а, в	а	в	а	а	а	д	а	-	-
	2	б	в	б	г	б	в	г	а	-	-
3.2	1	в	б	г	а	б	а	в	а	-	-
	2	б	а	г	в	в	б	б	в	-	-
4.1	1	а	г	г	б	г	б	а	б	а	б
	2	а	а	а	а	б	в	а	а	г	в
4.2	1	д	а	в	б	а	г	а, в	а	а	а, г
	2	в	б, в	б	в	в	г	г	в	а	в
5.1	1	в	б	а	в	в	б	а	б	-	-
	2	б	в	б	в	а	а	в	г	-	-
5.2	1	г	г	б	б, г	а	а	а	3333,3	-	-
	2	б	б	а, г	в	а	б	а	3000	-	-
6.1	1	в	а	б	а	б	а	а	а, д	в	б
	2	а	б	в	г, д	в	г	в	в	г	б
7.1	1	б	б	б	а	в	в	б	в	г	А
	2	б	а	б	б	б	г	б, в	г	а	г
7.2	1	в	а	б, г	а	в	в	г	а	г	г
	2	б	д	а	б	б	г	а, г	в	г	в
7.3	1	в	б	а, г	в	г	г	в	б	-	-
	2	д	б	а, в	б	б	в, г	а	в	-	-
7.4	1	а	г	б, в	в	а	б	б	б, в	в	-
	2	а	б	в, г	г	в	б	б	б	в	-
8.1	1	а	б	г	а	г	а	а, г	б	-	-
	2	г	б	а	в	а	б	в	в	-	-

## ОБОВ'ЯЗКОВІ ЗАДАЧІ ТА ПРИКЛАДИ ЇХНЬОГО РОЗВ'ЯЗАННЯ

### Приклади розв'язання задач

**Задача 1.** Визначити масу кожної ланки трофічного ланцюга відповідно до узагальнення Ліндемана, якщо маса лисиці 20 кг.

*Vulpes vulpes* (Лисиця звичайна). – 20 кг

*Nicrophorus investigator* (Могильник дослідник). – ?

*Streptomyces avermitilis* (Бактерія сапрофіт). – ?

*Microtus arvalis* (Полівка звичайна). – ?

*Poa prantense* (Тонконіг лучний). – ?

Розв'язання

1) Розміщуємо види в умовну послідовність в трофічному ланцюгу.

*Poa prantense* – *Microtus arvalis* – *Vulpes vulpes* – *Nicrophorus investigator* – *Streptomyces avermitilis*.

2) Будуємо математичну модель розміщення мас різних трофічних рівнів згідно із узагальненням Ліндемана.

$$m_p = 10m_{k1} = 100m_{k2} = 1000m_{k3} = 10000m_r$$

3) Визначаємо масу кожної ланки трофічного ланцюга за масою лисиці звичайної.

$$m_p = 100m_{k2} \text{ (маса } Poa \text{ prantense)}$$

$$m_{k1} = \frac{100m_{k2}}{10} \text{ (маса } Microtus \text{ arvalis)}$$

$$m_{k3} = \frac{100m_{k2}}{1000} \text{ (маса } Nicrophorus \text{ investigator)}$$

$$m_r = \frac{100m_{k2}}{10000} \text{ (маса } Streptomyces \text{ avermitilis)}$$

4) Підставляємо значення в формулу

$$m_p = 100 * 20 = 2000 \text{ (кг) (маса } Poa \text{ prantense)}$$

$$m_{k1} = \frac{100*20}{10} = 200 \text{ (кг) (маса } Microtus \text{ arvalis)}$$

$$m_{k3} = \frac{100*20}{1000} = 2 \text{ (кг) (маса } Nicrophorus \text{ investigator)}$$

$$m_r = \frac{100*20}{10000} = 0,2 \text{ (кг) (маса } Streptomyces \text{ avermitilis)}$$

5) Відповідь: 2000 кг *Poa prantense*, 200 кг *Microtus arvalis*, 2 кг *Nicrophorus investigator*, 0,2 кг *Streptomyces avermitilis*.

**Задача 2.** Встановити динаміку показників відносної ентропії екосистем за надземною фітомасою та віком видів які в неї входять:

Вид	Роки фіксації даних									
	2004		2005		2006		2008		2010	
	маса	вік	маса	вік	маса	вік	маса	вік	маса	вік
<i>Equisetum arvense</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Taraxacum officinalis</i>	2	1	2	1	1	1	2	1	1	1
<i>Elytrigia repens</i>	2	1	2	1	1	1	1	1	1	1
<i>Pyrus communis</i>	«-»	«-»	1	1	2	2	2	4	3	6

1. Використовуємо формулу для визначення відносної ентропії за надземною фітомасою та її віком:

$$S_e = \frac{1}{\sum m_{pn} * t_{pn}}$$

2. Здійснюємо розрахунки

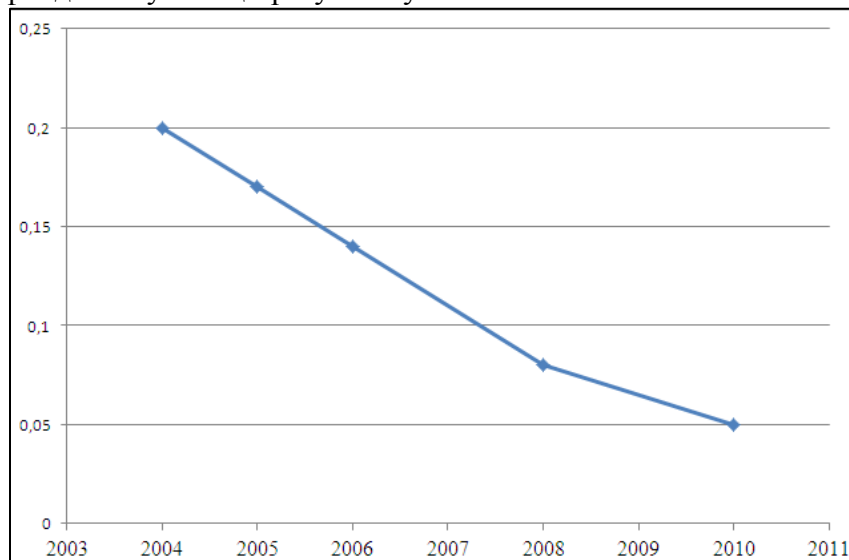
$$S_{2004} = \frac{1}{1 * 1 + 2 * 1 + 2 * 1 + 0 * 0}$$

Повторюємо для результатів кожного року досліджень

3. Після обрахунків отримуємо результат (заокруглено до сотих):

2004	2005	2006	2008	2010
0,2	0,17	0,14	0,08	0,05

4. Будуємо графік для візуалізації результату:



Відповідь: Спостерігається постійне зниження відносної ентропії, що є ознакою автогенної сукцесії.

Задача 3. Визначити показники динаміки за даними фітоценотичних таблиць.

Вид	Проективне покриття	Середнє значення показника динаміки для виду
Achillea submillefolium		3,97
Agrostis tenuis		8,86
Betula pendula		14,26
Chamaecytisus ruthenicus		8,54
Genista tinctoria		8,25

1. Використовуємо формулу для визначення синфітоіндикаційного показника динаміки екосистем.

$$ST_e = \frac{ST_1 * k_1 + ST_2 * k_2 + \dots + ST_n * k_n}{k_1 + k_2 + \dots + k_n}$$

2. Здійснюємо розрахунки:

$$ST_e = \frac{3,97*1+8,86*2+14,26*1+8,54*1+8,25*1}{1+2+1+1+1} = 8,79$$

Повторюємо процедуру для другої екосистеми:

Відповідь: Синфітоіндикаційний показник динаміки екосистем рівний 8,79 балів для першої екосистеми та 9,92 балів для другої.

**Задача 4.** Визначити фітоценотичні структури автотрофного блоку екосистем мезотрофних боліт.

Scheuchzerio palustris-Caricetea fuscae: Caricetalia fuscae: Caricion fuscae: Calamagrostietum neglectae, Caricetum nigrae, Parnassio palustris-Caricetum fuscae; Scheuchzerietalia palustris: Stygio-Caricion limosae: Caricetum chordorrhizae, Caricetum diandrae, Caricetum heleonastes, Caricetum lasiocarpae, Sphagno recurvi-Eriophoretum angustifolii, Sphagno warnstorffii-Caricetum dioicae; Scheuchzerion palustris: Drepanoclado fluitantis-Caricetum limosae, Rhynchosporo albae-Sphagnetum tenelli, Drosero intermediae-Rhynchosporum albae, Polytricho communis-Molinietum caeruleae, Scheuchzerietum palustris, Sphagnetum fallaci-palustris, Sphagno fallacis-Calletum palustris, Sphagno fallacis-Phragmitetum australis, Carici canescentis-Agrostietum caninae, Sphagno recurvi-Caricetum rostratae, Carici echinatae-Sphagnetum, Menyantho trifoliatae-Sphagnetum teretis, Carici-Menyanthetum, com. Comarum palustre.

### Збірка типових обов'язкових задач

**1.** Встановити зміну показників відносної ентропії екосистем за надземною фітомасою та віком видів які в неї входять:

Вид	Роки фіксації даних									
	2004		2005		2006		2008		2010	
	маса	вік	маса	вік	маса	вік	маса	вік	маса	вік
<i>Elytrigia repens</i>	1	1	3	1	1	1	1	1	4	1
<i>Agrostis tenuis</i>	3	1	2	1	3	1	2	1	1	1
<i>Equisetum arvense</i>	2	1	2	1	4	1	2	1	1	1
<i>Pyrus communis</i>	1	1	3	1	3	2	4	4	5	6

**2.** Розрахувати енергозапаси ценопопуляцій в екосистемах за вихідними даними:

*Vulpes vulpes* (Лисиця звичайна). – ?

*Nicrophorus vespillo* L. (Гробарик звичайний). – ?

*Streptomyces avermitilis* (Бактерія сапрофіт). – 630 МДж

*Lepus europaeus* (Заєць сірий). – ?

*Poa pratensis* (Тонконіг лучний). – ?

**3.** Встановити зміну показників відносної ентропії екосистем за надземною фітомасою та віком видів які в неї входять:

Вид	Роки фіксації даних									
	2004		2005		2006		2008		2010	
	маса	вік	маса	вік	маса	вік	маса	вік	маса	вік
<i>Equisetum arvense</i>	1	1	1	1	2	1	1	1	2	1
<i>Taraxacum officinalis</i>	2	1	2	1	2	1	2	1	3	1
<i>Elytrigia repens</i>	2	1	2	1	1	1	1	1	2	1
<i>Pyrus communis</i>	<->	<->	1	1	2	2	2	4	3	6

**4.** Розрахувати енергозапаси ценопопуляцій в екосистемах за вихідними даними:

*Nicrophorus huor* (Гробарик чорний). – ?

*Dactylis glomerata* (Грястиця збірна). – ?

*Microtus arvalis* (Полівка звичайна). – ?

*Streptomyces foersteri* (Бактерія сапрофіт). – 12 кДж

*Circus cyaneus* (Лунь польовий). – ?

5. Встановити зміну показників відносної ентропії екосистем за надземною фітомасою та віком видів які в неї входять:

Вид	Роки фіксації даних									
	2004		2005		2006		2008		2010	
	маса	вік	маса	вік	маса	вік	маса	вік	маса	вік
<i>Achillea submillefolium</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Agrostis tenuis</i>	2	1	1	1	1	1	2	1	1	1
<i>Betula pendula</i>	2	1	3	1	4	1	5	1	6	1
<i>Chamaecytisus ruthenicus</i>	«-»	«-»	1	1	2	2	2	4	4	6

6. Розрахувати енергозапаси ценопопуляцій в екосистемах за вихідними даними:

*Falco vespertinus* (Сокіл кобчик). – ?

*Nicrophorus investigator* (Могильник дослідник) – ?

*Streptosporangium vulgare* (Бактерія сапрофіт) – ?

*Locusta migratoria* (Сарана перелітна). – 560 кДж

*Trifolium pratense* (Конюшина лучна). – ?

7. Встановити зміну показників відносної ентропії екосистем за надземною фітомасою та віком видів які в неї входять:

Вид	Роки фіксації даних									
	2004		2005		2006		2008		2010	
	маса	вік	маса	вік	маса	вік	маса	вік	маса	вік
<i>Equisetum arvense</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Achillea submillefolium</i>	2	1	2	1	2	1	2	1	1	1
<i>Agrostis tenuis</i>	2	1	2	1	1	1	1	1	1	1
<i>Betula pendula</i>	2	1	3	2	4	3	6	4	7	6

8. Визначити кількість особин лисиці звичайної (*Vulpes vulpes*) в екосистемі з масою фотосинтезуючих організмів наведеною у таблиці. Маса однієї особини *Vulpes vulpes* 10 кг.

Вид	Маса (кг)
<i>Dactylis glomerata</i>	1500
<i>Festuca pratensis</i>	200
<i>Poa pratensis</i>	200
<i>Trifolium pratense</i>	50
<i>Achillea submillefolium</i>	50

9. Встановити зміну показників відносної ентропії екосистем за надземною фітомасою та віком видів які в неї входять:

Вид	Роки фіксації даних									
	2004		2005		2006		2008		2010	
	маса	вік	маса	вік	маса	вік	маса	вік	маса	вік
<i>Equisetum arvense</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Taraxacum officinalis</i>	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1
<i>Elytrigia repens</i>	2	1	2	1	1	1	1	1	1	1
<i>Pyrus communis</i>	1	1	1	2	3	3	4	4	5	6

10. Визначити кількість особин зайця русака (*Lepus europaeus*) в екосистемі з масою фотосинтезуючих організмів наведеною у таблиці. Маса однієї особини *Lepus europaeus* 5 кг.

Вид	Маса (кг)
<i>Dactylis glomerata</i>	1300
<i>Festuca pratensis</i>	400
<i>Poa pratensis</i>	200
<i>Trifolium pratense</i>	50
<i>Achillea submillefolium</i>	50

11. Встановити зміну показників відносної ентропії екосистем за надземною фітомасою та віком видів які в неї входять:

Вид	Роки фіксації даних									
	2004		2005		2006		2008		2010	
	маса	вік	маса	вік	маса	вік	маса	вік	маса	вік
<i>Equisetum arvense</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Achillea submillefolium</i>	2	1	2	1	1	1	2	1	1	1
<i>Agrostis tenuis</i>	2	1	2	1	1	1	1	1	1	1
<i>Betula pendula</i>	2	1	3	2	4	3	6	4	7	6

12. Визначити кількість особин вовка (*Canis lupus*) в екосистемі з масою фотосинтезуючих організмів наведеною у таблиці. Маса однієї особини *Canis lupus* 50 кг.

Вид	Маса (кг)
<i>Pinus sylvestris</i>	14000
<i>Vaccinium myrtillus</i>	550
<i>Trientalis europaea</i>	10
<i>Frangula alnus</i>	400
<i>Molinia caerulea</i>	40

13. Встановити зміну показників відносної ентропії екосистем за надземною фітомасою та віком видів які в неї входять:

Вид	Роки фіксації даних									
	2004		2005		2006		2008		2010	
	маса	вік	маса	вік	маса	вік	маса	вік	маса	вік
<i>Equisetum arvense</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Taraxacum officinalis</i>	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1
<i>Elytrigia repens</i>	2	1	2	1	1	1	1	1	1	1
<i>Pyrus communis</i>	1	1	1	2	3	3	4	4	5	6

14. Розрахувати енергозапаси ценопопуляцій в екосистемах за вихідними даними:

*Vulpes vulpes* (Лисиця звичайна). – ?

*Nicrophorus vespillo* L. (Гробарик звичайний). – ?

*Streptomyces avermitilis* (Бактерія сапрофіт). – 700 МДж

*Lepus europaeus* (Заєць сірий). – ?

*Festuca pratensis* (Костриця лучна). – ?

15. Визначити синтаксономічне різноманіття екосистем евтрофних водойм Українського Полісся за наведеним фрагментом синтаксономічної схеми

Lemnetea de Bolós et Masclans 1955: Lemnetalia minoris de Bolós et Masclans 1955: Lemnion minoris de Bolós et Masclans 1955: *Ricciatum fluitantis* Slavnić 1956 em. R.Tx. 1974, Lemnetum minoris Soó 1927, Spirodeletum polyrhizae W.Koch 1954, Lemnetum gibbae Miyawaki et J.Tx 1960, Lemnetum trisulcae Den Hartog 1963, Lemno-Salvinietum natantis Miyawaki et Tüxen 1960, Lemno-Spirodeletum polyrhizae W.Koch 1954; Stratiotion Den Hartog et Segal 1964: Hydrocharitetum morsus-ranae Langendonck 1935, Lemno-Hydrocharitetum morsus-ranae Oberdorfer. 1957 Hydrocharito-Stratiotetum aloides (Van Langend. 1935) Westhoff in Westhoff et Den Held 1969, Salvinio-Hydrocharitetum (Oberdorfer 1957) Boscaiu 1966, Ceratophyllo-Hydrocharitetum Pop 1962; Utricularion vulgaris Passarge 1964: Lemno-Utricularietum vulgaris Soó 1947, Aldrovandetum vesiculosae Bohridi et Járαι-Komlódi 1959.

16. Охарактеризувати автотрофні блоки раритетних екосистем наведених у таблиці.

Код	Назва оселища англійською мовою	Назва оселища українською мовою
C1.1	Permanent oligotrophic lakes, ponds and pools	Постійні оліготрофні озера, ставки та водойми
C1.222	Floating <i>Hydrocharis morsus-ranae</i> rafts	Вільноплаваючі скупчення <i>Hydrocharis morsus-ranae</i>

17. Визначити синтаксономічне різноманіття екосистем мезотрофних водойм Українського Полісся за наведеним фрагментом синтаксономічної схеми

Potamogetea Klika in Klika et Novak 1941: Callitricho hamulatae-Ranunculotalia aquatilis Passarge ex Theurillat in Theurillat et al. 2015: Batrachion fluitantis Neuhäusl 1959, Ranunculium fluitantis Imchenetzky 1926, Myriophylletum alterniflori Chouard 1924; Ranunculion aquatilis. Passarge ex Theurillat in Theurillat, Mucina & Hájek 2015: Ranunculium aquatilis Géhu 1961, Batrachietum circinnati Segal 1965, Hottonietum palustris R Tuxen 1937, Veronico beccabungae-Calitrichetum stagnalis (Oberd. 1957) T. Muller 1962; Potamogetalia Koch 1926: Ceratophyllion demersi Den Hartog et Segal ex Passarge 1996: Ceratophylletum demersi Corillion 1957, *Ceratophylletum submersi* Soó 1928; Nymphaeion albae Oberd 1957: Myriophyllo-Nupharetum Koch 1926, Numpharo lutei-Nymphaetum albae Tomasz 1977, Nymphaetum candidae Miljan 1958, Potameto-Nupharetum lutei Mull. et Gors 1960, Polygonetum amphibii Soó 1927, Nymphoidetum peltatae Bellot 1951, Trapetum natantis Kárpáti 1963; Potamogion Libberd 1931: Potametum natantis Hild 1959, Potametum crispum Soó 1927, Elodeetum canadensis Nedelcu 1967, Myriophylletum spicati Soó 1927, Myriophylletum verticillati Gaudet ex Šumberová in Chytrý 2011, *Potametum praelongi* Hild 1959, Potametum trichoidis Tüxen 1974, Potametum obtusifolii (Sauer 1937) Carstensen 1955, Potametum pectinati Carstensen ex Hilbig 1971, Potametum lucentis Huek 1931, Potametum perfoliati Miljan 1933, Najadetum marinae Fukarek 1961, Najadetum minoris Ubrizsy 1961; Potamogetotion graminei Westhoff et Den Held 1969 Potametum graminei Lang 1967.

18. Охарактеризувати автотрофні блоки раритетних екосистем наведених у таблиці.

Код	Назва оселища англійською мовою	Назва оселища українською мовою
C1.223	Floating <i>Stratiotes aloides</i> rafts	Вільноплаваючі скупчення <i>Stratiotes aloides</i>
C1.224	Floating <i>Utricularia australis</i> and <i>Utricularia vulgaris</i> colonies	Вільноплаваючі колонії <i>Utricularia australis</i> та <i>Utricularia vulgaris</i>

**19.** Визначити синтаксономічне різноманіття екосистем оліготрофних і дистрофних водойм Українського Полісся за наведеним фрагментом синтаксономічної схеми

Littorelletea uniflorae Br.-Bl. et Tüxen in Westhoff et al. 1946: Littorelletalia uniflorae Koch ex Tx. 1937: Littorellion uniflorae Koch ex Klika. 1935: Eleocharito-Littorelletum uniflorae Chouard 1924, Ranunculo-Juncetum bulbosi Oberdorfer 1957, Isoëtetum lacustris Szańkowski et Klosowski ex Čtvrtlíková et Chytrý in Chytrý 2011; Sphagno-Utricularion Th.Müll. et Görs 1960: Scordidio-Utricularietum minoris Th.Müll. et Görs 1960, Sparganio minimi-Utricularietum intermediae Tüxen 1937.

**20.** Охарактеризувати автотрофні блоки раритетних екосистем наведених у таблиці.

Код	Назва оселища англійською мовою	Назва оселища українською мовою
C1.225	Floating <i>Salvinia natans</i> mats	Вільноплаваючі килимки <i>Salvinia natans</i>
C1.226	Floating <i>Aldrovanda vesiculosa</i> communities	Вільноплаваючі угруповання <i>Aldrovanda vesiculosa</i>

**21.** Визначити синтаксономічне різноманіття екосистем тимчасових водойм та літоралей Українського Полісся за наведеним фрагментом синтаксономічної схеми

Isoëto-Nanojuncetea Br.-Bl. et Tx. in Br.-Bl. et al. 1952: Nanocyperetalia Klika 1935: Eleocharition soloniensis G. Phil. 1968: Cyperetum flavescens Koch 1926, Cyperetum michelianii Horvatić 1931, Juncetum bufonii Felföldy 1942.

**22.** Охарактеризувати автотрофні блоки раритетних екосистем наведених у таблиці.

Код	Назва оселища англійською мовою	Назва оселища українською мовою
C2.33	Mesotrophic vegetation of slow-flowing rivers	Мезотрофна рослинність повільно текучих річок
C2.34	Eutrophic vegetation of slow-flowing rivers	Евтрофна рослинність повільно текучих річок

**23.** Визначити синтаксономічне різноманіття екосистем евтрофних водойм Українського Полісся за наведеним фрагментом синтаксономічної схеми

Lemnetea de Bolós et Masclans 1955: Lemnetalia minoris de Bolós et Masclans 1955: Lemnion minoris de Bolós et Masclans 1955: *Ricciatum fluitantis* Slavnić 1956 em. R.Tx. 1974, Lemnetum minoris Soó 1927, Spirodeletum polyrhizae W.Koch 1954, Lemnetum gibbae Miyawaki et J.Tx 1960, Lemnetum trisulcae Den Hartog 1963, Lemno-Salvinietum natantis Miyawaki et Tüxen 1960, Lemno-Spirodeletum polyrhizae W.Koch 1954; Stratiotion Den Hartog et Segal 1964: Hydrocharitetum morsus-ranae Langendonck 1935, Lemno-Hydrocharitetum morsus-ranae Oberdorfer. 1957 Hydrocharito-Stratiotetum aloides (Van Langend. 1935) Westhoff in Westhoff et Den Held 1969, Salvinio-Hydrocharitetum (Oberdorfer 1957) Boscaiu 1966, Ceratophyllo-Hydrocharitetum Pop 1962; Utricularion vulgaris Passrge 1964: Lemno-Utricularietum vulgaris Soó 1947.

**24.** Охарактеризувати автотрофні блоки раритетних екосистем наведених у таблиці.

Код	Назва оселища англійською мовою	Назва оселища українською мовою
D2.3	Transition mires and quaking bogs	Перехідні болота та сплавини
D4.1	Rich fens, including eutrophic tall-herb fens and calcareous flushes and soaks	Багаті болота, включаючи евтрофні високотравні та карбонатні болота



**25.** Визначити синтаксономічне різноманіття прибережно-водних екосистем Українського Полісся за наведеним фрагментом синтаксономічної схеми

Phragmiti-Magnocaricetea Klika in Klika et Novak 1941: Nasturcio-Glycerietalia Pignatti 1953: Phalaroidion arundinaceae Kopecky 1961: Phalaroidetum arundinaceae Libb. 1931; Glycerio-Sparganion fluitans Br.-Bl et Siss in Boer 1942: Glycerietum fluitantis Nowiński 1930, Nasturtietum officinalis Gilli 1971, Sparganietum emersi Roli 1938; Oenathetalia aquatica Hejny ex Balátová-Tuláčková et al. 1993: Eleocharito palustris-Sagittarion sagittifoliae Passarge 1964: Sagitario-Sparganietum emersi R.Tx 1953, Oenanthetum aquaticae Soó ex Neuhausl 1959, Glycerio fluitantis-Oenanthetum aquaticae Egger 1933, Oenanthetum aquaticae-Roripetum amphibiae Lohmeyer 1950, Eleochariteto palustris-Hippuridetum vulgaris Passarge 1964, Eleocharitetum palustris Savič 1926, Butometum umbellati Philippi 1973, Butomo-Sagittaritetum sagittifoliae Losev in Losev et Golub 1988, Butomo-Alismatetum plantaginis-aquaticae Slavniæ 1948, Alopecuro-Alismatetum plantaginis-aquaticae Slavniæ Bolbrinker 1984;

**26.** Охарактеризувати автотрофні блоки раритетних екосистем наведених у таблиці.

Код	Назва оселища англійською мовою	Назва оселища українською мовою
D5.2	Beds of large sedges normally without freestanding water	Зарості крупних осок переважно без застою води
D2.3	Transition mires and quaking bogs	Перехідні болота та сплавини

**27.** Визначити синтаксономічне різноманіття екосистем евтрофних боліт Українського Полісся за наведеним фрагментом синтаксономічної схеми

Phragmiti-Magnocaricetea Klika in Klika et Novak 1941: Phragmitetalia Koch 1926: Phragmition Koch 1926: Phragmitetum australis Savič 1926, Thelypterido palustris-Phragmitetum australis Kuiper ex van Donselaar et al. 1961, Typhetum angustifoliae Pignatti 1953, Typhetum latifoliae Nowiński 1930, Iridetum pseudocaori Egger 1933, Schoenoplectetum lacustris Chouard 1924, Acoretum calami Dagys 1932, Equisetum fluviatilis Nowiński 1930, Zizanietum latifoliae Akht. 1987, Sparganietum erecti Roll 1938, Glycerietum maximae Nowiński 1930 corr. Šumberová, Chytrý et Danihelka in Chytrý 2011, Scolochloetum festucaceae Mirkin et al. 1985

**28.** Охарактеризувати автотрофні блоки раритетних екосистем наведених у таблиці.

Код	Назва оселища англійською мовою	Назва оселища українською мовою
E1.71	Nardus stricta swards	Угрупованя Nardus stricta
E1.9	Open non-Mediterranean dry acid and neutral grassland, including inland dune grassland	Незімкнені несередземноморські сухі кислі та нейтральні трав'яні угруповання, у тому числі континентальні трав'яні угруповання на дюнах

**29.** Визначити синтаксономічне різноманіття екосистем евтрофних боліт Українського Полісся за наведеним фрагментом синтаксономічної схеми

Phragmiti-Magnocaricetea Klika in Klika et Novak 1941: Magnocaricetalia Pignatti 1953: Magnocaricion elatae Koch 1926: Cladietum marisci Allorge 1921, Caricetum elatae Koch 1926, Caricetum buxbaumii Issler 1932, Caricetum hartmannii. Denisiuk 1967, Carici elatae-Calamagrostietum canescentis Jílek 1958, Equiseto fluviatilis-Caricetum rostrae Zumpfe 1929, Caricetum appropinquatae Aszód 1935; Magnocaricion gracilis Géhu 1961: Caricetum vesicariae Chouard 1924, Caricetum ripariae Máthé et Kovács 1959, Caricetum vulpinae Nowinski 1927, Caricetum acutiformis Egger 1933, Caricetum gracilis

Savič 1926, Carici acutae-Glycerietum maximae Jilek et Valisek 1964, Carici-Rumicion hydrolapati Passarge 1964, Cicuto virosae-Caricetum pseudocyperi Boer et Sissingh in Boer 1942, Calletum palustris Vanden Berghen 1952.

**30.** Охарактеризувати автотрофні блоки раритетних екосистем наведених у таблиці.

Код	Назва оселища англійською мовою	Назва оселища українською мовою
E2.2	Low and medium altitude hay meadows	Рівнинні та низькогірні сінокосні луки
E3.4	Moist or wet eutropic and mesotrophic grassland	Мокрі або вологі евтрофні і мезотрофні луки

**31.** Визначити синтаксономічне різноманіття екосистем мезотрофних боліт Українського Полісся за наведеним фрагментом синтаксономічної схеми

Scheuchzerio palustris-Caricetea fuscae Tx. 1937: Caricetalia fuscae Koch 1926: Caricion fuscae Koch 1926: Calamagrostietum neglectae Steffen 1931, Caricetum nigrae Braun 1915, *Parnassio palustris-Caricetum fuscae* Oberdorfer 1957; Scheuchzerietalia palustris R.Tx et Nordhagen 1937: Stygio-Caricion limosae Nordhagen 1943: Caricetum chordorrhizae Paul et Lutz 1941, Caricetum diandrae Osvald 1923, Caricetum heleonastes (Paul et Lutz 1941) Oberdorfer 1957, Caricetum lasiocarpae Koch 1926, Sphagno recurvi-Eriophoretum angustifolii (Hueck 1925) R. Tüxen 1958, Sphagno warnstorffii-Caricetum dioicae Gillet 1982; Scheuchzerion palustris Nordhagen 1936: Drepanoclado fluitantis-Caricetum limosae (Kästner et Flössner 1933) Krisai 1972, Rhynchosporo albae-Sphagnetum tenelli Osvald 1923, Drosero intermediae-Rhynchosporium albae (Allorge & Denis 1923) Allorge 1926, Polytricho communis-Molinietum caeruleae Hadač et Váňa 1967, Scheuchzerietum palustris Tx. 1937, Sphagnetum fallacipalustris Passarge 1999, Sphagno fallacis-Calletum palustris Passarge 1999, Sphagno fallacis-Phragmitetum australis (Jeschke 1961) Passarge 1999, Carici canescentis-Agrostietum caninae Tüxen 1937, Sphagno recurvi-Caricetum rostratae. Steffen 1931, Carici echinatae-Sphagnetum Soó 1944, Menyantho trifoliatae-Sphagnetum teretis (Waren 1926) Dierssen 1982, Carici-Menyanthetum Soó 1955, com. Comarum palustre.

**32.** Охарактеризувати автотрофні блоки раритетних екосистем наведених у таблиці.

Код	Назва оселища англійською мовою	Назва оселища українською мовою
E3.5	Moist or wet oligotrophic grassland	Мокрі або вологі оліготрофні луки
F4.2	Dry heaths	Сухі пустища

**33.** Визначити синтаксономічне різноманіття екосистем оліготрофних боліт Українського Полісся за наведеним фрагментом синтаксономічної схеми

Охусосо-Sphagnetea Br.-Bl. et Tüxen ex Westhoff et Paschier 1946: Sphagnetalia medii Kästner & Flössner 1933: Sphagnion medii Kästner and Flössner 1933: Andromedo polifiliae-Sphagnetum megellanici Bogdanovskaya-Gienv 1928, Chamaedaphno calyculati-Sphagnetum Konishchuk 2009, Dactylorhizo incarnatae-Sphagnetum Konishchuk 2009, Dactylorhizo majalis-Sphagnetum Konishchuk 2009, Drosero rotundifoliae-Sphagnetum Konishchuk 2009, Eriophoro vaginati-Pinetum sylvestris Hueck 1931, *Eriophoro vaginati-Sphagnetum angustifolii* Hueck 1925, Охусосо microcarpi-Polytrichetum Konishchuk 2009, Охусосо palustri-Sphagnetum Konishchuk 2009, Sphagnetum megellanici Kästner et Flössner 1933, Hammarbyo paludosae-Sphagnetum Konishchuk 2009, Ledo-Sphagnetum magellanici Sucopp (1953) 1959, Ledo-Sphagnetum fusci Du-Rietz 1921, Ledo-Pinetum R.Tx 1925.

**34.** Охарактеризувати автотрофні блоки раритетних екосистем наведених у таблиці.

Код	Назва оселища англійською мовою	Назва оселища українською мовою
F9.1	Riverine scrub	Прирічкові чагарники
G1.11	Riverine <i>Salix</i> woodland	Прибережні вербові ліси

**35.** Визначити синтаксономічне різноманіття екосистем мезоксерофітних лук Українського Полісся за наведеним фрагментом синтаксономічної схеми

Molinio-Arrhenatheretea R.Tx 1937: Galietalia veri Mirk. et Naum. 1986: Agrostion vinealis Sipaylova, Mirk., Shelyag et V.Sl. 1985: Koelerio-Agrostietum vinealis (Sipaylova et al. 1985) Shelyag et al. 1987, Agrostio vinealis-Calamagrostietum epigeioris (Shelyag et al. 1981) Shelyag, V.Sl. et Sipaylova 1985, Agrostietum vinealis-tenuis Shelyag et al. 1985, Carici praecoci-Alopecuretum pratensis Mirkin in Denisova et al. 1986, Poo angustifoliae-Arrhenatheretum elatiori Shevchyk et V.Sl. in Shevchyk et al., 1996, Bromopsidetum inermis Shvergunova et al. 1984, Potentillo argenteae-Poetum angustifoliae Solomakha 1996, Achillea submiefolium-Dactyletum glomeratae Smetana, Derpoluk, Krasova 1997

**36.** Охарактеризувати автотрофні блоки раритетних екосистем наведених у таблиці.

Код	Назва оселища англійською мовою	Назва оселища українською мовою
G1.21	Riverine <i>Fraxinus</i> – <i>Alnus</i> woodland, wet at high but not at low water	Прирічкові ясеневі-вільхові ліси зі змінним зволоженням
G1.22	Mixed <i>Quercus-Ulmus-Fraxinus</i> woodland of great rivers	Мішані дубово-в'язово-ясеневі ліси великих річок

**37.** Визначити синтаксономічне різноманіття екосистем мезофітних лук Українського Полісся за наведеним фрагментом синтаксономічної схеми

Molinio-Arrhenatheretea R.Tx 1937: Arrhenatheretalia elatioris Tüxen 1931: Arrhenatherion elatioris Luquet 1926: Festucetum pratensis Soó 1938, Agrostio giganteae-Festucetum pratensis Sipaylova, Solomakha & Shelyag 1987, Festuco pratensis-Deschampsietum caespitosae Turubanova 1986, Poëtum pratensis Ravarut, Cazac et Turenschi 1956, Deschampsio-Festucetum rubrae Sapegin 1986, Trifolio-Festucetum rubrae Oberdorfer 1957, Anthoxantho odorati-Agrostietum tenuis Sillinger 1933, Anthyllidi vul-nerariae-Trifolietum montani W. Mat. 1980, com. Medicago lupulina-Trifolium repens; Cynosurion cristati Tx. 1947: Lolietum perennis Gams 1927

**38.** Охарактеризувати автотрофні блоки раритетних екосистем наведених у таблиці.

Код	Назва оселища англійською мовою	Назва оселища українською мовою
G1.41	<i>Alnus</i> swamp woods not on acid peat	Заболочені вільхові ліси на некісломому торфі
G1.51	<i>Sphagnum Betula</i> woods	Березові ліси зі сфагновими мохами

**39.** Визначити синтаксономічне різноманіття екосистем мезогігрофітних лук Українського Полісся за наведеним фрагментом синтаксономічної схеми

Molinio-Arrhenatheretea R.Tx 1937: Molinetalia Koch. 1926: Mentho longifoliae-Juncion inflexi T. Müller et Görs ex de Foucault 2009: Juncetum effusi (Pauca 1941) Soó 1947, Junco effusi-Molinietum caeruleae Tüxen 1954, Selino-Molinietum caeruleae Kuhn 1937; Deschampsion caespitosae Horvatic 1930: Poo trivialis-Alopecuretum pratensis Regel 1925, Poo palustris-Alopecuretum pratensis Shel.-Sos. et al. 1987, Agrostio caninae-Alopecuretum pratensis Kuzemko 2012, Cnidio dubii-Deschampsietum caespitosae HUNDT ex. PASS. 1960, *Holcetum lanati* Issler 1934, Lathyro palustris-Gratioletum officinalis Balátová-Tuláčková 1966; Calthion palustris R.Tx 1937: Scirpetum sylvatici Ralski 1931, Caricetum caespitosae Steffen 1931, Sanguisorbo-Polygonetum Balatova-Tulačova 1985; Filipendion

ulmariae Segal in Westhoff & den Held 1969: Lysimachio-Filipenduletum Balátová-Tuláčková 1978, Veronico-Euphorbietum Kornaš 1963.

**40.** Охарактеризувати автотрофні блоки раритетних екосистем наведених у таблиці.

Код	Назва оселища англійською мовою	Назва оселища українською мовою
G1.8	Acidophilous <i>Quercus</i> dominated woodland	Ацидофільні ліси з домінуванням <i>Quercus</i>
G1.A1	<i>Quercus-Fraxinus-Carpinus betulus</i> woodland on eutrophic and mesotrophic soils	Дубово-ясенево-грабові ліси на евтрофних і мезотрофних ґрунтах

**41.** Визначити синтаксономічне різноманіття пустищних чагарничкових екосистем Українського Полісся за наведеним фрагментом синтаксономічної схеми

Calluno-Ulicetea Br.-Bl. et Tüxen ex Klika et Hadač 1944: Vaccinio myrtilli-Genistetalia pilosae Schubert ex Passarge 1964: Calluno-Genistion pilosae P. Duvigneaud 1945: Calluno-Genistetum R.Tx 1937, com. Calluna vulgaris; Euphorbio-Callunion Schubert ex Passarge 1964: Euphorbio cyparissiae-Callunetum vulgaris Schubert ex Passarge 1964, Scabioso canescens-Genistetum Balcerk. Et Brzeg 1993.

**42.** Охарактеризувати автотрофні блоки раритетних екосистем наведених у таблиці.

Код	Назва оселища англійською мовою	Назва оселища українською мовою
G3.1F	Enclave <i>Picea abies</i> forests	Острівні ялинові ліси
G3.E	Nemoral bog conifer woodland	Заболочені хвойні ліси неморальної зони

**43.** Визначити синтаксономічне різноманіття пустищних трав'яних екосистем Українського Полісся за наведеним фрагментом синтаксономічної схеми

Nardetea strictae Rivas Goday et Borja Carbonell in Rivas Goday et Mayor López. 1966: Nardetalia Preis. 1950: Violion caninae Schwckerath 1944: Polygalo vulgaris-Nardetum strictae Oberd. 1957, Campanulo rotundifoliae-Dianthetum deltoidis Balátová-Tuláčková 1980, Calluno-Nardetum Hrync 1959, Nardo-Juncetum squarrosi (Oberdorfer 1957) Passarge 1964, Juncetum squarrosi Oberdorfer 1934, Luzula pallescens-Nardetum strictae.

**44.** Охарактеризувати автотрофні блоки раритетних екосистем наведених у таблиці.

Код	Назва оселища англійською мовою	Назва оселища українською мовою
G3.E	Nemoral bog conifer woodland	Заболочені хвойні ліси неморальної зони
G3.1F	Enclave <i>Picea abies</i> forests	Острівні ялинові ліси

**45.** Визначити синтаксономічне різноманіття узлісних екосистем Українського Полісся за наведеним фрагментом синтаксономічної схеми

Trifolio-Geranieta Th.Müll 1962: Origanetalia Th.Müll 1962: Trifolion medii Th.Müll 1962: Agrimonio-Vicietum cassubicae (Passrge 1967) Dengler et al 2006, Agrimonio eupatoriae-Trifolietalia medii (Th.Müll 1962) Dengler et al 2003, Trifolio-Melampyretum nemorosi Dierschke 1973, Vicietum sylvaticae Oberd et Müll in Th.Müll 1962, Vicio cassubicae-Trifolietum Passrge 1979, Artemisio-Peucedanum oreoselini Passrge 1979; Geranion sanguinei Tüxen in Müller 1962: Campanulo-Vicietum temuifoliae Krausch in Müller 1962, Origanum vulgaris-Vincetoxicetum hirundinariae Kolbek et. Petříček

ex Wojterska 2003, Geranio-Anemonetum sylvestris Th.Muller 1962, Geranio-Trifolietum alpestris Th.Muller 1962, Trifolio medii-Astragaletum ciceris Reichh. in. Hilb., et al 1982; Melampyro-Holcetalia Passarge in Theurillat et al. 1995: Melampyrion pratensis Passarge 1979: Sedo maxi-Peucedanetum oreoselini Brzeg 1983, Lathyro montani-Melampyretum pratensis Pass. 1967; Teucrion scorodoniae de Foucault, et al 1983: Veronico officinalis-Hieracietum murorum Klauk 1992.

**46.** Охарактеризувати автотрофні блоки раритетних екосистем наведених у таблиці.

Код	Назва оселища англійською мовою	Назва оселища українською мовою
X04	Raised bog complexes	Комплекси верхових боліт
C1.1	Permanent oligotrophic lakes, ponds and pools	Постійні оліготрофні озера, ставки та водойми

**47.** Визначити синтаксономічне різноманіття псамофітних екосистем Українського Полісся за наведеним фрагментом синтаксономічної схеми

Koelerio glaucae-Corynephoretea canescentis Klika in Klika et Novak 1941: Corynephoretalia canescentis Klika 1934: Corynephorion canescentis Klika 1931: Corniculario aculeatae-Corynephorium canescentis Steffen 1931, Corynephorion-Silenetum tataricae Libb. 1931; Koelerion glaucae Volk 1931: Diantho borbasii-Agrostietum syreistschikovii Vicherek 1972

**48.** Охарактеризувати автотрофні блоки раритетних екосистем наведених у таблиці.

Код	Назва оселища англійською мовою	Назва оселища українською мовою
C1.222	Floating <i>Hydrocharis morsus-ranae</i> rafts	Вільноплаваючі скупчення <i>Hydrocharis morsus-ranae</i>
C1.223	Floating <i>Stratiotes aloides</i> rafts	Вільноплаваючі скупчення <i>Stratiotes aloides</i>

**49.** Визначити синтаксономічне різноманіття піонерних екосистем Українського Полісся за наведеним фрагментом синтаксономічної схеми

Sedo-Scleranthetetea Br.-Bl. 1955: Alysso alyssoidis-Sedetalia albi Moravec 1967: Alysso alyssoidis-Sedion Oberdorfer et Müller in Müller 1961: Sedo acri-Dianthetum hypanicii nova, com. Carlina biebersteinii; Sedo-Scleranthetalia Br.-Bl. 1955: Hyperico perforati-Scleranthion perennis Moravec 1967: Thymo pulegioidis-Sedetum sexangularis Didukh et Kontar 1998; Sedo-Scleranthion Br.-Bl. et Richard 1950: Sempervivo rutenici-Sedetum ruprechtii Didukh et Kontar 1998, Vincetoxico hirundinari-Rumicetum acetosellae Didukh et Kontar 1998.

**50.** Охарактеризувати автотрофні блоки раритетних екосистем наведених у таблиці.

Код	Назва оселища англійською мовою	Назва оселища українською мовою
C1.224	Floating <i>Utricularia australis</i> and <i>Utricularia vulgaris</i> colonies	Вільноплаваючі колонії <i>Utricularia australis</i> та <i>Utricularia vulgaris</i>
C1.225	Floating <i>Salvinia natans</i> mats	Вільноплаваючі килимки <i>Salvinia natans</i>

**51.** Визначити синтаксономічне різноманіття екосистем похідних та синантропних лісів Українського Полісся за наведеним фрагментом синтаксономічної схеми

Robinietea Jurco ex Hadač et Sofron 1980: Cheledonio-Robinietalia Jurco ex Hadač et Sofron 1980: Balloto nigrae-Robinion pseudoacaciae Hadač et Sofron 1980: Cheledonio-Pinetum sylvestris (Gorelov

1997) Davydov comb. nova prov., Chelidonio-Acerion negundo L. Ishbirdin et A. Ishbirdin 1991: Cheledonio-Aceratum negundi L. Ishbirdin et A. Ishbirdin 1991, Poo nemoralis- Carpinetum Kramarets et V.Sl.1995; Cheledonio-Robinion Hadaç et Sofron in Chytrý 2013: Cheledonio-Robinietum Jurco 1963, Impatienti parviflorae-Robinietum pseudoacaciae Sofron 1967, Sambuco nigrae-Robinietum Scepka 1982; Geo-Acerion platanoidis L. Ishbirdina et A. Ishbirdin. 1991: Geo-Aceretum platanoidis L. Ishbirdina et A. Ishbirdin 1991; Sambucetalia racemosae Oberd. ex Doing 1962: Sambuco-Salicion capreae Tx. et Neum et Oberd.1957: Sambucetum racemosae Noirfalise in Lebr. et al. ex Oberd. 1973, Salicetum capreae Schreier 1955.

**52.** Охарактеризувати автотрофні блоки раритетних екосистем наведених у таблиці.

Код	Назва оселища англійською мовою	Назва оселища українською мовою
C1.226	Floating <i>Aldrovanda vesiculosa</i> communities	Вільноплаваючі угруповання <i>Aldrovanda vesiculosa</i>
C1.25	Charophyte submerged carpets in mesotrophic waterbodies	Занурені килимки харофітів у мезотрофних водоймах

**53.** Визначити синтаксономічне різноманіття чагарникових екосистем Українського Полісся за наведеним фрагментом синтаксономічної схеми

Rhamno-Prunetea Rivas Goday et Borja Carbonell ex Tüxen 1962: Prunetalia spinosae R.Tx 1952: Pruno spinosae-Rubion radulae Weber 1974: Rubo fruticosi-Prunetum spinosae Web 1974 n.inv. Witting 1974; Berberidion vulgaris Br.-Bl. ex Tx. 1952: Sambuco-Prunetum spinosae Doing 1962, Euonymo europaei-Cornetum sanguineae Passarge 1957, Rhamno-Cornetum sanguinei Pass. (1957) 1963; Prunion spinosae Soó (1931) 1940: Prunetum spinosae R. Tx. 1952, com. Melisa transilvanica-Spirea hypericifolia.

**54.** Охарактеризувати автотрофні блоки раритетних екосистем наведених у таблиці.

Код	Назва оселища англійською мовою	Назва оселища українською мовою
C1.32	Free-floating vegetation of eutrophic waterbodies	Вільноплаваюча рослинність евтрофних водойм
C1.33	Rooted submerged vegetation of eutrophic waterbodies	Вкорінена занурена рослинність евтрофних водойм

**55.** Визначити синтаксономічне різноманіття екосистем хвойних лісів Українського Полісся за наведеним фрагментом синтаксономічної схеми

Vaccinio-Piceetea Br.-Bl. in Br.-Bl. et al. 1939. Piceetalia excelsae Pawlowski et al. 1928: Piceion Pawlowski et al. 1928: Eu-Piceetum(Cajander 1921)Kielland-Lund 1962, Querco-Piceetum (W. Mat. 1952) W. MAT. et POLAK. 1955, Sphagno girgensohnii-Piceetum (Br.-Bl. 1939) Polak. 1962; Pinetalia sylvestris Oberdorfer 1957: Dicrano-Pinion (Libbert 1933) Matuszkiewicz 1962: Cladonio-Pinetum Juraszek 1927, Dicrano-Pinetum Preising et Knapp ex Oberdorfer 1957, Leucobryo-Pinetum Mat. (1962) 1973, Peucedano-Pinetum W.Mat (1962) 1973, Veronico incanae-Pinetum Bulokhov et Solomeshch 2003, Molinio-Pinetum W.Mat et J.Mat 1973, Vaccinio uliginosae-Pinetum Kleist 1929.

**56.** Охарактеризувати автотрофні блоки раритетних екосистем наведених у таблиці.

Код	Назва оселища англійською мовою	Назва оселища українською мовою
C1.33	Rooted submerged vegetation of eutrophic waterbodies	Вкорінена занурена рослинність евтрофних водойм
C1.3413	<i>Hottonia palustris</i> beds in shallow water	Зарості <i>Hottonia palustris</i> на мілководдях

**57.** Визначити синтаксономічне різноманіття екосистем широколистяних лісів Українського Полісся за наведеним фрагментом синтаксономічної схеми

Carpino-Fagetea sylvaticae Jakucs ex Passarge 1968: Aceretalia pseudoplatani Moor 1976: Tilio platyphylli-Acerion pseudoplatani Klika 1955: Poo nemoralis-Tilietum cordatae Yakushenko 2004; Alnion incanae Pawłowski et al. 1928: Ficario-Ulmetum minoris Knapp 1942, Stellario nemorum-Alnetum glutinosae Lohm 1957, com. Carici brizoidi-Alnus glutinosa; Carpinetalia betuli Fukarek 1968: Aceri campestris-Quercion roboris Bulokhov et Solomeshch in Bulokhov et Semenishchenkov 2015; Mercuriali perennis-Quercetum roboris Bulokhov et Solomeshch in Bulokhov et Semenishchenkov 2015; Carpinion betuli Issl. 1931: Carici pilosae-Carpinetum R. Neuchasl et Neuchaslova 1964, Galeobdoloni luteae-Carpinetum Shevchyk Bakalyna et V. Sl 1996, Tilio cordatae-Carpinetum Tracz 1962, Melampyro nemorosi-Carpinetum Pass 1957, Stellario holosteaе-Carpinetum betuli Oberdorfer 1957.

**58.** Охарактеризувати автотрофні блоки раритетних екосистем наведених у таблиці.

Код	Назва оселища англійською мовою	Назва оселища українською мовою
C1.3413	<i>Hottonia palustris</i> beds in shallow water	Зарості <i>Hottonia palustris</i> на мілководдях
C1.4	Permanent dystrophic lakes, ponds and pools	Постійні дистрофні озера, ставки та водойми

## СПИСОК ПЕРШОДЖЕРЕЛ

1. Braun-Blanquet, J., 1965. Plant Sociology: The Study of Plant Communities. Hafner Publ. Comp., New York.
2. Bren A., Khomiak I., Khomiak O. Application of a comprehensive analysis of renewable vegetation of sand quarries. // Тези Всеукраїнської науково-практичної конференції здобувачів вищої освіти і молодих учених “Сталий розвиток країни в рамках Європейської інтеграції” – Житомир : ЖДТУ, 2021. С. 74
3. Bren A., Khomiak I., Khomiak O. Modern tendencies of changes of methodological approaches to studying of the restoration natural vegetation in post-mining areas // Матеріали ІІ всеукраїнської науково-практичної конференції «Українське Полісся: проблеми та тренди сучасного розвитку». Ніжин: НДУ ім. Гоголя, 2022. С. 10-12.
4. Brigg, J.C. (1974) Marine Biogeography. McGraw-Hill, New York, 475 pp.
5. Darwin, C. R. On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life London: John Murray. 1859. 502 p.
6. Ivan Khomiak, Oleksandr Harbar, Nataliia Demchuk, Iryna Kotsiuba, and Iryna Onyshchuk Above-ground phytomas dynamics in autogenic succession of an ecosystem. Forestry ideas, 2019, vol. 25, No 1 (57): 136–146.
7. Jørgensen, S.E. An Integrated Ecosystem Theory. Ann. – Eur. Acad. Sci. (2006-2007) Liège: EAS Publishing House, 19-33.
8. Jørgensen, S.E. *Integration of Ecosystem Theories: A Pattern*, 3rd edition. Kluwer Academic Publ. Comp. Dordrecht, The Netherlands, 2002, 432 pp.
9. Kapets N. V. Barsukov O. O., Vynokurov D. S., Khomyak I. V. Pioneer lichen communities of the Teteriv River Basin (Ukraine). Acta Botanica Hungarica 2018. 60(3–4), pp. 331–355.
10. Khomiak I., Onishchuk I., Demchuk N. Phytoindicators of ecosystem dynamics Ring-banc Ukrainian Polissia ScienceRise:Biological Science. – 2018 №4 (13) P. 25-30.
11. Khomiak I., Onishchuk I., Demchuk N. Phytoindicators of ecosystem dynamics in Ring-banc Ukrainian Polissia ScienceRise:Biological Science. – 2018 №4 (13) P. 25-30.
12. Möbius Karl August Die Auster und die Austernwirthschaft. Verlag von Wiegandt, Hemple & Parey, 1877. 126 p.
13. Odum, E.P., 1971. Fundamentals of Ecology. Saunders, Philadelphia 740 pp.
14. Oleksandr Harbar, Ivan Khomiak, Iryna Kotsiuba, Nataliia Demchuk and Iryna Onyshchuk. Anthropogenic and natural dynamics of landscape ecosystems of the Slovechansko-Ovruchsky ridge (Ukraine). Soc. ekol. Zagreb, Vol. 30 (2021.), No. 3. P. 347-367.
15. Raymond L. Lindeman The Trophic-Dynamic Aspect of Ecology. Ecology, Vol. 23, No. 4. (Oct., 1942), pp. 399-417
16. Svirezhev Y.M. Thermodynamics and ecology. Ecological Modelling 132 (2000) 11–22.
17. Svirezhev, Yu. Jørgensen S.E. Towards a Thermodynamic Theory for Ecological Systems Elsevier Ltd. 2004 380 p.
18. Vlasenko Ruslana, Khomiak Ivan, Harbar Oleksandr, Demchuk Nataliia (2020) Lumbricides as a bio-indicators of the influence of electrical transmission line in the conditions of Ukrainian Polissia. Travaux du Muséum National d’Histoire Naturelle “Grigore Antipa” (63 (1)). pp. 4-18.
19. Weber, H.E., J. Moravec and J.P. Theurillat, 2000. International code of phytosociology nomenclature 3rd edition. J. Vegetat. Upsala Sci., 11: 739-768.
20. Александрова В.Д. Классификация растительности: Обзор принципов классификации и классификационных систем в разных геоботанических школах. – Л.: Наука, . – 275 с.
21. Анучин Н.П. Лесная таксация / Н.П. Анучин. – М. : Лесн. пром.-сть, 1977. – 512 с.
22. Білявський Г.О., Падун М.М., Фурдуй Р.С. Основи загальної екології. — К., .



23. Влияние различных клонов сосны обыкновенной на свойства дерново-подзолистой почвы / Н. Б. Наумова [и др.] // Сибирский экологический журнал. - 2005. - Т. 12, N 5. - С. 915-924.
24. Гамза Б.В., Хом'як І.В. Перспективи створення екологічного коридору в Брусилівському районі // Біологічні дослідження – 2015: Збірник наукових праць. – Житомир: ПП «Рута», 2015. – С. 238-239.
25. Гамза Б.В., Хом'як І.В. Потенціал утворення елементів екомережі в околицях Брусилова. // Тези XI Всеукраїнської наукової on-line конференції студентів, магістрів та аспірантів з міжнародною участю “Сучасні проблеми екології” м. Житомир, 15 травня 2015 року. – Житомир: Видавництво ЖДТУ, 2015. – С. 36
26. Гельфер Я. М. История и методология термодинамики и статистической физики. 2-е изд. — М.: Высшая школа, 1981. — 536 с.
27. Голубець М. А. Екосистемологія. — Львів : Поллі, 2000. — 316 с.
28. Голяченко Ю. Хом'як І.В. Екологічна характеристика відвалів піщаного кар'єру в смт. Володарськ-Волинський. // Тези XI Всеукраїнської наукової on-line конференції студентів, магістрів та аспірантів з міжнародною участю “Сучасні проблеми екології” м. Житомир, 15 травня 2015 року. – Житомир: Видавництво ЖДТУ, 2015. – С. 38.
29. Григора І.М., Соломаха В.А. Основи фітоценології. – К.: Фітосоціоцентр, 2000. – 240 с.
30. Гродзинський Д.М. Основи ландшафтної екології. – К.,: Либідь, . – 224 с.
31. Гусаківська О.О., Василенко О.М., Хом'як І.В. Екологічна характеристика діагностичного виду *Rubus caesius*L. // Матеріали V науко-практичної конференції для молодих учених та студентів «Біологічні дослідження – 2014» (Житомир, 4-5 березня 2014). – Житомир, Видавництво ЖДУ 2014. – С. 49-50.
32. Гусаківська О.О., Хом'як І.В., Гарбар О.В. Популяційно-генетична характеристика *Rubus caesius* L. На території Центрального Полісся // Біологічні дослідження – 2015: Збірник наукових праць. – Житомир: ПП «Рута», 2015. – С. 251-252
33. Гусаківська О.О., Хом'як І.В., Популяційно-генетична характеристика *Rubus caesius* в умовах антропогенного тиску різного ступеня. // Тези XI Всеукраїнської наукової on-line конференції студентів, магістрів та аспірантів з міжнародною участю “Сучасні проблеми екології” м. Житомир, 15 травня 2015 року. – Житомир: Видавництво ЖДТУ, 2015. – С. 37
34. Дідух Я.П. Структура классификационных единиц растительности и ее таксономические категории //Екологія і ноосферологія, – 1995 – Т.1, № 1-2. – С. 56-73.
35. Дідух Я.П. Етюди фітоценології. К.: Арістей, 2008. – 268 с.
36. Дідух Я.П. Лисенко Г. Проблеми термодинамічного оцінювання структури та організації екосистем // Вісн. НАН України. — 2009. — N 5. — С. 16-27.
37. Дідух Я.П. Методологічні підходи до створення класифікації екосистем // Укр. ботан. журн. – 2004. – Т.61, № 1. – С. 7- 17.
38. Дідух Я.П. Плюта П.Г. Фітоіндикація екологічних факторів. Київ : Наукова думка, 1994. 280 с.
39. Дідух Я.П. Синергетичні підходи до оцінки структури, розвитку і стійкості біотопів та проблеми прогнозування їх змін (за матеріалами наукової доповіді на засіданні Президії НАН України 29 жовтня 2014 р.) // Вісник Національної академії наук України. – 2014. – № 12. – С. 29-38.
40. Дідух Я.П. Сучасні підходи до класифікації біотичних об'єктів // Вісн. НАН України. – 2005, – № 1.-С. 32 – 45.
41. Дідух Я.П. Теоретичні підходи до створення класифікації екосистем. // Укр. фітоцен. збірник. – К.: 2005. – Сер.С, вип. 23 – С. 3-15.
42. Дідух Я.П., Лисенко Г.М. Проблеми термодинамічного оцінювання структури та організації екосистем // Вісн. НАН України. — 2010. — № 5. — С. 16—27.
43. Дідух Я.П., Хом'як І.В. Територіальний розподіл лісових екосистем Словечансько-Овруцького краю Укр. фітоцен. збірник. – Сер. С, вип. 23 К.: Фітосоціоцентр, 2005. – С. 91-106.

44. Дідух Я.П., Хом'як І.В. Оцінка енергетичного потенціалу екотопів залежно від ступеня їх гемеробії на прикладі Словечансько-Овруцького кряжу УБЖ №1 2007 С 235-243
45. Дідух Я.П., Шеляг-Сосонко Ю.Р. Класифікація екосистем – імператив національної екомережі України // Укр. ботан. журн. – 2001. – Т.58, 4. – С. 393 – 403
46. Дмитренко Д.Р., Хом'як І.В. Синантропні рослини міста Житомира // Біологічні дослідження – 2015: Збірник наукових праць. – Житомир: ПП «Рута», 2015. – С. 253-255
47. Максименко І.Ю., Хом'як І.В. Характеристика рослинних угруповань асоціації *Ribeso nigri-Alnetum SOL-GORM* в околицях Малина. // Тези XI Всеукраїнської наукової on-line конференції студентів, магістрів та аспірантів з міжнародною участю “Сучасні проблеми екології” м. Житомир, 15 травня 2015 року. – Житомир: Видавництво ЖДТУ, 2015. – С. 41
48. Миркин Б.М. Современная наука о растительности / Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Соломещ А.И. – М. : Логос, 2001. – С. 99–106.
49. Мотиженець Т.О., Хом'як І.В. Екологічна характеристика екосистем з автотрофним блоком у вигляді фітоценозів класу *Nardo-Calunetea* Центрального Полісся. // Тези XI Всеукраїнської наукової on-line конференції студентів, магістрів та аспірантів з міжнародною участю “Сучасні проблеми екології” м. Житомир, 15 травня 2015 року. – Житомир: Видавництво ЖДТУ, 2015. – С. 42.
50. Мотиженець Т.О., Хом'як І.В. Еколого-ценотична характеристика діагностичних видів *Nardo-Calunetea* Центрального Полісся. // Матеріали V науко-практичної конференції для молодих учених та студентів «Біологічні дослідження – 2014» (Житомир, 4-5 березня 2014). – Житомир, Видавництво ЖДУ 2014. – С. 74.
51. Ничипоренко А.В., Хом'як І.В. Перспективи розвитку лісового заказника місцевого значення «Над Тетеревом». Тези XI Всеукраїнської наукової on-line конференції студентів, магістрів та аспірантів з міжнародною участю “Сучасні проблеми екології” м. Житомир, 15 травня 2015 року. – Житомир: Видавництво ЖДТУ, 2015. – С. 48.
52. Одум Ю. Экология. – М.,: Мир, , – Т.1. – 328 с.
53. Одум Ю. Экология. – М.,: Мир, , – Т.2, – 376 с.
54. Олійник Я.Б. Основи екології: підручник / Я.Б. Олійник, П.Г. Шищенко, О.П. Гавриленко. – К. : Знання, 2012. – 558 с.
55. Пастушинська Т.М., Хом'як І.В. Екологічна характеристика діагностичних видів класу *Robinetea*. // Матеріали V науко-практичної конференції для молодих учених та студентів «Біологічні дослідження – 2014» (Житомир, 4-5 березня 2014). – Житомир, Видавництво ЖДУ 2014. – С. 85-86.
56. Раменский А.Г. Избранные работы / А.Г. Раменский. – Л. : Наука, 1971. – 334 с.
57. Родин Л.К., Ремезов Н.П., Базилевич Н.И. Методические указания к изучению динамики и биологического круговорота в фитоценоза. Л., Наука, 1967. – 145 с.
58. Розова С.С. Классификационная проблема в современной науке / С.С. Розова. – Новосибирск : Наука, 1986. – 223 с.
59. Сорокина О.А. Сорокин Н.Д. Влияние сосновых культур на биологические свойства старопахотных почв Лесоведение. 2006. № 3. С. 24-30
60. Теорія систем в екології: підручник / Ю. Г. Масікевич, О. В. Шестопалов, А. А. Негадайло та ін. – Суми: Сумський державний університет, 2015. – 330 с.
61. Хаурдінова Г. О. Формування надземної фітомаси насаджень сосни звичайної на перелогах Київського Полісся / Г. О. Хаурдінова, В. В. Мороз // Збалансоване природокористування. - 2013. - № 2-3. - С. 67-70.
62. Хом'як І.В., Демчук Н.С., Коцюба І.Ю., Ястребова Я.В. Еколого-ценотична характеристика популяції *Heraclеum sosnowskyi* Manden на території Центрального Полісся 2019. Екологічні науки № 1(24). Т. 2 . С. 126-129.
63. Хом'як І.В., Онищук І.П. Коцюба І.Ю., Брень А.Л., Шкилюк Ю.В. Рецензія на монографічне видання «Продромус рослинності України». 2020. Екологічні науки № 2(29). Т. 1 . С. 170-173.

64. Хом'як І.В., Онищук І.П., Коцюба І.Ю., Брень А.Л., Шкилюк Ю.В. Рецензія на монографічне видання «Продромус рослинності України». 2020. Екологічні науки № 2(29). Т. 1 . С. 170-173.
65. Хом'як І.В. Використання моделі класифікаційних пірамід для визначення екосозологічного статусу екосистем // Матеріали першої міжнародної конференції науково-практичної конференції «Природа Волині й Поділля: дослідження і охорона». (Броди, 3-5 червня 2015 року). – Львів. Ліга-Прес, 2015. – С. 112-122.
66. Хом'як І.В. Вплив інвазій видів-трансформерів на динаміку рослинності перелогів Українського Полісся. Біоресурси і природокористування. ТОМ 10, № 1-2 (2018). С. 29-35.
67. Хом'як І.В. Вплив умов середовища на напрям первинних сукцесій в районі виходів лесових порід Правобережного Полісся. Питання біоіндикації та екології. – 2015. – Вип. 20, № 1. – С. 35-46.
68. Хом'як І.В., Гусаківська О.О., Хом'як Д.І. Фундаментальна екосистемологія та охорона природи. // Матеріали міжвузівської науково-практичної конференції «Екологічний розвиток країни в рамках Європейської інтеграції» (28 травня 2014). – Житомир, Видавництво ЖДУ 2014. – С. 34-35
69. Хом'як І.В., Демчук Н.С., Мостіпака Т.П. Короткий курс соціоекології. Житомир. Видавництво ЖДУ, 2019, 96 с.
70. Хом'як І.В. Класифікація і антропогенна трансформація екосистем Словечансько-Овруцького кряжу : автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. біол. наук : спец. 03.00.16. «екологія» / І.В., Хом'як. – К., 2010. – 20 с.
71. Хом'як І.В. Особливості антропогенного впливу на природну динаміку екосистем Українського Полісся. Екологічні науки. 2018. №1 (20) том 2. С. 69-73.
72. Хом'як І.В. Особливості антропогенного впливу на природну динаміку екосистем Українського Полісся. Екологічні науки. 2018. №1 (20) том 2. С. 69-73.
73. Хом'як І.В. Фітоіндикаційний аналіз ступеня трансформації екосистем Центрального Полісся. // Питання біоіндикації та екології – 2012. Вип. 17, №1. С. 3-11
74. Хом'як І.В., Василенко О.М., Гарбар Д.А., Андрійчук Т.В., Костюк В.С., Власенко Р.П., Шпаковська Л.В., Демчук Н.С., Гарбар О.В., Онищук І.П., Коцюба І.Ю. Методологічні підходи до створення інтегрованого синфітоіндикаційного показника антропогенної трансформації. Екологічні науки. 2020, № 5 (32). Т. 1 . С. 136-141.
75. Хом'як І.В., Демчук Н.С., Василенко О.М. Фітоіндикація антропогенної трансформації екосистем на прикладі Українського Полісся. Екологічні науки. 2018. №3 (22). С. 113-118.
76. Хом'як І.В., Демчук Н.С., Василенко О.М. Фітоіндикація антропогенної трансформації екосистем на прикладі Українського Полісся. Екологічні науки. 2018. №3 (22). С. 113-118.
77. Хом'як І.В., Зарічна М.С., Демчук Н.С., Костюк В.С., Василенко О.М., Власенко Р.П., Гарбар Д.А. Вплив зарегулювання течії на динаміку екосистем річки Лісна (Житомирська область) Екологічні науки № 2(35). С 45-48.
78. Хом'як І.В., Коростецький В.О. Соціоекологія з основами екологічної етики. (посібник для студентів класичних університетів). – Житомир. – 2011. ПП «Рута» с.268.
79. Хом'як І.В., Мшанецька В.В., Костюк В.С., Шпаковська Л.В., Демчук Н.С., Андрійчук Т.В., Онищук І.П. Оцінка екосозологічного потенціалу території за допомогою аналізу синфітоіндикаційних моделей динаміки. Екологічні науки. 2020, № 6 (33). Т. 1 . С. 178-184.
80. Хом'як І.В., Онищук І. П. Поширення *Polystichum aculeatum* (L.) Roth. (*Dryopteridaceae*) на території Словечансько-Овруцького кряжу // Наукові записки НаУКМА. Біологія та екологія. – 2018. – Том 1. – С. 48-51.
81. Хом'як І.В., Онищук І. П. Поширення *Polystichum aculeatum* (L.) Ro (*Dryopteridaceae*) на території Словечансько-Овруцького кряжу // Наукові записки НаУКМА. Біологія та екологія. – 2018. – Том 1. – С. 48-51.

82. Хом'як, І. В., Костюк, В. С., Гарбар, О. В., Демчук, Н. С., Андрійчук, Т. В., Власенко, Р. П., Гарбар, Д. А., Онищук, І. П., Шпаковська, Л. В., Омельчук, М. О. (2021) Особливості розміщення оселищ із різним ступенем антропогенної трансформації. Екологічні науки (7). pp. 67-71.
83. Хомяк І.В. Гарбар О.В. Никончук Є. Демчук Н.С. Гарбар Д.А. Еколого-ценотична характеристика популяції *Hedera helix* L. (Araliaceae) на території Словечансько-Овруцького кряжу. *Lesia Ukrainka Eastern European National University Scientific Bulletin Series: Biological Sciences*, 2019, 3 (387). – С. 32-37.
84. Шредингер Э. Что такое жизнь? С точки зрения физика / Пер. с англ. - М.: Атомиздат. -1972. - 88 с.
85. Андриенко Т.Л. Находки на Словечанско-Овручской возвышенности (Украинское Полесье) / Андриенко Т.Л., Попович С.Ю., Прядко Е.И. // Ботан. журн. – 1984. – Т. 69, № 7. – С. 958–962.
86. Балашев Л.С. Антропогенные изменения лугов Украинского Полесья / Л.С. Балашев // Экология. – 1991. – № 1. – С. 3–9.
87. Балашов Л.С. Антропогенні зміни, оптимізація використання та охорона трав'янистої рослинності Полісся і Лісостепу України : автореф. дис. на здобуття наук. ступеня д-ра біол. наук : спец. 03.00.05 “Ботаніка” / Л.С. Балашов. – К., 1994. – 48 с.
88. Балашов Л.С. Класифікація екосистем заплавних лук України / Л.С. Балашов, В.А. Соломаха // Укр. фітоцен. збірник. Серія С. – К. : Фітосоціоцентр, 2005. – Вип. 23. – С. 107–113.
89. Бачурина Г.Ф. Торфові болота Українського Полісся, їх загальний характер, рослинність, стратиграфія та шляхи розвитку / Г.Ф. Бачурина. – К. : Наукова думка, 1964. – 207 с.
90. Брадис Е.М. Лесные болота Украинского Полесья верхового и переходного типов / Е.М. Брадис // Труды Ин-та леса АН СССР. – 1955. – Т. 31. – С. 74–80.
91. Брадис Е.М. Эвтрофные и мезотрофные сфагновые болота УССР / Е.М. Брадис, Т.Л. Андриенко // Типы болот СССР и принципы их классификации. – Л. : Наука, 1974. – С. 115–120.
92. Брадіс Є.М. Болота УРСР / Є.М. Брадіс, Г.Ф. Бачурина. – К. : Наукова думка, 1969. – 241с.
93. Брадіс Є.М. Поліська підпровінція / Є.М. Брадіс, Т.Л. Андриенко // Геоботанічне районування Української РСР. – К. : Наукова думка, 1977. – С. 73–136.
94. Брадіс Є.М. Рослинний покрив боліт УРСР / Є.М. Брадіс // Рослинність УРСР : болота. – К. : Наукова думка, 1969. – С. 34–134.
95. Бурда Р.И. Антропогенная трансформация флоры / Р.И. Бурда. – К. : Наукова думка, 1991. – 168 с.
96. Бурда Р.І. Застосування методики оцінки антропоотолерантності видів вищих рослин при створенні “Екофлори України” / Р.І. Бурда, Я.П. Дідух // Укр. фітоцен. збірник. Серія С. – К., 2003. – № 1. – С. 34–44.
97. Вернадский В.И. Проблемы биогеохимии / В.И. Вернадский. – М. : Знание, 1980. – 320 с.
98. Вернадський В.І. Вибрані праці / В.І. Вернадський. – К., 1969. – 439 с.
99. Виноградов Б.В. Основы ландшафтнoй экологии / Б.В. Виноградов. – М. : ГЕОС, 1998. – 418 с.
100. Воробйов С.О. Класифікація та охорона рослинного покриву ялиників Полісся / С.О. Воробйов // Рослинність хвойних лісів України. – К. : Фітосоціоцентр, 2003. – С. 5–12.
101. Воробйов С.О. Попередній продромус суходільних лісів та рідколісь природного та штучного походження з переважанням або помітною участю *Pinus sylvestris* L, s.L рівнинної частини України / С.О. Воробйов // Рослинність хвойних лісів України. – К. : Фітосоціоцентр, 2003. – С. 13–42.
102. Воробйов Є.О. Синтаксономія рослинності Поліського Природного заповідника / Є.О. Воробйов, Л.С. Балашов, В.А. Соломаха // Укр. фітоцен. збірник. Серія А. – К., 1997. – Вип. 1. – 128 с.

103. Воробйов Є.О. До питання класифікації екосистем / Є.О. Воробйов, О.О. Сенчило // Укр. фітоцен. збірник. Серія С. – К. : Фітосоціоцентр, 2005. – Вип. 23. – С. 77–90.
104. Воробйов Є.О. Нова знахідка *Polystichum aculeatum* (L.) Roth на Словечансько-Овруцькому кряжі / Є.О. Воробйов // Укр. фітоцен. Збірник. Серія А. – Київ, 1997. – Вип. 2. – С. 114.
105. Всеєвропейська стратегія збереження біологічного та ландшафтного різноманіття (укр. мовою.). – К : Авалон, 1998. – 52 с.
106. Генсірук С.А. Лісові ресурси Україні, їх охорона і використання / С.А. Генсірук, В.С. Бондар. – К. : Наукова думка, 1973. – 528 с.
107. Геоботанічне районування Української РСР / [упоряд. А.І. Барабич]. – К. : Наукова думка, 1977. – 304 с.
108. Географічна енциклопедія України : в 3 т. / [Відп. ред. О.М. Маринич]. – К. : УЕ, 1989 – . – Т.3. – 1993.– 480 с.
109. Герасимов И.П. Ледниковый период на территории СССР / И.П. Герасимов, К.К. Марков. – М. : Изд-во АН СССР, 1939. – 462 с.
110. Гідролого-екологічний тлумачний словник / [за ред. А.В. Яцика]. – К. : Урожай, 1995. – 156 с.
111. Гідрохімія та радіогеохімія річок і боліт Житомирської області [за ред. С.І. Сніжка, О.О. Орлова]. – Житомир : Волинь, 2002. – 262 с.
112. Гірничий енциклопедичний словник : в 3 т. / [за ред. В.С. Білецького]. – Донецьк : Східний видавничий дім, 2001– . – Т. 1. – 269 с.
113. Гойжевский А.А. Циклы мезокайнозойского осадконакопления на Украинском щите / А.А. Гойжевский, О.Е. Шевченко // Геологический журнал. – 1978. – Т. 38, № 6. – С. 1–9.
114. Голубець М.А. Екосистемологія / М.А. Голубець. – Львів : Поллі, 2000. – 316 с.
115. Григора И.М. Сосново-пушицево-сфагновые сообщества в Украинском Полесье / И.М. Григора // Научные доклады высшей школы. Серия : биол. науки. – 1969. – № 2. – С. 70–74.
116. Григора І.М. Евтрофні березові болота Українського Західного і Центрального Полісся / І.М. Григора // Наукові праці Української академії с/г наук. – 1972. – Вип. 72. – С. 72–82.
117. Григора І.М. Лісові болота Українського Полісся : походження, динаміка, класифікація / Григора І.М., Воробйов С.О., Соломаха В.А. – К. : Фітосоціоцентр, 2005. – 515 с.
118. Григора І.М. Лісові болотні угруповання з участю дуба звичайного на Житомирському Поліссі / І.М. Григора // Укр. ботан. журн. – 1972. – Т. 29, № 6. – С. 723–730.
119. Григора І.М. Лісові осикові болота Житомирського Полісся / І.М. Григора // Наукова праці Укр. академії с.-г. наук. – К., 1971. – Вип. 40. – С. 101–105.
120. Григора І.М. Лісові очеретяні болота Українського Полісся / І.М. Григора // Укр. ботан. журн. – 1976. – Т. 33, № 5. – С. 519–525.
121. Григора І.М. Типологічна характеристика лісових боліт Українського Полісся / І.М. Григора // Наукова праці УСГА : рослинні ресурси Українського Полісся та їх використання. – К., 1976. – Вип. 178. – С. 10–17.
122. Гродзинський Д.М. Основи ландшафтної екології / Д.М. Гродзинський. – К. : Либідь, 1993. – 224 с.
123. Дидух Я.П. Проблемы активности видов растений / Я.П. Дидух // Ботан. журн. – 1982. – Т. 7, № 67. – С. 925–935.
124. Дидух Я.П. Растительный покров Горного Крыма : структура, динамика, эволюция и охрана / Я.П. Дидух. – К. : Наукова думка, 1992. – С 10–14.
125. Дидух Я.П. Структура классификационных единиц растительности и ее таксономические категории / Я.П. Дидух // Екологія і ноосферологія. – 1995 – Т. 1, № 1-2. – С. 56–73.
126. Дидух Я.П. Сущность классификации / Я.П. Дидух, Ю.Р. Шеляг-Сосонко // Продромус растительности Украины. – К. : Наукова думка, 1991 – С. 12–23.
127. Дідух Я.П. Етюди фітоєкології / Я.П. Дідух. – К. : Арістей, 2008. – 286 с.

128. Дідух Я.П. Застосування методики оцінки антропогенної витривалості видів вищих рослин при створенні “Екофлори України” / Я.П. Дідух // Укр. фітоцен. збірник. Серія С. – 2003. – № 1. – С. 34–44.
129. Дідух Я.П. Класифікація екосистем – імператив національної екомережі України / Я.П. Дідух, Ю.Р. Шеляг-Сосонко // Укр. ботан. журн. – 2001. – Т. 58, 4. – С. 393–403.
130. Дідух Я.П. Класифікація екосистем Галицько-Слобожанського екокоридору / Я.П. Дідух, А.А. Куземко // Укр. фітоцен. збірник. Серія С. – К. : Фітосоціоцентр, 2005. – Вип. 23. – С. 77–90.
131. Дідух Я.П. Методологічні підходи до створення класифікації екосистем / Я.П. Дідух // Укр. ботан. журн. – 2004. – Т. 61, № 1. – С. 7–17.
132. Дідух Я.П. Оцінка енергетичного потенціалу екотопів залежно від ступеня їх гемеробії на прикладі Словечансько-Овруцького кряжу / Я.П. Дідух, І.В. Хом’як // Укр. ботан. журн. – 2007. – Т. 64, № 1. – С. 62–77.
133. Дідух Я.П. Оцінка зволоженості екотопів / Я.П. Дідух, Г.М. Каркуцієв // Укр. ботан. журн. – 1994. – № 5. – С. 64–75.
134. Дідух Я.П. Проблема дослідження рідкісних рослинних угруповань України в аспекті класифікації Браун-Бланке / Я.П. Дідух, В.А. Соломаха // Укр. фітоцен. збірник. Серія А. – 1996. – Вип. 2. – С. 3–5.
135. Дідух Я.П. Синтаксономія рослинності відслонень кристалічних порід лісової зони України. I. Класи *Asplenietea trichomanes* та *Sedo-Scleranthetea* / Я.П. Дідух, І.С. Контар // Укр. фітоцен. збірник. Серія А. – 1998. – Вип. 2. – С. 62–90.
136. Дідух Я.П. Синфітоіндикаційний аналіз рослинних угруповань Черкасько-Чигиринського геоботанічного району / Я.П. Дідух, Ю.Ю. Гайова // Укр. ботан. журн. – 2008. – № 2. – С. 159–179.
137. Дідух Я.П. Сучасні підходи до класифікації біотичних об’єктів / Я.П. Дідух // Вісн. НАН України. – 2005. – № 1. – С. 32–45.
138. Дідух Я.П. Теоретичні аспекти вивчення флористичної та ценотичної різноманітності / Я.П. Дідух // Укр. ботан. журн. – 1999. – Т. 5, № 6. – С. 578–560.
139. Дідух Я.П. Теоретичні підходи до створення класифікації екосистем / Я.П. Дідух // Укр. фітоцен. збірник. Серія С. – К., 2005. – Вип. 23. – С. 3–15.
140. Дідух Я.П. Територіальний розподіл лісових екосистем Словечансько-Овруцького кряжу / Я.П. Дідух, І.В. Хом’як // Укр. фітоцен. збірник. Серія С. – К. : Фітосоціоцентр, 2005. – Вип. 23 – С. 91–106.
141. Дідух Я.П. Фітоіндикація екологічних факторів / Я.П. Дідух, П.Г. Плюта. – К., 1994. – 280 с.
142. Довідник природних ресурсів Житомирщини. / [укладач О.Я. Поліщук]– Житомир : Льонок, 1993. – С. 76–82.
143. Дубина Д.В. Класифікація вищої водної рослинності України : стан та перспективи / Д.В. Дубина // Укр. фітоцен. збірник. Серія А. – К., 1996. – Вип. 3. – С. 6–14.
144. Екомережа України та її природні ядра / [Шеляг-Сосонко Ю.Р., Ткаченко В.С., Андрієнко Т.Л., Мовчан ЯЛ.] // Укр. ботан. журн. – 2005. – Т. 62, № 2. – С. 142–158.
145. Екофлора України : в 5 т. / [за ред. Я.П. Дідуха]. – К. : Фітосоціоцентр, 2000– . – Т. 1. – 2000. – 283 с.
146. Екофлора України : в 5 т. / [за ред. Я.П. Дідуха]. – К. : Фітосоціоцентр, 2000– . – Т. 2. – 2004. – 480 с.
147. Екофлора України : в 5 т. / [за ред. Я.П. Дідуха]. – К. : Фітосоціоцентр, 2000– . – Т. 3. – 2002. – 496 с.
148. Екофлора України : в 5 т. / [за ред. Я.П. Дідуха]. – К. : Фітосоціоцентр, 2000– . – Т. 5. – 2002. – 496 с.
149. Жила С.М. Перспективи та проблеми створення транскордонного біосферного резервату / С.М. Жила, І.В. Хом’як // Створення транскордонного біосферного резервату та

- екологічної мережі в Поліссі. – К. : Вид-во Національного комітету України з програми ЮНЕСКО “Людина і біосфера”, 2008. – С. 153–169.
150. Коніщук В.В. Карта рослинності Черемського природного заповідника / В.В. Коніщук // Укр. ботан. журн. – 2003. – Т. 60, № 6. – С. 659–669.
  151. Коніщук В.В. Класифікація екосистем Черемського природного заповідника з використанням картографічного методу / В.В. Коніщук // Укр. фітоцен. збірник. Серія С. – 2005. – Вип. 23. – С. 62–76.
  152. Лавренко Е.М. Успехи и очередные задачи в изучении биогеоценозов суши в СССР / Е.М. Лавренко, Н.В. Дылис // Ботан. журн. – 1968. – Т.53, №2. – С. 155–167.
  153. Мельник В.І. Флористичні знахідки на Житомирському Поліссі / Мельник В.І., Баранівський О.Р., Харчишин В.Т., та ін. // Інтродукція рослин. – 2009. – № 2. – С. 3–8.
  154. Орлов О.О. Рідкісні та зникаючі види судинних рослин Житомирської області / О.О. Орлов. – Житомир : Волинь ; ПП “Рута”, 2005. – 296 с.
  155. Орлов О.О. Рослинний покрив проектованого Коростишівського національного природного парку / О.О. Орлов, Д.М. Якушенко. – К. : Фітосоціоцентр, 2005. – 180 с.
  156. Работнов Т.А. Фитоценология / Т.А. Работнов. – [3-е изд.]. – М. : Изд-во МГУ, 1992. – 350 с.
  157. Работнов Т.А. Экспериментальная фитоценология / Т.А. Работнов. – М. : Изд-во МГУ, 1998. – 240 с.
  158. Раменский А.Г. Избранные работы / А.Г. Раменский. – Л. : Наука, 1971. – 334 с.
  159. Реймерс Н.Ф. Природопользование : [словарь-справочник] / Н.Ф. Реймерс. – М. : Мысль, 1990. – 637 с.
  160. Сукачев В.Н. Основы лесной типологии и биогеоценологии // Избр. тр. – Т.1. – Л.: Наука, 1972. – 418 с.
  161. Шеляг-Сосонко Ю.Р. Головні риси екомережі України / Ю.Р. Шеляг-Сосонко // Розбудова екомережі України. – К., 1995. – С. 13-22.
  162. Biogeoclimatic Ecosystem Classification. 3. Ecosystem Classification. – Режим доступу : [http://www.for.gov.bc.ca/hre/becweb/zone.MH/06\\_Con\\_Meth.html](http://www.for.gov.bc.ca/hre/becweb/zone.MH/06_Con_Meth.html).
  163. Bissardon M. CORINE biotopes. Version original. Types d'habitats francais / Bissardon M., Guibal L, Rameau J.-C. – Nancy: ENGREF, 1997. – 175 p.
  164. Blume H.P. Ekologische Bedeutung anthropogener Bodenveränderungen H.P. Blume, H. Sukopp // Schriften-Reihe für Vegetationskunde. – 1976. – Т.10. – S. 75–89.
  165. Borhidi A. Critical Revision of the Hungarian Plant Communities / A. Borhidi. – Pécs: Janus Pannonius. University. – 1996. – 138 p.
  166. Brzeg A. Acidophilne lasy z klasy Quercetea robori-petraeae Br.-Bl. et R.Tx. w Wielkopolsce. Molinio (caeruleae)-Quercetum roboris Scam, et Pass. 1959 emend. – srodkowoeuropejska mokra dabrowa treslicowa / Brzeg A., Kasprowicz M., Krotoska T. // Bad. Fizjogr. Polska Zach. Ser. B : Botanika. – 1989. – № 34. – S. 5–36.
  167. Chmiel J. Flora roslin naezyniowich. Atlas rozmieszczenia roslin / J. Chmiel. – Poznac : Wydwo SORUS, 1993. – 212 p.
  168. Convention on biological diversity, 1992. – 31 p. – Режим доступу : <http://www.biodiv.org/doc/legal/cbd-en.pdf>.
  169. Convention on the Conservation of European Wildlife and Natural Habitats. Bern, 19.09.1979. – Режим доступу : <http://conventions.coe.int/treaty/en/Treaties/Html/104.htm>.
  170. Davies C.E. EUNIS Habitat Classification / C.E. Davies, D. Moss // Final Report to the European Topic Centre on Nature Conservation, European Environment Agency. – 1999. – 256 p.
  171. Davies C.E. EUNIS Habitat Classification Revised / Davies C.E., Moss D., Hill M.O. // European Topic Centre on Nature Protection and Biodiversity. – Режим доступу : <http://eunis.eea.BU.int>.
  172. Ellenberg H. Zeigerverte der Gefsspflanzen Mitteleuropas / H. Ellenberg // Scripta geobot. – 1979. – Vol. 9. – S. 1–122.

173. Hills G.A. The Ontario approach to forest site classification / G.A. Hills // *Silva Fenn.* – 1960. – 105 p.
174. Jackowiak B. Antropogeniczne przemiany flora roślin naczyniowych Poznań. Ser. Biologia / B. Jackowiak. – Poznań : Wyd-wo UAM, 1993. – 42. – 232 p.
175. Jalas J. Hemerobe und hemerochore Pflanzenarten. Ein terminologischer Reformversuch / J. Jalas. – *Acta. Soc. Fenn. Flora Fenn.* – 1955. – 72, № 11. – S. 1–15. 274
176. Matuszkiewicz W. Przewodnik do oznaczania zbiorowisk roślinnych polski / A. Matuszkiewicz. – Warszawa : Wydawnictwo naukowe PWN. – 2001. – 537 s.
177. Oberdorfer E. *Suddeutsche Pflanzengesellschaften* / E. Oberdorfer. – Vena : Veb Gustav Fischer Verlag, 1957. – 564 s.
178. Westhoff V. The Braun-Blanquet approach / V. Westhoff, E. van der Maarel // *Handbook of Vegetation Science. P. V : Ordination and Classification of Vegetation.* – The Hague, 1973. – P. 619–726.
179. Basco-Carrera L., Warren A., van Beek E., Jonoski A., A.Giardino. Collaborative modelling or participatory modelling? A framework for water resources management *Environ. Model. Softw.*, 91 (Supplement C) (2017), pp. 95-110.
180. Parrott L. The modelling spiral for solving ‘wicked’ environmental problems: guidance for stakeholder involvement and collaborative model development *Methods Ecol. Evol.*, 8 (8) (2017), pp. 1005-1011.
181. Reichert P., Langhans S.D., Lienert J., Schuwirth N. The conceptual foundation of environmental decision support. *J. Environ. Manage.*, 154 (2015), pp. 316-332.
182. William E. Stein, Christopher M. Berry, Linda VanAller Hernick, Frank Mannolini. Surprisingly complex community discovered in the mid-Devonian fossil forest at Gilboa // *Nature*. 2012. V. 483. Pp. 78–81.



## ДОВІДКОВО-ІНФОРМАЦІЙНІ ДАНІ ДЛЯ РОЗВ'ЯЗАННЯ ЗАДАЧ

Фітоценотична характеристика союзу *Lemnion minoris* (клас *Lemnetea*). Номери синтаксонів: *Lemnetum minoris* (1), *Lemnetum gibbae* (2), *Lemno-Spirodeletum polyrrhizae* (3), *Spirodeletum polyrrhizae* (4)

Номер опису	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Проективне покриття	85	90	95	80	95	90	80	80	80	75	75
Кількість видів	2	3	3	4	2	3	2	3	2	1	1
Номер синтаксону	1				2			3		4	
<i>Lemna minor</i>	5	5	5	4	4	1	1	2	.	.	.
<i>Lemna gibba</i>	.	.	1	.	.	5	4	.	1	.	.
<i>Spirodela polyrrhiza</i>	.	.	.	.	.	1	.	4	5	5	5
<b>D.s. Cl. Lemnetea</b>											
<i>Hydrocharis morsus-ranae</i>	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Riccia fluitans</i>	.	2	1	.	.	.	.	1	.	.	.
<b>D.s. Cl. Potametea</b>											
<i>Ceratophyllum demersum</i>	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.
<i>Potamogeton natans</i>	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.
<b>Інші види</b>											
<i>Polygonum amphibium</i>	.	.	.	2	.	.	.	.	.	.	.
<i>Equisetum fluviatile</i>	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.

Фітоценотична характеристика союзів *Hydrocharition* та *Utricularion vulgaris* (клас *Lemnetea*). Номери синтаксонів: *Hydrocharitetum morsus-ranae* (1), *Lemno-Hydrocharitetum morsus-ranae* (2), *Lemno-Utricularietum* (3)

Номер опису	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Проективне покриття	90	80	90	75	75	80	90	75	75
Кількість видів	3	2	1	2	3	2	3	2	1
Номер синтаксону	1			2		3			
<i>Hydrocharis morsus-ranae</i>	5	5	5	4	4	.	.	.	.
<i>Utricularia vulgaris</i>	.	.	.			4	3	3	3
<i>Lemna minor</i>	.	.	.	2	1	1	1	.	.
<b>D.s. Cl. Lemnetea</b>									
<i>Spirodela polyrrhiza</i>	.	.	.			.	1	1	.
<i>Lemna gibba</i>	.	.	.		1	.	.	.	.
<b>D.s. Cl. Potametea</b>									
<i>Nuphar lutea</i>	2	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Potamogeton natans</i>	1	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Elodea canadensis</i>	.	1	.	.	.	.	.	.	.

Фітоценотична характеристика асоціацій класу *Potametea* Номери синтаксонів: *Elodeetum canadensis* (1), *Hottonietum palustris* (2), *Batrachietum circinnati* (3), *Polygonetum amphibii* (4)

Номер опису	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Проективне покриття	75	75	80	70	85	75	75	90	80	95
Кількість видів	2	2	2	2	2	4	2	2	2	3
Номер синтаксону	1			2		3		4		
<i>Elodea canadensis</i>	5	5	5	.	.	.	.	.	.	.
<i>Hottonia palustris</i>	.	.	.	5	4	.	.	.	.	.
<i>Batrachium aquatile</i>	.	.	.	.	.	5	4	.	.	.
<i>Polygonum amphibium</i>	.	.	.	.	.	.	.	5	5	4
<b>D.s. Cl. Potametea</b>										
<i>Nymphaea alba</i>	.	.	.	.	.	1	r	.	.	.
<i>Nuphar lutea</i>	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.
<b>D.s. Cl. Lemnetea</b>										

<i>Hydrocharis morsus-ranae</i>	2	.	1	.	.	.	.	.	.	.
<i>Lemna minor</i>	.	.	.	.	.	1	.	1	.	1
<b>Інші види</b>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Typha latifolia</i>	.	1	.	.	.	1	.	.	1	.
<i>Carex vesicaria</i>	.	.	.	r	.	.	.	.	.	+

Фітоценотична характеристика асоціації *Scorpidio-Utricularietum minoris* (1) класу *Utricularietea intermedio-minoris*

<b>Номер опису</b>	<b>1</b>	<b>2</b>
<b>Проективне покриття</b>	<b>90</b>	<b>95</b>
<b>Кількість видів</b>	<b>3</b>	<b>3</b>
<b>Номер синтаксону</b>	<b>1</b>	
<i>Utricularia intermedia</i>	5	4
<i>Sphagnum sp.</i>	1	2
<b>Інші види</b>		
<i>Carex visicaria</i>	1	.
<i>Comarum palustre</i>	.	r

Фітоценотична характеристика асоціації *Juncetum bufonii* (1) (клас *Isoëto-Nanojuncetea*)

<b>Номер опису</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>5</b>	<b>6</b>	<b>7</b>	<b>8</b>	<b>9</b>	<b>10</b>	<b>11</b>
<b>Проективне покриття</b>	<b>60</b>	<b>70</b>	<b>75</b>	<b>80</b>	<b>75</b>	<b>80</b>	<b>90</b>	<b>60</b>	<b>75</b>	<b>80</b>	<b>80</b>
<b>Кількість видів</b>	<b>3</b>	<b>3</b>	<b>3</b>	<b>3</b>	<b>5</b>	<b>8</b>	<b>6</b>	<b>2</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>5</b>
<b>Номер синтаксону</b>	<b>1</b>										
<i>D.s. Ass. Juncetum bufonii</i>											
<i>Juncus bufonius</i>	5	5	5	5	5	5	5	5	4	4	4
<i>D.s. Cl. Bidentetea</i>											
<i>Polygonum hydropiper</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	r	r
<i>Bidens tripartita</i>	1	1	1	1	1	r	.	.	.	.	.
<i>Ranunculus sceleratus</i>	.	.	.	.	.	.	r	.	.	r	r
<i>D.s. Cl. Plantagenetea</i>											
<i>Plantago major</i>	.	.	.	2	2	2	1	.	.	.	.
<i>Poa annua</i>	.	.	.	2	2	.	1	.	.	.	.
<i>Ranunculus repens</i>	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.
<b>Інші види</b>											
<i>Juncus conglomeratus</i>	.	.	.	.	.	1	r	.	.	.	.
<i>Deschampsia caespitosa</i>	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.
<i>Alisma plantago-aquatica</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+
<i>Glyceria fluitans</i>	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	r

Фітоценотична характеристика асоціацій *Typhetum angustifoliae* (1), *Typhetum latifoliae* (2), *Phragmitetum australis* (3) порядку *Phragmitetalia* (клас *Phragmiti-Magnocaricetea*)

<b>Номер опису</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>5</b>	<b>6</b>	<b>7</b>	<b>8</b>	<b>9</b>	<b>10</b>	<b>11</b>	<b>12</b>	<b>13</b>	<b>14</b>
<b>Проективне покриття</b>	<b>75</b>	<b>85</b>	<b>75</b>	<b>60</b>	<b>80</b>	<b>80</b>	<b>75</b>	<b>80</b>	<b>75</b>	<b>80</b>	<b>80</b>	<b>75</b>	<b>75</b>	<b>80</b>
<b>Кількість видів</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>5</b>	<b>2</b>	<b>5</b>	<b>2</b>	<b>4</b>	<b>3</b>	<b>3</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>9</b>	<b>4</b>	<b>2</b>
<b>Номер синтаксону</b>	<b>1</b>				<b>2</b>				<b>3</b>					
<i>Typha angustifolia</i>	5	5	5	5	4	.	.	.	.	.	.	1	2	.
<i>Typha latifolia</i>	.	.	.	.	.	5	4	.	.	.	.	.	.	.
<i>Phragmites australis</i>	.	.	.	.	.	.	.	5	5	5	5	5	5	4
<i>D.s. Cl. Phragmiti-Magnocaricetea</i>														
<i>Iris pseudacorus</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1	.	.
<i>Glyceria fluitans</i>	.	.	.	1	.	.	r	1	.	.	.	.	.	.
<i>Comarum palustris</i>	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1	.
<i>Equisetum fluviatile</i>	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	1

<i>Rumex hydrolapathum</i>	.	.	.		r	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<b>Інші види</b>														
<i>Carex visicaria</i>	.	.	2	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.	.
<i>Juncus effusus</i>	1	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	1	.	.
<i>Caltha palustris</i>	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	1	.	.	.
<i>Lemna minor</i>	.	1	.	.	.	.	.	.	.	r	.	.	1	.
<i>Spirodela polyrrhisa</i>	.	.	.	.	.	.	1	.	.	1	.	.	.	.
<i>Nymphaea alba</i>	.	1	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.
<i>Hydrocharis morsus-renae</i>	1	.	.	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.
<i>Alnus glutinosa</i>	.	.	r	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Numphar lutea</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.
<i>Salix triandra</i>	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Galium uliginosum</i>	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Sphagnum sp.</i>	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Carex lasiocarpa</i>	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.
<i>Geum rivale</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.
<i>Lycopus europaeus</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.

**Фітоценотична характеристика угруповань класу *Scheuchzerio-Caricetea nigrae*. Номери синтаксонів: *Caricetum nigrae* (1), *com. Carex nigra-Polytrichum commune* (2), *Caricetum lasiocarpae* (3), *Caricetum limosae* (4)**

Номер опису	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<b>Проективне покриття</b>	<b>55</b>	<b>45</b>	<b>60</b>	<b>50</b>	<b>30</b>	<b>75</b>	<b>80</b>	<b>95</b>	<b>85</b>	<b>90</b>	<b>50</b>	<b>50</b>
<b>Кількість видів</b>	<b>13</b>	<b>8</b>	<b>4</b>	<b>5</b>	<b>8</b>	<b>7</b>	<b>8</b>	<b>7</b>	<b>9</b>	<b>8</b>	<b>7</b>	<b>11</b>
<b>Номер синтаксону</b>	<b>1</b>				<b>2</b>			<b>3</b>			<b>4</b>	
<i>D.s. Ass. Caricetum nigrae</i>												
<i>Carex nigra</i>	5	5	5	4	3	3	3	.	r	r	r	r
<i>Juncus effusus</i>	2	1	.	1	1			.	.	.	.	.
<i>D.s. com Carex nigra- Polytrichum commune</i>												
<i>Polytrichum commune</i>	1	.	.	.	.	4	4	.	.	.	.	.
<i>D.s. Ass. Caricetum lasiocarpae</i>												
<i>Carex lasiocarpa</i>	.	.	.	.	.		+	5	4	4	.	.
<i>D.s. Ass. Caricetum limosae</i>												
<i>Carex limosa</i>	.	.	.	.	.			.	.	.	5	4
<i>D.s. All. Caricion nigrae</i>												
<i>Ranunculus flammula</i>	.	1	1	.	.	1	+	.	.	.	.	.
<i>Stellaria palustris</i>	1	.	.	1	1	+	+	.	.	.	.	.
<i>D.s. All. Caricion lasiocarpae</i>												
<i>Comarum palustre</i>	.	.	.	.	.			r	r	r	.	1
<i>Menyanthes trifoliata</i>	r	.	.	.	.			.	.	.	.	r
<i>D.s. Cl. Scheichzerio-Caricetea nigrae</i>												
<i>Eriophorum latifolium</i>	r	.	.	.	.			r	r	.	.	.
<b>Інші види</b>												
<i>Pinus sylvestris</i>	.	1	.	1	1	1	1	1	1	.	.	.
<i>Molinia caerulea</i>	.	1	.	1	1	1	1	.	1	.	.	.
<i>Juncus conglomeratus</i>	r	1	1	.	.			.	.	1	.	.
<i>Lysimachia vulgaris</i>	.	.	1	.	1			r	r	.	.	.
<i>Peucedanum palustris</i>	.	.	.	.	r	1		.	r	r	.	.
<i>Calamagrostis canescens</i>	.	.	.	.	1		1	.	1	.	.	.
<i>Sphagnum sp.</i>	1	1	.	.	.			.	.	.	.	.
<i>Poa palustris</i>	1	.	.	.	.			1	.	.	.	.
<i>Carex rostrata</i>	.	.	.	.	.			.	.	.	r	r
<i>Betula pubescens</i>	.	.	.	.	.			1	.	1	.	.

<i>Salix triandra</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.
<i>Scirpus sylvaticus</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.
<i>Carex limosa</i>	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Filipendula denudata</i>	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Galium palustre</i>	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Equisetum palustre</i>	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Carex panicea</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.
<i>Carex flava</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.
<i>Naumburgia thyrsoflora</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.
<i>Phragmites australis</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.
<i>Carex muricata</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r
<i>Carex chordorhiza</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r
<i>Carex cinerea</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r
<i>Drosera rotundifolia</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r
<i>Equisetum fluviatile</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r
<i>Lythrum salicaria</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r

**Фітоценотична характеристика угруповань класу *Scheichzerio-Caricetea nigrae*. Номери синтаксонів: *Sphagno-Phragmitetum* (1), *com. Comarum palustre* (2), *Callatum palustris* (3), *Carici-Menyanthetum* (5)**

Номер опису	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<b>Проективне покриття</b>	<b>55</b>	<b>45</b>	<b>60</b>	<b>50</b>	<b>30</b>	<b>75</b>	<b>80</b>	<b>95</b>	<b>85</b>	<b>90</b>	<b>85</b>
<b>Кількість видів</b>	<b>9</b>	<b>7</b>	<b>7</b>	<b>6</b>	<b>7</b>	<b>9</b>	<b>10</b>	<b>10</b>	<b>10</b>	<b>7</b>	<b>10</b>
<b>Номер синтаксону</b>	<b>1</b>			<b>2</b>			<b>3</b>		<b>5</b>		
<b><i>D.s. Sphagno-Phragmitetum</i></b>											
<i>Sphagnum sp.</i>	5	5	5	3	3	3	4	4	4	4	3
<i>Phragmites australis</i>	4	4	3						+		
<b><i>D.s. com. Comarum palustre</i></b>											
<i>Comarum palustre</i>	+		+	4	4	3	1	1	+	+	+
<b><i>D.s. com. Calla palustris</i></b>											
<i>Calla palustris</i>							4	3			
<b><i>D.s. Carici-Menyanthetum</i></b>											
<i>Menyanthes trifoliata</i>	+	+	+	+		+		1	5	4	4
<b><i>D.s. Cl. Scheichzerio-Caricetea nigrae</i></b>											
<i>Carex nigra</i>	1	+	1		1			1			
<i>Eriophorum latifolium</i>		1	+	1		+	1	1	+	1	+
<b>Інші види</b>											
<i>Polytrichum commune</i>	1	+	+		+	+		1			1
<i>Carex lasiocarpa</i>	+						+		1	2	1
<i>Carex limosa</i>		+			1		+		+		
<i>Stellaria palustris</i>	+		+			1	1	1			+
<i>Molinia caerulea</i>					1		+	1		1	1
<i>Lysimachia vulgaris</i>				+			+		+		
<i>Filipendula denudata</i>	+	.	.	.	.	+		.	.	.	+
<i>Galium palustre</i>		+	.	.	.			1	.	.	
<i>Equisetum palustre</i>		.	.	.	.	+		.	.	.	
<i>Carex panicea</i>	.	.	.	.	.		+	.	+	.	
<i>Carex flava</i>	.	.	.	.	+			.	.	.	
<i>Drosera rotundifolia</i>	.	2	.	2	.	1		.	1	3	1
<i>Pinus sylvestris</i>		r									

Фітоценотична характеристика союзу *Sphagnion magellanicum* (клас *Oxycocco-Sphagnetea*) Номери синтаксонів: *Eriophoro vaginati-Sphagnetum fallax* (1), *Sphagnetum magellanicum* (2), *Sphagnetum fusci* (3)

Номер опису	1	2	3	4	5	6
Проективне покриття	50	75	50	80	50	50
Кількість видів	12	12	9	9	8	9
Номер синтаксону	1		2		3	
<i>Eriophorum vaginatum</i>	4	3	1	.	1	.
<i>Sphagnum megellanicum</i>	1	2	4	4	.	1
<i>Sphagnum fallax</i>	3	2	.	.	.	.
<i>Sphagnum fuscum</i>	.	.	.	.	4	4
<b>D.s. All. <i>Sphagnion magellanicum</i></b>						
<i>Andromeda polifolia</i>	1	1	2	1	1	2
<i>Oxycoccus palustre</i>	1	2	1	1	2	1
<i>Carex pauciflora</i>	.	.	1	.	.	1
<b>D.s. Cl. <i>Oxycocco-Sphagnetea</i></b>						
<i>Drosera rotundifolia</i>	1	2	2	1	.	1
<i>Ledum palustre</i>	1	.	.	.	1	.
<b>Інші види</b>						
<i>Polytrichum alpestre</i>	1	.	1	1	.	r
<i>Sphagnum palustre</i>	.	.	.	1	r	.
<i>Salix cinerea</i>	1	.	r	.	r	.
<i>Carex nigra</i>	r	.	r	r	.	.
<i>Betula pubescens</i>	.	r	.	.	r	r
<i>Polytrichum commune</i>	1	.	.	1	.	.
<i>Pinus sylvestris</i>	1	.	.	r	.	.
<i>Salix myrtilloides</i>	.	1	.	.	.	.
<i>Drosera anglica</i>	.	1	.	.	.	.

Фітоценотична характеристика асоціації *Нурно-Polypodietum* (1) (клас *Asplenietea*)

Номер опису	1	2	3	4	5	6	7	8
Проективне покриття	85	80	50	75	60	50	60	50
Кількість видів	3	5	4	5	4	5	5	4
Номер синтаксону	1							
<i>Polypodium vulgare</i>	5	5	5	5	5	4	4	4
<b>D.s. Cl. <i>Quercu-Fagetea</i></b>								
<i>Carpinus betulus</i>	1	1	r	.	1	2	2	1
<i>Convallaria majalis</i>	.	.	1	1	.	1	.	r
<i>Pulmonaria officinalis</i>	.	.	.	1	1	.	.	r
<i>Stellaria holostea</i>	.	.	.	.	.	1	1	.
<b>Інші види</b>								
<i>Populus tremula</i>	.	.	1	2	1	.	1	.
<i>Majanthemum bifolium</i>	1	.	.	1	.	1	.	.
<i>Polytrichum commune</i>	.	1	.	.	.	.	.	.
<i>Polygonatum odoratum</i>	.	1	.	.	.	.	1	.

Фітоценотична характеристика асоціації *Festucetum pratensis* (1) (клас *Molinio-Arrhenatheretea*)

Номер опису	1	2	3	4	5
Проективне покриття	95	95	95	95	85
Кількість видів	27	15	16	19	19
Номер синтаксону	1				
<b>D.s. Ass. <i>Festucetum pratensis</i></b>					
<i>Festuca pratensis</i>	5	4	4	4	3
<b>D.s. All. <i>Arrhenatherion elatories</i></b>					
<i>Galium mollugo</i>	.	.	1	2	.

<i>Knautia arvensis</i>	.	.	1	.	1
<i>Campanula patula</i>	.	.	.	.	1
<b>D.s. Ord. Arrhenatheretalia</b>					
<i>Achillea submillefolium</i>	2	1	1	1	1
<i>Dactylis glomerata</i>	2	.	.	.	.
<i>Daucus carota</i>	2	.	.	.	.
<i>Taraxacum officinale</i>	2	2	1	1	.
<b>D.s. Cl. Molinio-Arrhenatheretea</b>					
<i>Ranunculus acris</i>	2	2	1	1	.
<i>Plantago lanceolata</i>	1	.	.	1	1
<i>Poa pratensis</i>	1	.	.	.	2
<i>Rumex acetosa</i>	1	.	.	1	1
<i>Trifolium pratense</i>	1	.	.	.	.
<i>Festuca rubra</i>	1	.	.	.	.
<i>Rhinanthus minor</i>	1	.	.	.	.
<i>Phleum pratense</i>	.	.	.	.	1
<b>D.s. Cl. Plantaginetea</b>					
<i>Ranunculus repens</i>	.	1	r	.	r
<i>Trifolium repens</i>	.	r	1	.	.
<i>Prunella vulgaris</i>	.	.	.	r	.
<i>Potentilla anserina</i>	1	.	.	.	.
<b>Інші види</b>					
<i>Veronica chamaedrys</i>	2	3	1	r	.
<i>Cerastium glomeratum</i>	.	1	.	1	.
<i>Equisetum arvense</i>	2	.	.	.	2
<i>Fragaria vesca</i>	1	1	.	1	.
<i>Hieracium pilosella</i>	1	.	.	1	1
<i>Thymus serpyllum</i>	1	.	.	2	.
<i>Galium verum</i>	1	.	.	.	.
<i>Carex pilosa</i>	.	r	.	.	1
<i>Geum urbanum</i>	r	.	.	.	.
<i>Urtica dioica</i>	.	r	r	.	.
<i>Verbascum thapsus</i>	.	.	.	.	1
<i>Euphorbia virgultosa</i>	.	.	r	.	.
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	1	.	.	1	.
<i>Stellaria graminea</i>	1	.	.	.	.
<i>Potentilla argentea</i>	.	.	.	.	1
<i>Medicago lupulina</i>	.	.	.	.	1
<i>Myosotis stricta</i>	.	1	.	.	.
<i>Hypericum perforatum</i>	.	.	.	r	.
<i>Linaria vulgaris</i>	.	.	r	.	.
<i>Viola canina</i>	.	1	r	.	.
<i>Leonurus cardiaca</i>	.	.	r	r	.
<i>Viscaria vulgaris</i>	.	.	.	2	.
<i>Coronaria flos-cuculi</i>	1	.	.	.	.
<i>Betula pendula</i>	.	1	.	.	.
<i>Rubus caesius</i>	.	.	1	.	.
<i>Hieracium ehioides</i>	.	.	.	.	1
<i>Melandrium album</i>	.	.	.	.	1
<i>Rumex confertus</i>	.	.	.	.	1
<i>Viola tricolor</i>	.	.	.	.	1
<i>Vincetoxicum hirundinaria</i>	.	.	r	.	.
<i>Ranunculus auricomus</i>	.	.	.	r	.

Фітоценотична характеристика асоціації *Scirpetum sylvatici* (1) (клас *Molinio-Arrhenatheretea*)

Номер опису	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Проективне покриття	70	75	80	75	80	90	80	75	75
Кількість видів	12	12	13	11	9	8	7	9	17
Номер синтаксону	1								
<i>Scirpus sylvaticus</i>	5	5	5	5	5	5	5	5	4
<b>D.s. Ord. Molinetalia</b>									
<i>Equisetum palustre</i>	.	.	.	.	1	2	.	1	1
<i>Juncus effusus</i>	r	1	.	1	.	.	.	.	.
<i>Deschampsia caespitosa</i>	.	.	r	.	.	.	.	.	r
<i>Cirsium palustre</i>	.	.	.	.	.	.	1	.	.
<i>Myosotis palustris</i>	.	1	.	1	1	.	.	.	.
<i>Filipendula denudata</i>	.	.	.	.	1	.	.	.	r
<i>Polygonum bistorta</i>	r	.	r	.	.	.	.	.	.
<b>D.s. Cl. Molinio-Arrhenatheretea</b>									
<i>Ranunculus acris</i>	1	1	1	.	2	.	.	1	1
<i>Rumex acetosa</i>	.	r	.	.	r	.	r	.	r
<i>Poa pratensis</i>	r	.	.	1	.	.	.	.	.
<i>Plantago lanceolata</i>	.	.	r	.	.	1	.	.	r
<i>Trifolium pratense</i>	r	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Campanula patula</i>	.	r	.	r	r	.	.	.	.
<i>Dactylis glomerata</i>	.	r	r	.	.	.	.	.	.
<i>Festuca pratensis</i>	.	.	r	r	.	.	.	.	.
<i>Achillea submillefolium</i>	.	.	r	.	.	.	.	.	.
<i>Festuca rubra</i>	r	.	.	1	.	.	.	.	.
<i>Luzula pallescens</i>	r	.	.	.	.	.	.	.	.
<b>D.s. Cl. Plantaginea</b>									
<i>Ranunculus repens</i>	.	1	.	.	.	2	1	.	r
<i>Potentilla anserina</i>		1		1	.	.	.	1	.
<i>Trifolium repens</i>	.	r	.	.	.	.	.	.	.
<i>Prunella vulgaris</i>	r	.	.	.	.	.	.	1	r
<i>Plantago major</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	r
<b>Інші види</b>									
<i>Veronica chamaedrys</i>	.	.	.	.	.	r			2
<i>Coronaria flos-cuculi</i>	1	.	.	.	1		1		.
<i>Galium palustre</i>	.	.	r	.	1	.	1	1	.
<i>Taraxacum officinale</i>	.	.	.	.	.	.	.	r	1
<i>Lysimachia vulgaris</i>	r	.	.	r	.	.	.	1	.
<i>Juncus conglomeratus</i>	.	.	.	r	.	1	.	.	.
<i>Caltha palustris</i>	.	.	1	r	.	1	.	.	.
<i>Glyceria fluitans</i>	.	r	.	.	.		.	.	.
<i>Ranunculus flammula</i>	.	.	.	.	.	r	.	.	r
<i>Glechoma hederacea</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	r
<i>Callitriche cophocarpa</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	r
<i>Alnus glutinosa</i>	.	.	.	.	.	.	r	.	.
<i>Urtica galeopsifolia</i>	1	.	r	.	.	.	.	.	.

Фітоценотична характеристика асоціації *Calluno-Nardetum* (1) (класу *Nardo-Callunetea*)

Номер опису	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Проективне покриття	50	75	90	50	50	50	75	80	50
Кількість видів	10	17	20	9	11	17	5	16	11
Номер синтаксону	1								
<b>D.s. Ass. Calluno-Nardetum</b>									

<i>Calluna vulgaris</i>	3	2	2	3	4	2	.	.	.
<i>Nardus stricta</i>	3	3	1	3	1	.	2	1	2
<i>Viola canina</i>	1	1	2	.	.	1	1	2	.
<b>D.s. All. Violion caninae</b>									
<i>Pimpinella saxifraga</i>	.	.	.	r	.	.	.	.	.
<b>D.s. Cl. Nardo-Callunetea</b>									
<i>Hieracium pilosella</i>	.	1	1	.	.	1	2	.	4
<i>Potentilla erecta</i>	.	.	.	.	.	.	.	2	.
<i>Veronica officinalis</i>	.	1	1	.	1	3	.	.	.
<b>Інші види</b>									
<i>Festuca polesica</i>	.	1	1	.	2	1	.	+	+
<i>Rodococcum vitis-idaea</i>	1	1	.	.	1	.	1	1	
<i>Vaccinium myrtillus</i>	1	.	1	1	.	2	.	.	.
<i>Campanula rotundifolia</i>	r	.	.	1	.	1	1	.	.
<i>Melampyrum pratense</i>	.	r	.	r	.	1	.	.	1
<i>Festuca ovina</i>	.	.	.	.	3	+	.	4	+
<i>Thymus pulegioides</i>	1	1	2	.	.	+	.	.	.
<i>Luzula pilosa</i>	.	.	2	.	2	+	.	.	.
<i>Viola tricolor</i>	1	.	1	1	.	.	.	.	.
<i>Solidago virgaurea</i>	1	.	1	.	1	.	.	.	.
<i>Betula pendula</i>	.	1	1	.	.	+	.	.	.
<i>Carex pilosa</i>	.	.	.	.	+	.	.	2	+
<i>Molinia caerulea</i>	.	1	.	.	.	.	.	1	r
<i>Pinus sylvestris</i>	.	.	.	.	2	3	.	.	.
<i>Quercus robur</i>	.	1	1	.	.	.	.	.	.
<i>Rhinanthus minor</i>	.	1	1	.	.	.	.	.	.
<i>Hypericum maculatum</i>	.	1	1	.	.	.	.	.	.
<i>Luzula pallescens</i>	r	.	.	.	.	.	.	1	.
<i>Thymus serpyllum</i>	.	r	r	.	.	.	.	.	.
<i>Leontodon sp.</i>	.	r	r	.	.	.	.	.	.
<i>Polytrichum commune</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	4
<i>Scleranthus annuus</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	2
<i>Calamagrostis epigeios</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	2
<i>Ranunculus acris</i>	.	.	1	.	.	.	.	.	.
<i>Majanthemum bifolium</i>	.	.	.	.	.	.	.	1	.
<i>Veratrum sp.</i>	.	.	.	.	.	.	.	1	.

Фітоценотична характеристика класу *Koelerio-Corynephoretea*. Номери синтаксонів *com. Carlina biebersteinii* (1), *Vincetoxico hirundinarii-Rumicetum* (2), *Sempervivo ruthenici-Sedetum ruprechtii* (3), *Thymo pulegioides-Sedetum sexangulare* (4)

Номер опису	1	2	3	4	5	6	7
Проективне покриття	60	60	75	80	50	40	35
Кількість видів	20	18	23	22	18	17	10
Номер синтаксону	1		2		3		4
<b>D.s. com. Carlina biebersteinii</b>							
<i>Carlina biebersteinii</i>	5	4	.	.	.	.	.
<b>D.s. Ass. Vincetoxico hirundinarii-Rumicetum acetosellae</b>							
<i>Vincetoxicum hirundinaria</i>	.	.	4	3	.	.	.
<i>Rumex acetosa</i>	1	.	2	2	.	.	.
<b>D.s. Ass. Sempervivo ruthenici-Sedetum ruprechtii</b>							
<i>Sedum ruprechtii</i>	.	.	1	1	2	.	.
<i>Sempervivum ruthenicum</i>	.	.	.	.	5	.	.
<b>D.s. Ass. Thymo pulegioides-Sedetum sexangulare</b>							



<i>Thymus pulegioides</i>	.	.	.	.	1	4	5
<b>D.s. All. Koelerion albescentis</b>							
<i>Artemisia campestris</i>	1	.	.	1	1	.	.
<i>Jovibarba sobolifera</i>	r	.	.	.	.	.	.
<b>D.s. All. Vicio lathyroides-Potentillion argenteae</b>							
<i>Plantago lanceolata</i>	r	r	.	1	.	.	.
<i>Potentilla argentea</i>	r	2	.	.	r	r	.
<i>Vicia lathyroides</i>	1	r	.	.	.	.	.
<b>D.s. Cll. Koelerio-Coryphoretea</b>							
<i>Thymus serpyllum</i>	r	1	.	2	.	.	.
<i>Scleranthus perennis</i>	1	1	.	1	1	1	.
<i>Festuca ovina</i>	1	.	.	1	2	2	1
<i>Rumex acetosella</i>	1	1	.	.	.	1	1
<b>Інші види</b>							
<i>Pinus sylvestris II</i>	1	1	.	.	1	.	.
<i>Pinus sylvestris</i>	.	.	.	.	2	1	.
<i>Hieracium pilosella</i>	1	1	2	2	2	1	r
<i>Veronica officinalis</i>	2	1	1	1	1	.	1
<i>Poa pratensis</i>	.	.	2	.	.	.	.
<i>Betula pendula</i>	.	1	2	1	.	1	1
<i>Achillea submillefolium</i>	r	2	2	1	r	.	1
<i>Viola tricolor</i>	.	.	1	.	r	.	.
<i>Artemisia vulgaris</i>	.	.	1	1	.	.	.
<i>Cirsium vulgare</i>	.	.	.	.	.	r	.
<i>Chamaecytisus ruthenicus</i>	.	.	1	2	.	+	.
<i>Calamagrostis epigeois</i>	1	1	2	1	.	1	1
<i>Galium mollugo</i>	.	.	2	1	.	1	
<i>Homep onocy</i>	1	2	3	4	5	6	7
<i>Quercus robur II</i>	.	.	.	1	r	.	.
<i>Nardus stricta</i>	r		.	.	1		r
<i>Centaurium erythraea</i>	.	2	.	.	.	.	.
<i>Knautia arvensis</i>	.	.	.	.	.	1	.
<i>Briza media</i>	.	.	1	1	.	r	.
<i>Cynosurus cristatus</i>	.	.	1	+	.	.	.
<i>Equisetum sylvaticum</i>	.	.	1	.	.	.	.
<i>Padus avium</i>	.	.	1	.	.	.	.
<i>Silene vulgaris</i>	.	.	1	.	.	.	.
<i>Swida sanguinea</i>	.	.	1	.	.	.	.
<i>Trifolium alpestre</i>	.	.	1	.	.	r	.
<i>Viscaria vulgaris</i>	.	.	1	.	.	.	.
<i>Ranunculus acris</i>	.	.	.	+	.	r	.
<i>Taraxacum officinale</i>	.	.	.	.	.	.	r
<i>Matricaria perforata</i>	.	r	.	.	.	.	.
<i>Hypericum perforatum</i>	.	r	.	.	.	r	.
<i>Centaurea jacea</i>	.	r	.	.	.	.	.
<i>Viburnum opulus</i>	.	.	r	.	.	.	.
<i>Vicia cracca</i>	.	.	r	.	.	.	.
<i>Cerastium arvense</i>	r	.	.	.	.	.	.
<i>Festuca polesica</i>	.	.	.	.	r	.	.
<i>Jasione montana</i>	r	.	.	+	r	.	.
<i>Artemisia absinthium</i>	1	1	.	.	1	.	.

Фітоценотична характеристика. *Trifolio-Agrimonetum* (1), *Geranio-Trifolietum alpestris* (2) (клас *Trifolio-Geranietea*)

Номер опису	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<b>Проективне покриття</b>	<b>100</b>	<b>75</b>	<b>100</b>	<b>100</b>	<b>75</b>	<b>75</b>	<b>80</b>	<b>75</b>	<b>75</b>	<b>75</b>
<b>Кількість видів</b>	<b>16</b>	<b>12</b>	<b>15</b>	<b>18</b>	<b>20</b>	<b>13</b>	<b>21</b>	<b>15</b>	<b>12</b>	<b>17</b>
<b>Номер синтаксону</b>	<b>1</b>					<b>2</b>				
<b>D.s. Ass. <i>Trifolio-Agrimonetum</i></b>										
<i>Agrimonia eupatoria</i>	4	3	3	3	2	+				
<i>Trifolium medium</i>	3	2	2	3	3					1
<i>Medicago procumbens</i>	4	1	1	r	3	.				.
<i>Geranium sylvaticum</i>	2	1	r	1	2	2	2	2	2	1
<b>D.s. Ass. <i>Geranio-Trifolietum alpestris</i></b>										
<i>Trifolium alpestre</i>	.				.	4	3	2	4	4
<b>D.s. All. <i>Trifolion medii</i></b>										
<i>Galium mollugo</i>	3	2	2	2	2	.				.
<b>D.s. All. <i>Geranion sanguinei</i></b>										
<i>Geranium sanguineum</i>	.				.	1	1		1	r
<i>Polygonatum odoratum</i>	.	1			.	.	2	1		1
<i>Campanula rapunculoides</i>	1		1	r	1	.	1		1	1
<b>D.s. Cl. <i>Trifolio-Geranietea</i></b>										
<i>Galium verum</i>	.				1	.				.
<i>Origanum vulgare</i>	.	1		1	.	.				.
<i>Silene nutans</i>	+				.	+	1	1	+	+
<b>D.s. Cl. <i>Trifolio-Geranietea</i></b>										
<i>Hypericum montanum</i>	+		1		.	+	1			1
<b>Інші види</b>	.				.	.				.
<i>Cruciata glabra</i>	.	1		1	.	.	r			.
<i>Clinopodium vulgare</i>	.				.	1				
<i>Viscaria vulgaris</i>	.			r	1		1	1	1	+
<i>Sedum purpureum</i>	.			r	.	+				+
<i>Peucedanum oreoselinum</i>	.				.	+				
<i>Achillea submillefolium</i>	.	1	1		.	.	1	1	2	+
<i>Cerastium arvense</i>	.				.	.	1			.
<i>Cerastium glomeratum</i>	.		1		.	.				+
<i>Convolvulus arvensis</i>	.				+	.				.
<i>Equisetum arvense</i>	+			1	.	.	1	1		.
<i>Festuca rubra</i>	.				1	.			1	.
<i>Vicia cassubica</i>	.				.	.				+
<i>Hieracium pilosella</i>	1				1	+		1		+
<i>Lonicera xylosteum</i>	.				.	.				+
<i>Myosotis arvensis</i>	.				+	.				.
<i>Plantago lanceolata</i>	.	1	1	1	+	.	1	1	1	.
<i>Plantago media</i>	+				.	.	1			.
<i>Poa nemoralis</i>	.				.	.				+
<i>Poa pratensis</i>	.	1	2	1	+	+		1		
<i>Potentilla argentea</i>	1				.	.		1		.
<i>Prunella vulgaris</i>	+		1	1	1	.	1	1	2	.
<i>Ranunculus acris</i>	.				+	.				.
<i>Rumex acetosa</i>	1			1	.	.	1			.
<i>Stellaria graminea</i>	.				+	.		1		.
<i>Thymus serpyllum</i>	.			2	1	.	r	1	1	+
<i>Trifolium pratense</i>	1			1	1	.	1			.
<i>Urtica dioica</i>	.				.	.		+		.
<i>Veronica chamaedrys</i>	+	1	1	1	.	.	1			.

<i>Veronica officinalis</i>	.					+	+	+	+	1	.
<i>Vicia tetrasperma</i>	.					.	.	r			.
<i>Viola tricolor</i>	.		1			.	.				.

**Фітоценотична характеристика класу *Rhamno-Prunetea*. Номера синтаксонів: *Rubo fruticosi-Prunetum spinosae* (1), *com. Crataegus* (2)**

Номер опису	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<b>Проективне покриття</b>	<b>90</b>	<b>75</b>	<b>80</b>	<b>100</b>	<b>90</b>	<b>100</b>	<b>100</b>	<b>90</b>	<b>95</b>	<b>95</b>
<b>Кількість видів</b>	<b>15</b>	<b>13</b>	<b>9</b>	<b>9</b>	<b>10</b>	<b>9</b>	<b>12</b>	<b>11</b>	<b>8</b>	<b>9</b>
<b>Номер синтаксону</b>	<b>1</b>							<b>2</b>		
<i>D.s. Ass. Prunetum spinosae</i>										
<i>Prunus spinosa</i>	5	5	5	5	5	5	5	1	.	.
<i>Poa nemoralis</i>	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>D.s. com. Crataegus</i>										
<i>Crataegus pseudokyrstostyla</i>	.	.	.	.	.	.	2	5	5	4
<i>Crataegus ucrainica</i>	.	.	.	.	.	.	.	1	.	+
<i>D.s. Ord. Pruno-Rubion fruticosi</i>										
<i>Aegopodium podagraria</i>	1	1	2	1	2	2	.	.	1	.
<i>Euonymus europaea</i>	.	1	.	1	1		.	.	1	.
<i>Euonymus verrucosa</i>	.	1	.	.	1		.	.		.
<i>Viburnum opulus</i>	.	.	2	.	.	1	.	.	1	.
<i>Pteridium aquilinum</i>	.	1	.	1	.	1	.	.	.	.
<i>Rubus sp.</i>	.	.	.	.	.	.	.	2	.	.
<i>Carex digitata</i>	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>D.s. Cl. Rhamno-Prunetea</i>										
<i>Rosa canina</i>	2	1	1	.	1	1	.	1	1	1
<b>Інші види</b>										
<i>Quercus robur</i>	1	2	2	1	2	1	.	+	1	1
<i>Rubus cescius</i>	.	1	2	1	1	2	+	.	.	+
<i>Urtica dioica</i>	.	1	.	1	.	1	2	+	1	+
<i>Betula pendula</i>	1	.	1	.	1	.	+	.	.	.
<i>Sorbus aucuparia</i>	.	1	.	.	1	.	+	+	.	+
<i>Galium aparine</i>	.+	1	.	.	1	.	2	.	.	.
<i>Veronica chamaedrys</i>	.	.	1	.	.	.	+	+	.	+
<i>Equisetum sylvaticum</i>	.	.	.	.	.	1	+	+	1	.
<i>Frangula alnus</i>	1	.	1	.	.	.	.	+	.	.
<i>Cheledonium majus</i>	.	1	.	1	.	.	+	.	.	.
<i>Corylus avellana</i>	2	.	.	1	.	.	.	.	.	.
<i>Sambucus racemosa</i>	.	.	.	.	.	.	+	.	1	.
<i>Luzula pilosa</i>	1	.	.	.	.	.	.	.	.	+
<i>Scirpus sylvaticus</i>	.	.	.	.	.	.	2	.	.	.
<i>Festuca polesica</i>	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Dryopteris carthusiana</i>	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Salix sp.</i>	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Scrophularia nodosa</i>	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.

<i>Alnus glutinosa</i>	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.
------------------------	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---

Фітоценотична характеристика класу *Salicetea purpureae*. Номера синтаксонів: *Salicetum albo-fragilis* (1)

Номер опису	1	2	3	4	5
Зімкненість чагарникового ярусу %	60	90	75	80	50
Проективний покрив трав'янистого ярусу %	45	50	50	75	50
Проективний покрив мохового ярусу %	75	15	10	10	25
Кількість видів	12	12	11	9	11
<b>D.s. Ass. <i>Salicetum albo-fragilis</i></b>					
<i>Salix alba</i>	5	5	5	4	4
<i>Salix fragilis</i>	3	3	2	2	+
<b>D.s. Cl. <i>Salicetea purpureae</i></b>					
<i>Salix purpurea</i>	+		1	1	+
<i>Rorippa amphibia</i>		+		+	
<b>Інші види</b>					
<i>Urtica dioica</i>	2	1	2	1	2
<i>Rubus caesius</i>	1		2	3	2
<i>Humulus lupulus</i>	1	2		2	
<i>Salix pentandra</i>	1		1		1
<i>Salix triandra</i>		1	+		1
<i>Trifolium pratense</i>	1	1			+
<i>Calystegia sepium</i>		+	2	+	
<i>Poa pratensis</i>	1				1
<i>Frangula alnus</i>		+	1		
<i>Festuca pratensis</i>		+		1	
<i>Salix cinerea</i>	+	+			
<i>Ranunculus acris</i>	+				+
<i>Plantago lanceolata</i>	+				+
<i>Alnus glutinosa</i> (2-3)		+	+		
<i>Carex elongata</i>			+		

Фітоценотична характеристика асоціації *Sphagno squarrosi-Alnetum* (1) (клас *Alnetea glutinosae*)

Номер опису	1	2	3	4	5	6	7
Затіненість крон %	60	90	75	80	50	50	50
Зімкненість чагарникового ярусу %	50	40	50	50	40	25	30
Проективний покрив трав'янистого ярусу %	45	50	60	30	75	50	50
Проективний покрив мохового ярусу %	75	95	70	90	80	80	95
Кількість видів	17	10	10	17	21	14	7
<b>D.s. Ass. <i>Sphagno squarrosi-Alnetum</i></b>							
<i>Pinus sylvestris</i>	2	.	.	1	r	r	
<i>Betula pubescens</i>	1	.	.	.	2	2	2
<i>Betula pubescens II</i>	1	2	2	1	.	.	.
<i>Sphagnum squarrosum</i>	4	5	4	4	4	4	4
<b>D.s. Cl. <i>Alnetea glutinosae</i></b>							
<i>Alnus glutinosa</i> (1)	3	4	3	4	3	3	5
<i>Alnus glutinosa</i> (2-3)	1	2	1	2	1	1	.
<i>Carex elongata</i>	.	.	2	1	.	.	.
<i>Frangula alnus</i>	1	1	2	r	3	3	.
<i>Thelypteris palustris</i>	r	1	.	1	.	.	.
<b>Інші види</b>							
<i>Sorbus aucuparia</i>	r	1	r	.	.	.	.

<i>Rubus idaeus</i>	1	.	.	.	1	1	.
<i>Vaccinium myrtillus</i>	2	.	2	1	2	2	.
<i>Salix caprea</i>	.	.	.	.	r	.	.
<i>Carex lasiocarpa</i>	1	.	.	1	1	1	.
<i>Dryopteris filix-mas</i>	.	.	.	.	1	1	.
<i>Pteridium aquilinum</i>	r	.	.	.	r	r	.
<i>Trientalis europaea</i>	r	.	.	.	r	r	.
<i>Majanthemum bifolium</i>	1	.	3	r	.	.	+
<i>Quercus robur</i>	r	.	.	.	r	r	.
<i>Scirpus sylvaticus</i>	.	.	.	.	.	.	3
<i>Galium palustre</i>	.	.	.	r	.	.	1
<i>Juncus effusus</i>	.	1	.	.	r	.	.
<i>Anemona ranunculoides</i>	.	.	.	.	1	r	.
<i>Equisetum sylvaticum</i>	.	.	.	.	r	.	.
<i>Carex pilosa</i>	.	.	.	.	r	.	.
<i>Oxalis acetosella</i>	2	.	.	.	.	.	.
<i>Caltha palustris</i>	.	.	.	.	.	.	2
<i>Ranunculus flammula</i>	.	1	.	.	.	.	.
<i>Luzula pilosa</i>	.	.	.	.	1	.	.
<i>Molinia caerulea</i>	.	.	.	1	1	.	.
<i>Potentilla erecta</i>	.	.	.	.	1	.	.
<i>Rhododendron luteum</i>	r	.	.	.	.	.	.
<i>Rosa canina</i>	r	.	.	.	.	.	.
<i>Pyrus communis</i>	.	.	r	.	.	.	.
<i>Carex leporine</i>	.	.	.	.	r	.	.
<i>Sphagnum palustre</i>	.	.	.	3	.	.	.
<i>Sphagnum cuspidatum</i>	.	.	.	2	.	.	.
<i>Polytrichum commune</i>	.	.	.	1	.	.	.
<i>Rhodococcum vitis-idaea</i>	.	.	.	1	.	.	.

Фітоценотична характеристика асоціації *Stelario-Carpinetum* та варіанту *Stelario-Carpinetum var. Hedera helix (Quercus-Fagetea)*

Номер опису	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	
Затіненість крон %	50	60	40	50	50	75	80	50	50	40	75	50	40	50	50	80	40	
Зімкненість чагарникового ярусу %	25	30	50	30	40	30	60	50	30	50	90	40	25	30	40	25	40	
Проективний покрив трав'янистого ярусу %	75	80	25	25	50	50	60	20	25	30	40	25	40	50	60	25	30	
Кількість видів	10	15	7	9	5	20	22	17	14	26	18	15	18	11	10	6	11	
Номер синтаксону	1			2														
<i>D.s. var. Hedera helix</i>																		
<i>Hedera helix</i>	4	3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
<i>D.s. Ass. Stelario-Carpinetum</i>																		
<i>Stellaria holostea</i>	3	3	3	2	2	3	3	3	4	1	1	4	.	.	.	2	+	
<i>Corylus avellana</i>	.	.	.	.	.	1	1	.	.	2	3	4	2	3	4	.	.	
<i>D.s. All. Carpinion</i>																		
<i>Carpinus betulus</i>	4	5	5	4	4	4	4	3	3	.	3	1	3	3	.	5	3	
<i>Carpinus betulus II</i>	1	2	2	.	.	1	2	2	2	2	1	.	3	1	.	.	1	
<i>D.s. Ord. Fagetalia</i>																		
<i>Asarum europaeum</i>	.	.	.	.	.	1	1	.	.	1	1	.	1	2	2	.	.	
<i>Pulmonaria obscura</i>	.	.	.	.	.	1	1	.	.	1	1	.	.	.	2	.	.	
<i>Paris quadrifolia</i>	.	.	.	.	.	1	.	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.	

<i>Mercurialis perennis</i>	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<b>D.s. Cl.Querco-Fagetea</b>																	
<i>Anemona nemorosa</i>	.	1	.	1	3	2	3	3	4	2	1	2	.	.	2	2	4
<i>Aegopodium podagraria</i>	.	.	.	.	.	1	1	.	.	.	4	.	.	.	.	.	.
<i>Galeobdolon luteum</i>	.	.	r	.	.	1	1	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.
<i>Hepatica nobilis</i>	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.
<i>Convallaria majalis</i>	.	2	.	.	.	1	1	.	+	.	+	.	.	.	.	.	.
<i>Lonicera xylosteum</i>	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	2	1	.	.
<i>Poa nemoralis</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	2	2	.	.
<i>Euonymus verrucosa</i>	.	1	.	.	.	1	.	.	.	.	1	1	.	.	.	.	.
<i>Acer platanoides</i>	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	4	.	.	.	.	.	.
<i>Euonymus europaea</i>	.	.	.	.	.	.	1	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<b>Інші види</b>																	
<i>Majanthemum bifolium</i>	r	r	.	1	2	1	2	1	3	.	r	.	.	+	.	2	3
<i>Betula pendula</i>	1	1	.	2	2	1	1	1	3	2	r	1	+	.	.	2	.
<i>Alnus glutinosa</i>	.	1	1	.	.	.	.	2	2	1	.	.	.	.	.	.	3
<i>Quercus robur</i>	1	.	.	1	.	1	1	1	.	.	.	r	2	.	.	2	.
<i>Sorbus aucuparia</i>	1	.	.	.	.	2	1	.	r	2	.	1	+	.	.	.	.
<i>Dryopteris filix-mas</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	1	.	1	.	.
<i>Oxalis acetosella</i>	.	1	1	.	.	1	1	3	2	.	.	r	.	.	.	.	2
<i>Viola odorata</i>	r	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	+	.	.	.
<i>Polygonatum odoratum</i>	.	.	1	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	2	.
<i>Vaccinium myrtillus</i>	1	.	.	2	.	.	r	1	.	.	.	.	.	.	.	.	1
<i>Rubus caesius</i>	r	r	.	.	.	.	.	.	+	.	.	r	.	.	.	.	.
<i>Luzula pilosa</i>	.	.	.	1	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Rubus idaeus</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.
<i>Athyrium filix-femina</i>	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	1	.	.	.	.
<i>Geum urbanum</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	r	.	.
<i>Populus tremula</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	4	1	.	.
<i>Betula pendula II</i>	.	.	.	.	.	.	.	1	1	.	.	.	+	.	.	.	.
<i>Pinus sylvestris</i>	.	1	.	r	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Stellaria nemorum</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	+	.	.	.	.
<i>Urtica dioica</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	r	+	.	.	.	.
<i>Cystopteris fragilis</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	.	+	.	.	.
<i>Dryopteris carthusiana</i>	.	.	.	.	.	.	.	1	+	.	.	.	.	.	.	.	1
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.
<i>Veronica chamaedrys</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	1	.	.	.	.	.
<i>Festuca pratensis</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	+	.	.	.	.
<i>Carex brizoides</i>	.	.	.	.	.	1	r	.	2	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Populus tremula II</i>	.	.	.	.	.	.	1	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.
<i>Primula veris</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.
<i>Pteridium aquilinum</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1
<i>Ranunculus sp.</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	r	.	.	.	.
<i>Viola canina</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.
<i>Poa sp.</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.	.	.	.	.	.	.
<i>Polypodium vulgare</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.	.	.
<i>Galium boreale</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.
<i>Carex nigra</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.
<i>Trientalis europaea</i>	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Festuca polesica</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.
<i>Fragaria vesca</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.
<i>Hypericum perforatum</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.
<i>Achillea submillefolium</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.
<i>Equisetum arvense</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.

<i>Swida sanguinea</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.
<i>Dryopteris cristata</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r

Фітоценотична характеристика асоціації *Potentillo albae-Quercetum* (клас *Querco-Fagetea*)

Номер опису	1	2	3	4
Затіненість крон %	50	60	50	50
Зімкненість чагарникового ярусу %	50	50	80	50
Проективний покрив трав'янистого ярусу %	40	50	30	50
Кількість видів	23	24	27	29
Номер синтаксону	1			
<b>D.s. Ass. <i>Potentillo albae-Quercetum</i></b>				
<i>Convallaria majalis</i>	3	1	r	.
<i>Campanula persicifolia</i>	r	r	r	.
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	+	.	.	.
<i>Melampyrum pratense</i>	+	.	.	.
<i>Betonica officinalis</i>	r	.	.	.
<b>D.s. All. <i>Potentillo albae-Quercion petraeae</i></b>				
<i>Potentilla alba</i>	1	r	2	.
<i>Pulmonaria angustifolia</i>	2	.	.	2
<i>Vicia cassubica</i>	+	.	.	+
<i>Trifolium alpestre</i>	.	.	.	2
<i>Galium boreale</i>	.	.	.	1
<i>Genista tinctoria</i>	+	.	.	.
<b>D.s. Ord. <i>Quercetalia pubescenti-petraeae</i></b>				
<i>Hypericum montanum</i>	2	1	r	.
<i>Lathyrus niger</i>	.	.	.	1
<b>D.s. Cl. <i>Querco-Fagetea</i></b>				
<i>Corylus avellana</i>	4	3	r	4
<i>Poa nemoralis</i>	1	1	r	2
<i>Carpinus betulus</i>	1	.	.	1
<i>Anemona nemorosa</i>	1	.	r	.
<i>Poligonatum odoratum</i>	.	.	1	.
<i>Melampyrum nemorosum</i>	.	1	.	.
<i>Hepatica nobilis</i>	.	.	.	1
<i>Lonicera xylosteum</i>	.	.	.	1
<b>D.s. Cl. <i>Vaccinio-Piceetea</i></b>				
<i>Vaccinium myrtillus</i>	2	.	1	.
<i>Luzula pilosa</i>	r	.	r	.
<i>Rhodococcum vitis-idaea</i>	.	.	1	.
<i>Trientalis europaea</i>	.	.	r	.
<i>Majanthemum bifolium</i>	.	.	r	.
<b>Інші види</b>				
<i>Betula pendula</i>	3	2	.	1
<i>Populus tremula</i>	.	3	.	3
<i>Quercus robur</i>	2	.	4	.
<i>Betula pendula II</i>	.	2	1	.
<i>Sorbus aucuparia</i>	2	1	.	.
<i>Rubus caesius</i>	.	1	.	1
<i>Pteridium aquilinum</i>	2	.	r	.
<i>Pinus sylvestris</i>	2	.	.	r
<i>Viola canina</i>	1	.	r	.
<i>Achillea submillefolium</i>	.	r	.	r
<i>Fragaria vesca</i>	.	r	.	r

<i>Knautia arvensis</i>	.	r	.	r
<i>Veronica chamaedrys</i>	.	r	.	r
<i>Calamagrostis epigeios</i>	.	3	.	.
<i>Populus tremula II</i>	.	2	.	.
<i>Dryopteris filix-mas</i>	.	.	.	2
<i>Geum urbanum</i>	.	.	.	2
<i>Betula pendula</i>	.	.	1	.
<i>Caluna vulgaris</i>	.	.	1	.
<i>Festuca polesica</i>	.	.	1	.
<i>Potentilla erecta</i>	.	.	1	.
<i>Rubus idaeus</i>	.	.	1	.
<i>Chamaecytisus ruthenicus</i>	.	1	.	.
<i>Poa pratensis</i>	.	1	.	.
<i>Polypodium vulgare</i>	.	.	.	1
<i>Quercus robur II</i>	.	.	.	1
<i>Salix caprea</i>	.	.	.	1
<i>Swida sanguinea</i>	.	.	.	1
<i>Molinia caerulea</i>	+	.	.	.
<i>Frangula alnus</i>	+	.	.	.
<i>Lycopodium clavatum</i>	.	.	r	.
<i>Malus sylvestris</i>	.	.	r	.
<i>Campanula patula</i>	.	.	r	.
<i>Rhododendron luteum</i>	.	.	r	.
<i>Rosa sp.</i>	.	.	r	.
<i>Hieracium sp.</i>	.	r	.	.
<i>Stellaria graminea</i>	.	r	.	.
<i>Trifolium medium</i>	.	r	.	.
<i>Trifolium repens</i>	.	r	.	.
<i>Origanum vulgare</i>	.	.	.	r
<i>Agrimonia eupatoria</i>	.	.	.	r
<i>Epilobium montanum</i>	.	.	.	r
<i>Sedum sp.</i>	.	.	.	r
<i>Vicia sp.</i>	.	.	.	r
<i>Vicia tetrasperma</i>	.	.	.	r

Фітоценотична характеристика асоціації *Calamagrostio arundinacea-Quercetum petraea* (1) (клас *Quercetea robori-petraeae*)

Номер опису	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Затіненість крон %	50	50	50	60	60	50	40	60	60	50	50	90	70	60
Зімкненість чагарникового ярусу %	40	50	60	60	20	40	50	50	50	80	90	50	50	50
Проективний покрив трав'янистого ярусу %	20	20	50	50	60	50	60	60	50	40	40	80	70	30
Проективний покрив мохового ярусу %	5	-	-	10	-	-	-	-	5	-	10	10	10	-
Кількість видів	15	18	26	15	28	19	31	17	16	15	17	25	17	16
Номер синтаксону	1													
<i>D.s. Ass. Calamagrostio arundinacea-Quercetum petraea</i>														
<i>Quercus petraea</i>	2	2	4	5	3	1	3	2	1	4	2	2	4	2
<i>Quercus petraea II</i>	+	+	2	1	+	+	+	+	2	1	2	2	2	.
<i>Festuca ovina</i>	2	2	+	.	1	.	1	.	2	.	2	1	2	2
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	1	+	2	1	1	1	1	+	+	1	+	1	.	1
<i>D.s. All. Quercion robori-petraeae</i>														



<i>Potentilla erecta</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1	.	.
<b>D.s. Ord. Quercetalia robori-petraeae</b>														
<i>Frangula alnus</i>	1	1	+	+	2	3	3	1	.	1	1	1	+	3
<b>D.s. Cl. Vaccinio-Piceetea</b>														
<i>Vaccinium myrtillus</i>	1	1	r	1	2	4	2	4	2	3	4	2	5	5
<i>Rhodococcum vitis-idaea</i>	.	.	.	.	.	.	.	r	.	.	.	1	.	.
<i>Majanthemum bifolium</i>	.	.	.	1	1	1	1	r	.	.	1	2	1	1
<i>Luzula pilosa</i>	.	.	r	r	1	1	1	r	r	.	.	1	.	.
<i>Trientalis europaea</i>	.	.	.	.	r	r	r	.	.	r	r	1	r	.
<i>Melampyrum pratense</i>	2	3	r	r	r	r	r	r	r	.	.	1	2	.
<b>Інші види</b>														
<i>Betula pendula</i>	.	2	r	r	2	4	2	2	4	2	4	2	3	4
<i>Pteridium aquilinum</i>	2	2	2	1	2	.	2	2	r	2	r	1	2	1
<i>Quercus robur</i>	3	3	.	.	1	1	1	1	.	.	1	1	.	.
<i>Molinia caerulea</i>	.	r	1	r	r	2	r	r	.	1	r	1	.	1
<i>Sorbus aucuparia</i>	1	2	r	2	3	1	3	1	r	1	1	1	2	2
<i>Pinus sylvestris</i>	2	2	r	r	r	.	r	3	.	3	.	2	.	.
<i>Calluna vulgaris</i>	r	2	.	.	r	r	r	.	.	.	.	1	2	.
<i>Quercus robur II</i>	.	.	.	.	.	.	.	1	.	1	r	1	1	1
<i>Rhododendron luteum</i>	.	.	.	.	.	r	.	3	.	5	4	1	4	.
<i>Populus tremula</i>	.	1	.	.	.	2	.	1	2	1	.	.	.	.
<i>Convallaria majalis</i>	.	r	3	2	r	.	r	.	.	.	r	.	.	.
<i>Polygonatum odoratum</i>	1	.	1	r	r	.	r	.	.	.	.	.	.	.
<i>Hieracium pilosella</i>	r	.	.	.	.	.	.	.	2	.	.	1	1	r
<i>Veronica officinalis</i>	.	.	r	.	r	.	r	.	.	.	.	1	3	.
<i>Melampyrum nemorosum</i>	.	.	2	.	3	.	3	.	.	.	.	.	.	.
<i>Lycopodium clavatum</i>	.	1	.	.	1	.	1	.	.	.	.	.	.	.
<i>Cruciata glabra</i>	.	.	r	.	1	.	1	.	.	.	.	.	.	.
<i>Populus tremula II</i>	r	1	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Betula pubescens II</i>	.	.	.	.	r	1	r	.	.	.	.	.	.	.
<i>Carex brizoides</i>	.	r	.	.	r	.	r	.	.	.	.	.	.	.
<i>Poa nemoralis</i>	.	.	r	.	r	.	r	.	.	.	.	.	.	.
<i>Dryopteris filix-mas</i>	.	.	.	.	r	r	r	.	.	.	.	.	.	.
<i>Pinus banksiana</i>	2	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.
<i>Rubus idaeus</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	r
<i>Campanula sp.</i>	.	.	r	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.
<i>Hieracium sp.</i>	.	.	.	.	r	.	r	.	.	.	.	.	.	.
<i>Juncus effusus</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.	r
<i>Pinus sylvestris II</i>	.	.	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.	r
<i>Vincetoxicum hirundinaria</i>	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r
<i>Rumex acetosa</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.
<i>Carpinus betulus II</i>	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Fragaria vesca</i>	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Geranium sylvaticum</i>	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Stachys sylvatica</i>	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Vaccinium uliginosum</i>	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Hypericum montanum</i>	.	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.
<i>Pyrus communis</i>	.	.	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.
<i>Carex leporina</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.
<i>Carex nigra</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.
<i>Viola canina</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.
<i>Festuca polesica</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.

**Фітоценотична характеристика асоціації *Dicranio-Pinetum* (1) (клас *Vaccinio-Piceetea*)**

Номер опису	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Затіненість крон %	50	60	60	60	60	60	50	60	50	60	60
Зімкненість чагарникового ярусу %	40	60	60	60	60	20	40	60	40	60	60
Проективний покрив трав'янистого ярусу %	50	50	50	50	50	60	50	50	50	50	50
Проективний покрив мохово-лишайникового ярусу %	80	100	90	20	100	100	100	70	60	50	90
Кількість видів	25	18	16	14	19	17	19	19	18	11	13
Номер синтаксону	<b>1</b>										
<i>D.s. Ass. Dicranio-Pinetum</i>											
<i>Melampyrum pratense</i>	2	2	3	2	2	1	1	2	.	.	.
<i>Calluna vulgaris</i>	2	2	.	2	2	2	1	.	.	.	.
<i>Sorbus aucuparia</i>	2	2	1	.	.	.	.	.	1	r	r
<i>D.s. All. Dicrano-Pinenion</i>											
<i>Luzula pilosa</i>	2	2	1	.	+	+	+	1	.	.	.
<i>D.s. Ord. Cladonio-Vaccinietalia</i>											
<i>Pinus sylvestris</i>	4	3	4	4	.	1	3	4	4	5	5
<i>Pinus sylvestris II</i>	+	+	.	.	.	.	2	.	.	1	1
<i>D.s. Cl. Vaccinio-Piceetea</i>											
<i>Vaccinium myrtillus</i>	4	2	.	2	1	2	.	2	2	2	2
<i>Trientalis europaea</i>	2	+	1	1	2	1	.	+	r	.	.
<i>Majanthemum bifolium</i>	+	+	1		2	1	1	1	1	.	.
<i>Chimaphila umbellata</i>	.	.	.	r	+	.	+	.	.	.	.
<i>Dryopteris carthusiana</i>	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Pyrola rotundifolia</i>	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
<i>Lycopodium annotinum</i>	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.
<i>Solidago virgaurea</i>	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.
<b>Інші види</b>											
<i>Quercus robur II</i>	+	3	1	.	+	.	1	r	.	r	r
<i>Antennaria dioica</i>	.	.	.	1	.	.	+	+	.	1	1
<i>Festuca polesica</i>	2	2	.	.	+	.	.	r	.	1	1
<i>Frangula alnus</i>	2		2	.	.	.	.	.	1	.	.
<i>Betula pendula</i>	3	2	2	.	.	.	.	.	1	.	.
<i>Achillea submillefolium</i>	.	.	.	2	.	3	2	+	.	.	.
<i>Fragaria vesca</i>	.	.	.	2	.	2	1	1	.	.	.
<i>Festuca ovina</i>	2	1	.	.	+	.	.	.	.	.	.
<i>Hieracium sp.</i>	.	.	.	1	.	2	+	.	.	.	.
<i>Hieracium pilosella</i>	.	2	r	.	2	.	.	.	.	.	.
<i>Veronica officinalis</i>	+	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Lycopodium clavatum</i>	+	2	.	.	+	.	.	.	.	.	.
<i>Carex acuta</i>	.	.	.	1		.	.	.	.	1	1
<i>Alnus glutinosa II</i>	+	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1
<i>Cheledonium majus</i>		.	.	.	.	.	1	1	.	.	.
<i>Pteridium aquilinum</i>	+	.	.	.	.	.	.	.	r	.	.
<i>Molinia caerulea</i>	+	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Alnus glutinosa</i>	.	.	.	.	.	2	.	.	.	.	.
<i>Anthoxathum odoratum</i>	.	.	.	.	.	2	2	.	.	.	.
<i>Impatiens parviflora</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	2
<i>Corylus avellana</i>	.	.	.	.	.		r	.	4	.	.
<i>Carex sp.</i>	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Thymus serpyllum</i>	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
<i>Juncus effusus</i>	.	.	.	.	.	.	.	3		.	.
<i>Lonicera xylosteum</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.

<i>Betula pendula</i> II	.	.	.	.	.	2	+	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Pyrus communis</i>	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Carpinus betulus</i> II	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1	1	1
<i>Euphorbia virgultosa</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1	1	1
<i>Populus tremula</i>	.	.	.	.	1	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.
<i>Potentilla erecta</i>	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Salix caprea</i>	r	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Rhododendron luteum</i>	.	.	r	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
<i>Viola canina</i>	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	r	.	.	.	.
<i>Cruciata glabra</i>	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	r	.	.	.	.
<i>Melica natans</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	r	.	.	.	.
<i>Luzula pallescens</i>	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.
<i>Rubus caesius</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.
<i>Euonymus europaea</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.
<i>Rubus idaeus</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.
<i>Stachys sylvatica</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1
<i>Taraxacum officinale</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1
<i>Anemona ranunculoides</i>	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Malus sylvestris</i> II	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Myosotis micrantha</i>	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Helichrysum arenarium</i>	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.
<i>Acer negundo</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.
<i>Jovibarba sobolifera</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.
<i>Polygala comosa</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.
<i>Quercus robur</i>	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Rumex acetosa</i>	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Trifolium prantense</i>	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Urtica urens</i>	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Hypericum perforatum</i>	.	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.

Фітоценотична характеристика асоціації *Cheledonio-Robinetum* (1) (клас *Robinietae*)

Номер опису	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Затіненість крон %	60	80	75	80	90	75	80	90	100	90	75	90	90	80	75
Зімкненість чагарникового ярусу %	60	50	45	50	50	45	30	50	50	45	50	40	60	40	60
Проективний покрив трав'янистого ярусу %	50	50	60	30	50	50	60	30	30	50	50	50	50	50	50
Проективний покрив мохово-лишайникового ярусу %	-	-	1	2	-	1	-	3	-	-	-	-	-	-	-
Кількість видів	16	8	10	9	9	11	6	10	8	8	7	12	9	9	9
Номер синтаксону	2														
<i>D.s. Ass. Cheledonio-Robinetum</i>															
<i>Cheledonium majus</i>	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	4	4	4	3
<i>D.s. Cl. Robinietae</i>															
<i>Robinia pseudoacacia</i>	4	5	5	5	4	5	5	4	5	4	5	3	.	.	5
<i>Robinia pseudoacacia</i> II	2	2	3	1	2	3	.	1	2	3	3	2	2	.	.
<i>Sambucus nigra</i>	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	r	r
<i>Acer negundo</i>	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	r

<i>Acer negundo</i> II	+	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	1	.	.	.
<i>Geum urbanum</i>	+	.	.	1	1	.	1	1	.	.	.	1	.	1	r
<i>Urtica dioica</i>	2	2	2	3	2	3	3	3	2	2	3	2	3	1	3
<i>Galium aparine</i>	.	1	1	.	.	1	.	.	1	1	1	.	.	.	.
<i>Impatiens parviflora</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Swida sanguinea</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.	1
<b>Інші види</b>															
<i>Pinus sylvestris</i>	2	.	1	1	.	1	.	1	.	.	.	.	2	5	.
<i>Rubus caesius</i>	.	1	.	.	1	1	.	1	2	.	.	.	.	2	.
<i>Betula pendula</i>	2	.	1	.	1	.	.	.	.	1	.	.	2	.	.
<i>Sorbus aucuparia</i>	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.
<i>Dryopteris cristata</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Quercus robur</i> II	.	1	.	.	1	2	.	.	1	1	.	1	.	.	.
<i>Frangula alnus</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Mycelis muralis</i>	.	.	.	1	.	.	.	1	.	.	1	.	.	.	.
<i>Lonicera xylosteum</i>	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.
<i>Pyrus communis</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	r	.
<i>Quercus robur</i>	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Salix caprea</i> II	+	.	1	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Veronica chamaedrys</i>	.	1	.	1	.	.	1	.	.	1	.	.	.	.	.
<i>Festuca pratensis</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.
<i>Ranunculus acris</i>	.	.	1	.	.	.	.	1	1	.	.	.	.	.	r
<i>Dryopteris filix-mas</i>	r	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Fragaria vesca</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Taraxacum officinale</i>	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	r
<i>Alnus glutinosa</i>	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.
<i>Quercus macrocarpa</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.	.	.
<i>Humulus lupulus</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.	.
<i>Sambucus racemosa</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.	.
<i>Acer pseudoplatanus</i>	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Prunus spinosa</i>	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Daucus carota</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	.	.
<i>Taraxacum officinale</i>	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	r	.	.	.

**Фітоценотична характеристика асоціації *Rubetum idaei* (1) (класу *Epilobietea angustifolii*)**

Номер опису	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<b>Проективне покриття</b>	<b>90</b>	<b>75</b>	<b>80</b>	<b>75</b>	<b>90</b>	<b>75</b>	<b>80</b>	<b>75</b>	<b>80</b>	<b>75</b>
<b>Кількість видів</b>	<b>26</b>	<b>9</b>	<b>10</b>	<b>9</b>	<b>11</b>	<b>10</b>	<b>11</b>	<b>10</b>	<b>18</b>	<b>14</b>
<b>Номер синтаксону</b>	<b>1</b>									
<i>D.s. Ass. Rubetum idaei</i>										
<i>Rubus idaeus</i>	5	5	5	5	5	5	5	5	4	4
<i>D.s. All. Sambuco-Salicion caprea</i>										
<i>Sorbus aucuparia</i>	2	1	1	1	1	1	1	.	1	.
<i>Sambucus nigra</i>	.	.	1	.	1	.	1	.	.	1
<i>Salix caprea</i>	r	.	.	.	.	1	.	2	.	.
<i>D.s. Cl. Epilobietea angustifolii</i>										
<i>Chamaerion angustifolium</i>	1	.	.	.	.	.	.	1	.	.
<i>Fragaria vesca</i>	r	.	.	.	.	.	.	r	.	.
<i>D.s. Cl. Quercu-Fagetea</i>										
<i>Corylus avellana</i>	1	.	.	.	1	.	1	.	r	2
<i>Carpinus betulus</i>	.	.	.	.	1	2	.	.	.	2
<i>Euonymus europaea</i>	1	.	.	.	.	1	.	.	.	.
<i>D.s. Cl. Molinio-Arrhenatheretea</i>										

<i>Poa pratensis</i>	1	1	.	1	1	.	1	.	1	.
<i>Ranunculus acris</i>	r	.	1	.	.	.	1	1	.	.
<i>Інші види</i>										
<i>Pinus sylvestris</i>	2	1	1	2	.	.	.	.	r	2
<i>Dryopteris filix-mas</i>	1	.	.	.	.	.	.	1	.	2
<i>Viola canina</i>	r	.	.	.	.	.	1	.	.	2
<i>Betula pendula II</i>	r	1	1	.	.	.	1	1	1	.
<i>Quercus robur II</i>	1	.	.	.	1	1	.	.	r	.
<i>Vaccinium myrtillus</i>	.	2	1	1	r	.	.	.	r	1
<i>Rubus caesius</i>	3	.	.	.	.	.	1	2	.	.
<i>Anemona nemorosa</i>	.	.	.	.	1	2	.	.	.	2
<i>Oxalis acetosella</i>	.	.	.	1	1	1	.	.	.	2
<i>Galium mollugo</i>	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Frangula alnus</i>	.	1	1	.	.	1	.	.	1	.
<i>Veronica officinalis</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1
<i>Juncus effusus</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+
<i>Stellaria media</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+
<i>Urtica dioica</i>	r	.	.	.	.	.	1	.	.	.
<i>Agrimonia eupatoria</i>	r	.	.	.	.	.	.	r	.	.
<i>Cirsium vulgare</i>	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Lycopodium clavatum</i>	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Majanthemum bifolium</i>	r	.	.	1	r	r	.	.	.	.
<i>Mycelis muralis</i>	r	.	.	.	.	.	.	r	.	.
<i>Ribes nigra</i>	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Rumex acetosa</i>	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Veronica chamaedrys</i>	r	.	.	.	.	.	r	.	.	.
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.
<i>Athyrium filix-femina</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.
<i>Carex leporine</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.
<i>Carex vesicaria</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.
<i>Galium palustre</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.
<i>Juniperus communis</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.
<i>Potentilla erecta</i>	.	1	r	r	.	.	.	.	r	.
<i>Salix myrsinifolia</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.
<i>Scirpus sylvaticus</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.
<i>Trientalis europaea</i>	.	1	1	1	.	.	.	.	.	r

Фітоценотична характеристика класу *Bidentea tripartiti*. Номери синтаксонів: *Polygono-Bidentetum* (1), *Rumicetum mantimi* (2)

Номер опису	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Проективне покриття	75	70	85	75	75	80	75	60	60	80	80	75	60	65
Кількість видів	6	4	3	5	4	6	4	5	3	6	8	7	5	5
Номер синтаксону	1											2		
<i>Polygonum hydropiper</i>	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	1		
<i>Bidens tripartita</i>	3	3	3	3	3	3	2	2	2	2	2		1	+
<i>Rumex maritimus</i>												4	4	3
<i>D.s. All. Bidention tripartiti</i>														
<i>Alopecurus aequalis</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1			
<i>Ranunculus sceleratus</i>	.	.	.	1	.	1	.	.	.	.	+	1		
<b>Інші види</b>														
<i>Carex sp</i>	.	.	.	.	1	1	2	1	.	1	.	2	1	1
<i>Juncus effusus</i>	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	1	1	1
<i>Galium aparine</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.			

<i>Ranunculus repens</i>	+	1	1	1	.	1	2	1	.	1	+		1	1
<i>Lemna minor</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r			
Номер опису	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
<i>Equisetum palustris</i>	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.			
<i>Potentilla anserina</i>	.	.	.	.	1	1	.	.	2	.	+	1		
<i>Scirpus sylvaticus</i>	1	1	.	.	.	.	.	1	.	.	.	+		
<i>Salix alba</i>	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.		
<i>Betula pubescens</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.		

Фітоценотична характеристика *Plantegenetalia majoris* (клас *Plantegenetea majoris*). Номери синтаксонів: *Festuco pratensis-Plantaginetum* (1), *Lolio-Plantaginetum majoris* (2), *Poetum annuae* (3), *Prunello-Plantaginetum* (4)

Номер опису	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Проективне покриття	65	75	90	90	75	95	50	75	75	75
Кількість видів	7	9	9	7	10	12	10	9	11	7
Номер синтаксону	1		2		3				4	
<i>D.s. Ass. Festuco pratensis-Plantaginetum</i>										
<i>Festuca pratensis</i>	4	4	.	.	.	1	1	.	.	.
<i>D.s. Ass. Lolio-Plantaginetum majoris</i>										
<i>Lolium perenne</i>	.	.	4	5	.	.	.	+	.	.
<i>D.s. Ass. Poetum annuae</i>										
<i>Poa annua</i>	.	+	.	.	4	3	+	.	+	.
<i>D.s. Ass. Prunello-Plantaginetum</i>										
<i>Prunella vulgaris</i>	.	.	.	.	+	.	5	4	4	4
<i>D.s. Cl. Plantegenetea</i>										
<i>Plantago major</i>	4	4	3	2	3	2	2	3	3	3
<i>Trifolium repens</i>	2	.	+	2	+	.	1	2	2	.
<i>Ranunculus repens</i>	1	.	2	.	.	+	1	.	1	1
<i>Taraxacum officinale</i>	.	1	+	+	1	1	+	2	1	.
<i>Potentilla anserina</i>	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.
<i>D.s. Cl. Molinio-Arrhenatheretea</i>										
<i>Ranunculus acris</i>	.	.	+	.	+	+	+	.	+	1
<i>Cerastium holosteoides</i>	.	.	.	+	.	+	.	.	.	.
Інші види										
<i>Equisetum arvense</i>	+	.	+	.	+	+	.	1	.	.
<i>Veronica chamaedrys</i>	.	1	.	.	1	1	.	.	+	.
<i>Carex pilosa</i>	+		.	.	.	1	+	.	.	+
<i>Tussilago farfara</i>	.	1	.	.	.	.	.	+	.	.
<i>Juncus effusus</i>	.		.	.	.	.	.	.	+	.
<i>Veronica officinalis</i>	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Poa pratensis</i>	1	+	.	+	+	.	.	+	.	+
<i>Fragaria vesca</i>	.	+	.	.	.	+	.	.	+	.
<i>Rubus caesius</i>	.	.	.	.	.	+	.	.	.	+
<i>Luzula pilosa</i>	.	.	.	.	+	.	.	1	.	.
<i>Urtica dioica</i>	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.
<i>Achillea submillefolium</i>	.	.	+	+	.	.	+	.	+	.

Фітоценотична характеристика асоціацій *Urtico-Aegopodietum podagraria* (1), *Calystegio-Angelicetum archangelicae* (2) та угруповання *com. Stachys sylvatica* (3), класу *Galio-Urticetea*

Номер опису	1	2	3	4	5	6
Проективне покриття %	75	90	80	75	75	60
Кількість видів	7	9	8	5	10	6
Номер синтаксону	1		2		3	

<b>D.s. com Stachys sylvatica</b>						
<i>Stachys sylvatica</i>	4	4	.	.	.	.
<b>D.s. Ass. Urtico-Aegopodietum podagrariae</b>						
<i>Aegopodium podagraria</i>	.	.	4	4	+	.
<b>D.s. Ass. Calystegio-Angelicetum archangelicae</b>						
<i>Angelica sylvestris</i>	.	.	.	.	4	3
<b>D.s. Ord. Convulvutalia</b>						
<i>Calystegia sepium</i>	.	.	.	.	2	2
<i>Myosoton aquaticum</i>	1	.	+	.	.	.
<i>Filipendula denudata</i>	.	1	.	.	+	.
<b>D.s. Cl. Galio-Urticetea</b>						
<i>Galium aparine</i>	+	.	1	+	2	1
<i>Urtica dioica</i>	.	+	1	1	+	1
<i>Rubus caesius</i>	.	+	1	1	1	2
<b>Інші види</b>						
<i>Eupatorium cannabinum</i>	.	+	.	.	.	.
<b>Номер опису</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>5</b>	<b>6</b>
<i>Geum rivale</i>	+	1	.	.	.	.
<i>Chaerophyllum bulbosi</i>	.	.	+	.	.	.
<i>Impatiens noli-tangere</i>	.	.	.	.	+	.
<i>Stellaria nemorum</i>	.	.	+	.	.	.
<i>Alnus glutinosa</i>	.	+	.	+	.	.
<i>Ranunculus acris</i>	+	.	.	.	.	+
<i>Athyrium filix-femina</i>	1	+	.	.	.	.
<i>Veronica chamaedrys</i>	+	+	.	.	+	.

**Фітоценотична характеристика асоціацій *Potentillo-Artemisietum absintii* й *Onopordetum acanthii* союзу *Onopordion acanthii* (клас *Artemisietea vulgaris*)**

Номер опису	1	2	3	4	5	6	7
<b>проективне покриття</b>	<b>50</b>	<b>75</b>	<b>60</b>	<b>75</b>	<b>80</b>	<b>80</b>	<b>50</b>
<b>Кількість видів</b>	<b>15</b>	<b>14</b>	<b>21</b>	<b>17</b>	<b>12</b>	<b>10</b>	<b>11</b>
<b>Номер синтаксону</b>	<b>1</b>					<b>2</b>	
<b>D.s. Ass. <i>Potentillo-Artemisietum absintii</i></b>							
<i>Potentilla argentea</i>	.	.	3	4	+	.	.
<i>Artemisia absinthium</i>	1	2	.	2	4	+	.
<b>D.s. Ass. <i>Onopordetum acanthii</i></b>							
<i>Onopordum acanthium</i>	.	.	.	.	.	4	4
<b>D.s. Cl. <i>Artemisitea vulgaris</i></b>							
<i>Artemisia vulgaris</i>	2	1	3	2	2	+	+
<b>D.s. All. <i>Koelerion glaucae</i></b>							
<i>Jovibarba sobolifera</i>	2	.	.	.	.	.	.
<i>Festuca polesica</i>	1	.	.	+	.	.	.
<i>Hieracium pilosella</i>	1	.	.	+	.	.	.
<i>Thymus serpyllum</i>	2	.	.	.	.	.	.
<i>Scleranthus perennis</i>	2	.	.	.	.	.	.
<i>Festuca ovina</i>	2	.	.	.	.	.	.
<i>Rumex acetosella</i>	1	.	.	.	+	.	+
<b>Номер опису</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>5</b>	<b>6</b>	<b>7</b>
<b>Інші види</b>							
<i>Achillea submillefolium</i>	+	.	2	+	2	1	2
<i>Agrimonia eupatoria</i>	.	r	.	.	.	.	.
<i>Agrostis tenuis</i>	+	.	.	.	.	.	.
<i>Carex pilosa</i>	.	r	.	.	.	.	.

<i>Carex tomentosa</i>	+	r	.	+	.	.	.
<i>Centaurea cyanus</i>	+	.	.	.	.	.	.
<i>Cerastium arvense</i>	+	.	.	.	.	+	+
<i>Cirsium arvense</i>	+	.	.	.	.	+	.
<i>Cirsium vulgare</i>	.	.	.	.	.	.	+
<i>Convulvulus arvense</i>	.	r	+	.	.	1	+
<i>Cynoglossum officinalis</i>	.	.	1	.	.	.	.
<i>Dactylis glomerata</i>	.	1	.	.	.	.	.
<i>Daucus carota</i>	.	r	1	.	.	.	.
<i>Echium vulgare</i>	.	.	.	.	.	1	+
<i>Equisetum arvense</i>	.	1	+	.	.	1	+
<i>Euphorbia virgultosa</i>	.	.	1	.	.	.	.
<i>Festuca sp.</i>	.	.	.	2	.	.	.
<i>Fragaria vesca</i>	.	r	.	.	.	.	.
<i>Galium mollugo</i>	.	2	.	.	.	.	.
<i>Galium verum</i>	.	.	+	.	.	.	.
<i>Geranium pratense</i>	.	.	.	.	2	.	.
<i>Geum urbanum</i>	.	.	.	.	.	.	+
<i>Hellichrysum arenarium</i>	.	.	+	r	+	.	.
<i>Hieracium ehioides</i>	.	.	.	.	+	.	.
<i>Hieracium pilosella</i>	.	.	+	.	+	.	.
<i>Hypericum perforatum</i>	.	.	+	.	.	.	.
<i>Hypericum montanum</i>	.	.	.	+	.	.	.
<i>Knautia arvense</i>	.	r	.	.	.	.	.
<i>Leontodon sp.</i>	.	.	.	.	+	.	.
<i>Matricaria perforata</i>	.	.	.	.	.	+	.
<i>Medicago lupulina</i>	.	.	.	.	.	+	+
<i>Melandrium album</i>	.	.	.	+	.	.	.
<i>Myosotis stricta</i>	.	.	+	.	3	.	.
<i>Plantago lanceolata</i>	.	.	+	+	.	.	.
<i>Poa pratense</i>	.	r	3	.	.	.	.
<i>Poa sp.</i>	.	.	.	2	+	.	.
<i>Polytrichum piliferum</i>	.	.	.	3	.	.	.
<i>Pyrus communis</i>	.	1	.	.	.	.	.
<i>Rumex acetosella</i>	.	.	+	.	.	.	.
<i>Solidago virgaurea</i>	.	r	.	.	.	.	.
<i>Stellaria graminea</i>	.	.	+	.	.	.	.
<i>Tanacetum vulgare</i>	.	.	2	.	.	.	.
<i>Taraxacum officinale</i>	.	.	.	.	+	.	.
<i>Thymus serpyllum</i>	.	.	.	+	.	.	.
<i>Trifolium pratense</i>	.	.	r	.	.	.	.
<i>Trifolium repens</i>	.	.	2	.	.	.	.
<i>Verbascum thapsus</i>	.	.	.	2	+	.	.
<i>Vicia cracca</i>	.	.	1	.	.	.	.
<i>Viola tricolor</i>	.	.	r	+	+	.	.
<i>Urtica dioica</i>	.	.	.	.	r	.	.



Фітоценотична характеристика асоціації *Centaureo-Aperetum spicae-venti* (1) класу *Stellarietea mediae*

Номер опису	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Проективне покриття	50	60	45	50	50	60	70	60	50	50	30	15
Кількість видів	13	7	8	8	7	9	8	7	7	4	12	10
Номер синтаксону	1											
<i>D.s. Ass. Centaureo-Aperetum spicae-venti</i>												
<i>Centaurea cyanus</i>	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4
<i>Apera spica-venti</i>	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	2
<i>D.s. Cl. Stellarietea mediae</i>												
<i>Myosotis arvensis</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.
<b>Інші види</b>												
<i>Matricaria maritima</i>	+	.	1	.	1	1	.	.	1	.	.	1
<i>Galinsoga parviflora</i>	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.
<i>Vicia tetrasperma</i>	+	1	1	1	2	.	1	2	.	.	+	.
<i>Chenopodium album</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Geranium pusillum</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Achillea submillefolium</i>	+	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Agrimonia eupatoria</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Elytrigia repens</i>	+	1	.	1	.	1	1	1	.	.	+	+
<i>Agrostis tenuis</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	+
<i>Cerastium arvense</i>	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Cerastium glomeratum</i>	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	+
<i>Cirsium arvense</i>	.	.	.	.	r	1	.	.	.	.	.	+
<i>Cirsium vulgare</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.
<i>Convulvulus arvense</i>	+	.	1	1	.	1	1	.	1	.	+	.
<i>Dactylis glomerata</i>	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+
<i>Daucus carota</i>	.	.	.	.	.	.	.	1	1	.	+	.
<i>Echium vulgare</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+
<i>Equisetum arvense</i>	+	1	.	.	1	1	1	.	.	1	1	.
<i>Matricaria perforata</i>	+	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Taraxacum officinale</i>	+	.	1	.	.	.	.	1	1	.	.	.
<i>Trifolium arvense</i>	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	+	.
<i>Vicia cracca</i>	.	.	.	.	1	1	.	.	.	.	+	.
<i>Viola tricolor</i>	+	1	.	1	.	1	1	.	1	.	+	+

## Словник

### А

*Абіотичне середовище* – частина екосистеми сформована із об'єктів неживої природи.

*Автогенна сукцесія* – сукцесійний процес в якому переважають сингенетичні перетворення та ендоекогенез пов'язаний із наближенням умов до клімаксічного оптимуму. За звичай в результаті такої сукцесії екосистема наближається до стану клімаксу.

*Автотрофи* – організми здатні перетворювати енергію абіотичного середовища на біомасу.

*Агемеробія* – явище низької антропоотолерантності біосистем.

*Агемеробні екосистеми* – екосистеми які знаходяться або формуються при мінімальному антропогенному тиску. За звичай, болота, скелі, фрагменти пустель і та вологих тропічних лісів. Абсолютної агемеробії не існує через глобальний вплив людини на біосферу.

*Агроєкосистеми* – екосистеми сформовані під дією сільськогосподарської діяльності. Ю.Одум відносив їх до категорії природних із антропогенною субсидією.

*Аеробні умови* – абіотичне середовище із концентрацією кисню достатньою для організмів із аеробним диханням.

*Алелопатія* – вид взаємодії між організмами, із застосуванням проти конкурентів спеціальних хімічних речовин.

Александрова Віра – (1910-), радянський геоботанік, автор найбільш повного аналізу класифікацій рослинних угруповань.

*Алогенна сукцесія* – сукцесійний процес який відбувається під дією зовнішніх впливів.

*Анаеробні умови* – частина середовища із низькою концентрацією молекулярного кисню. Такі умови панували на планеті до кисневої катастрофи. Вони є оптимальними для багатьох бактерій.

*Антропогенний клімакс* – зупинка сукцесійних процесів під дією антропогенного тиску.

*Антибіоз* – різновид або синонім алелопатії. Термін, частіше за все, вживається, коли алелопатична дія направлена проти бактерій.

*Антропогенна сукцесія* – різновид алогенної сукцесії спричинений антропогенним впливом на екосистеми

*Антропогон* – сукупність усіх антропогенних факторів, що діють на елементи екосистему.

*Асоціація рослинних угруповань* – елементарна одиниця класифікації рослинних угруповань. Наприклад, *Glycerietum fluitantis* Nowiński .

*Аерації показник* (АЕ) – фактор, що впливає на хімічні процеси (окислення), визначає характер ґрунтоутворення, склад і розвиток мікрофлори і лімітує поширення багатьох видів рослин.

*Вміст доступного нітрогену* (NT)– вміст доступного рослинам нітрогену(у вигляді нітратів і солей амонію) (визначений методами фітоіндикації).

*Антропоотолерантність* (НЕ)– здатність до поширення в умовах антропогенного тиску різного генезису і сили. Синонімічна назва гемеробія.

*Атмосфера* – газова оболонка планети або іншого космічного об'єкту.

*Антропогенна трансформація* – ступінь змінності екосистеми в результаті впливу людської діяльності.

### Б

*Батіаль* – зона Світового океану глибиною від 200 до 2500 метрів.

*Бачинський Г.О.* – доктор географічних наук, кандидат біологічних наук закінчив геологічний факультет Львівського державного університету імені Івана Франка у р. та одержав кваліфікацію інженера-геолога. Знаменитий геолог, палеонтолог, картограф, географ, соціоеколог.

*Бекон Фрэнсіс* (англ. Francis Bacon), ( народився 22 січня 1561 в Лондоні – помер 9 квітня 1626) — англійський державний діяч, філософ та есеїст. Лорд-канцлер Англії, Лорд-хранитель Малої печатки (1617—1621). Один із засновників емпіризму.

*Бентос* – організми, які живуть на дні водойм.

*Берталанфі* Карл Людвіг (англ. Ludwig von Bertalanffy) народився 19 вересня 1901 у Відні – помер 12 червня 1972 у Нью-Йорку. Біолог, розробник узагальненої системної концепції, що відома під назвою «Загальна теорія систем».

*Біогенні елементи* – Біологічно значимі елементи. Умовна назва найбільш поширених серед біоти хімічних елементів. Сюди відносяться С, Н, О, N, P, S, K, Na, Cl, Ca, Mg. У строгому виразі, враховуючи лише ті, що присутні в усіх живих організмів сюди можна віднести перші п'ять із списку. В загальному до складу різних організмів можуть входити ще до тридцяти різних інших елементів.

*Біогеографія* – наука що вивчає поширення живих організмів, їхніх угруповань та екосистем поверхнею планети.

*Біогеоценоз* – ділянка земної поверхні де в однорідних умовах середовища перебуває однотипний біоценоз.

*Біоекологія* – синонім класичної загальної екології

*Біологічний годинник* – система внутрішніх процесів організму, які дозволяють орієнтуватися в часі та здійснювати періодичні функції.

*Біом* – велика просторове об'єднання екосистем. Наприклад, степ, тундра, тайга, савана, тощо.

*Біомаса* – сукупність живої речовини, що визначається як маса групи живих організмів чи певних їхніх частин тіла (напр. надземна біомаса).

*Біоритми* – ритмічні зміни обміну речовин, життєдіяльності та поведінки як адаптація до періодичних змін в навколишньому середовищі. Частіше за все реакція на космічні ритми.

*Біосистема* – система в якій елементами є живі організми, їхні складники чи сукупності живих організмів.

*Біосфера* – оболонка планети яка була чи є заселеною живими організмами.

*Біофаги* – живі організми, які отримують енергію, поїдаючи інших живих організмів.

*Біоценоз* – угруповання усіх живих організмів геобіоценозу.

*Болота* – екосистеми, для більшості організмів яких характерне проміжне між водним та наземно-повтряним середовищем життя. Термін складний для визначення через різні національні традиції та невизначений статус прибережно-водних і літоральних екосистем.

*Браун Бланке Жозіас* – геоботанік, засновник швейцарсько-французької школи геоботаніки, розробник еколого-флористичної класифікації рослинних угруповань.

## **В**

*Валова продукція* – загальний обсяг енергії екосистеми у вигляді її біомаси.

*Вид* – одиниця таксономії, сукупність особин подібних за своїми параметрами, що займають певний ареал, еволюційно пов'язані, вільно схрещуються і дають плодюче потомство.

*Вид* – одна з головних одиниць біологічної класифікації, таксономічна категорія. Зазвичай вид є якісно відокремленою формою живих істот, основною одиницею еволюційного процесу.

*Віоленти* – група організмів для яких характерна висококонкурентна стратегія міжвидової боротьби. Наприклад, дерева першого ярусу (домінанти, едифікатори) в лісових екосистемах. Інша назва види «леви».

*Вічна мерзлота* – територія в межах якої постійно і незалежно від пори року зберігається лід у товщі ґрунту.

*Видове біорізноманіття* – кількість видів що населяють первину територію.

*Вологі тропічні ліси* – Угруповання фанерофітів в зоні вологих тропіків. Часом вживається не зовсім коректний термін «джунглі».

*Вічна мерзлота* – територія, в межах якої не відбувається підняття температури вище 0°C в верхніх шарах ґрунту.

*Вміст карбонатів (CA)* – вміст у ґрунті карбонатів кальцію та магнію визначений фітоіндикаційними методами.

*Вологість ґрунту (HD)* – визначена за допомогою фітоіндикаційних методів комплексна оцінка відношення відтоку вологи до випаровування з урахуванням зонально-кліматичних та локальних характеристик екотопу.

*Водні екосистеми* – тип екосистем пов'язаний із водним середовищем життя.

## Г

*Гаузе правило* – два види, які займають подібні еконіши не можуть існувати в одній екосистемі без втрати життєвості.

*Геї гіпотеза* – твердження про те, що наша планета є суперорганізмом, а ми є його частинами (Джеймс Левлок, ). Організмичний підхід має проблемні місця. Він суперечить принципу емерджентності. Тому варто вважати нашу планету не суперорганізмом а біосистемою високого рівня організації.

*Гетеротрофи* – організми які отримують енергію від вживання вже синтезованих органічних речовин.

*Геобіоценоз* – ділянка із однорідними фізико-географічними умовами заселеними певним біоценозом.

*Глобалізація* (англ. *globalization*) – перетворення певного явища на світове, планетарне, те, яке стосується усієї Землі, земної кулі. Глобалізація – це процес всесвітньої економічної, політичної та культурної інтеграції та уніфікації.

*Голубець М.А.* – геоботанік, громадський та політичний діяч, заслужений діяч науки і техніки України, академік Національної академії наук України (з 1990), фундатор української екосистемології.

*Глікотрофні екотопи* – перенасичені солями (0,01%-0,3%) екотопи.

*Глісон Генрі* – (Henry Allan Gleason, 1882-1975), американський ботанік і еколог, автор індивідуалістичної гіпотези екологічної сукцесії, автор принципу континуальності рослинності.

*Галотрофні екотопи* – надмірно засолені (більше 0,3 %) екотопи.

*Гомеостаз* – стан динамічної рівноваги в біосистемах різного рівня організації, яка підтримується внутрішніми процесами самоорганізації та саморегуляції.

*Градiєнт* – міра зміни показника фактора на одиницю виміру простору.

*Гродзинський Михайло* – (11 липня року), географ ландшафтознавець, ландшафтний еколог, розробник теорії стійкості екосистем.

*Гуміфікація* – формування органічних компонентів ґрунту (гумусу).

## Г

*Ґрунтознавство* – (рос. *почвоведение*, англ. *soil science*; нім. *Bodenkunde, Bodenforschung, Grundkunde*) – наука про ґрунт, її склад, властивості, походження, розвиток, географічне поширення, раціональне використання.

*Ґрунт* – органічно-мінеральне тіло сформоване на поверхні планети в результаті взаємодії абіотичних факторів та біосистем.

## Д

*Даян Фоссы (Dian Fossey)* – видатний етолог і популяризатор охорони природи.

*Дем* – природна мала популяція, що не розпадається на елементарні частини.

*Демон Лапласа* – запропонований П'єр-Симоном Лапласом у 1814 року уявний експеримент. Головний герой о експерименту – це вигадана розумна істота, яка здатна, сприйняти положення і швидкість кожної частинки Всесвіту у будь-який даний момент часу та дізнаватися його еволюцію в минулому і в майбутньому.

*Деструктори* – організми, які отримують енергію та речовини із відмерлих решток. Споріднене поняття – сапротрофи.

*Детрит* – мортотаса тимчасово виключена із кругообігу речовин.

*Детритофаги* – організми, які живляться відмерлими рештками, що випали із кругообігу речовин (детритом).

*Джунґлі* – не зовсім коректна назва вологих тропічних лісів. Воно походить від джунґала (санскрит *जङ्गल*), яке означає пустиню, пустош або безлюдне місце. В прямому перекладі на українську його аналогом є нетрі.

*Дистрофні екотопи* – дуже бідні (менше 30 мл/л) на солі екотопи.

*Дисклімакс* – зупинка сукцесійної динаміки екосистем на стадії віддаленій від едафічного, кліматичного або термодинамічного клімаксу під дією антропогенного тиску.

*Диференціація* (від лат. *Differentia*) – різниця, відмінність між об'єктами, явищами чи їхніми групами.

*Діагностичний вид* – вид із вузькими амплітудами екологічного спектру, що співпадають із умовами середовища певного біоценозу.

*Дідух Я.П.* – учений у галузі ботаніки (екології рослин, геоботаніки, флористики, фітосозології, біоіндикації), академік Національної академії наук України, завідувач відділу екології та геоботаніки інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного.

*Диліс Микола* – радянський геоботанік, географ, лісовод, співавтор принципу співвідношення екосистеми із геобіоценозом.

*Доорганізмий рівень організації* – один із рівнів організації який є підсистемою організму: Наприклад, тканинний, клітинний, субклітинний...

*Домінант* – організм який переважає за масою, енергетичним потенціалом, чисельністю чи проективним покриттям в угрупованні. Інша назва – домінуючий вид.

## **Е**

*Едафічний клімакс* – зупинка сукцесійного процесу обумовлена значним сповільненням ендеоекогенезу. Інша назва – локальний клімакс.

*Екологічна деонтологія* – це наука, яка постає на перетині екологічного знання та етики. Екологічна деонтологія покликана узагальнити систему екологічних знань людини та надати їм імперативного значення, що стане передумовою формування комплексу екологічно визначених принципів, норм та правил, якими має керуватися людина у своїй предметно-практичній діяльності, соціальній сфері та власне процесі духовного самовідтворення.

*Екологічна криза* – термін для позначення важкого перехідного стану екологічних систем і біосфери в цілому. Стан екологічної кризи означає наявність значних структурних змін навколишнього середовища. Традиційно виділяють екологічні кризи природного та антропогенного походження.

*Екологічне мислення* – форма відображення дійсності людиною і суспільством, яка пов'язана із розумінням екологічної ситуації.

*Екологічне право* - галузь права, яка поєднує сукупність еколого-правових норм, які регулюють суспільні відносини пов'язані із взаємодією людини та довкілля, раціонального природокористування та забезпечення якості довкілля як для сьогоденного покоління так і для майбутніх.

*Екологічне природокористування* – узгоджена із потенційними резервами експлуатація біосфери.

*Екологічні технології* – способи виробництва більш безпечні для довкілля ніж попередні.

*Екологічний спектр* – сукупність діапазонів толерантності показників факторів середовища для конкретної надорганізмової біосистеми.

*Екологія* – (грец. *οίκος* – будинок, дім; грец. *λογος* – наука) – наукова дисципліна, один із розділів біології, що вивчає взаємозв'язки біосистемам із їхнім довкіллям.

*Еконіша* – (екологічна ніша), система відносин виду із цього навколишнім середовищем в межах екосистеми.

*Екосистемологія* – розділ екології, що вивчає екосистеми, їхню структуру, функціонування, динаміку та різноманітність.

*Екосозологія* – (від гр. *sozo* – зберігаю, захищаю та *logos* – учення) – галузь загальної екології, що розробляє наукові засади охорони та експлуатації екосистем.

*Екосоціоценози* – узагальнений безранговий екосоціум, який виділяється на першому (синтетичному) етапі класифікації.

*Екосоціум* – група особин одного виду соціальних тварин, подібних за сукупністю моральних норм, способу і стратегії використання природних ресурсів та ставлення до природи і оточуючого світу.

*Експеримент* (від латинського *experimentum* – дослід) – метод дослідження певного явища в керованих умовах в визначений спосіб..

*Експлеренти* – організми, життєвою стратегією яких є виживання поруч із віолентами, які отримують більшість наявних ресурсів. Інша назва «шакалі». Наприклад, лісові тіньовитривалі рослини.

*Ель-Ніньйо* – (від іспанського El Niño – хлоп'ям) та Ля-Нінья (від іспанського La Niña – дівча) – характерне для району тихоого океану кліматичне явище. Це підвищення температури на 5-9 °С поверхневого шару води в східній частині Тихого океану.

*Емерджентність* – поява в системи властивостей не характерних для її підсистем або елементів.

*Емпіризм* (грец. ἐμπειρία — досвід) - філософський напрям, який стверджує що головне в пізнанні – власний досвід.

*Евтрофні екотопи* – багаті (30-50 мг/100 г) на необхідні солі екотопи.

*Ендоекогенез* – процес перетворення абіотичного середовища екосистеми під час сукцесійного процесу.

## **Ж**

*Життєва форма* – морфологічна форма організму яка виникла в результаті еволюції через пристосування до умов середовища у специфічний спосіб.

*Життєвий цикл* – послідовність помітно відмінних стадій розвитку організму під час онтогенезу.

*Жива речовина* – сукупність усіх живих організмів в межах біосфери.

*Життя* – форма існування матерії здатна для реалізації стратегії виживання «гнучкість». Остання передбачає виживання подібних систем не за рахунок їхньої стійкості проти тиску середовища чи внутрішньої дезорганізації, а за рахунок відтворення певної кількості собі подібних.

## **З**

*Закон оптимуму* – за будь-яким екологічним чинником будь-який організм має певні межі поширення (межі толерантності). Як правило, в центрі ряду значень чинника, обмеженого межами толерантності, лежить область найбільш сприятливих умов життя організму, при яких формується найбільша біомаса і висока щільність популяції. І навпаки, біля кордонів толерантності розташовані зони пригнічення організмів, коли падає щільність їх популяцій і види стають найуразливішими до дії несприятливих екологічних чинників, включаючи і вплив людини.

*Зональність широтна* – зміна фізико-географічних умов від екватора до полюсів, що супроводжується зміною типового набору просторових екосистем.

*Змінність зволоження (FH)*– важливий чинник розподілу видів, що зростають у заплавах річок, оскільки цей фактор впливає на період і тривалість вегетації рослин, аерацію ґрунтів, збагачення її поживними речовинами.

*Загальний сольовий режим (TR)* – важлива характеристика ґрунтів, оскільки впливає на різні процеси ґрунтоутворення і визначає адаптацію рослинних організмів. Синонім – трофність.

*Зоопланктон* – сукупність дрібних тварин, що живуть в товщі води та нездатні до протистояння течії. Наприклад, дрібні ракоподібні інфоряду Caridea

## **І**

*Ієрархія* – порядок підпорядкування підсистем в складних системах. Наприклад, синтаксономічні одиниці: асоціація – союз – порядок – клас.

*Ізотопи* – нукліди одного і того самого хімічного елементу, які мають різну атомну масу.

*Індекс Маргалефа* – показник щільності видів або показник видового багатства певної території.

*Індекс Менхініка* – показник видового багатства побудований на кількості видів на одиницю сумарної чисельності.

*Індекс Пієлу* – показник вирівняності структури угруповань.

*Індекс різноманітності* – (індекс Шенона) ступінь різноманітності системи яка базується на інтегральній оцінці кількості елементів.

*Індекс Сімсона* – показник домінування виду в угрупованні.

*Індекс Соренсона* – показник видової подібності двох угруповань.

*Інформаційне поле* – масив упорядкованої інформації в біологічній системі будь-якого рівня складності, що характеризується структурованістю, відкритістю, спадковістю, мінливістю тощо і скеровує її структуру, функції та розвиток.

## К

*Категоричний імператив* – універсальна моральна основа згідно із Кантом. Він стверджував що слід чинити так, аби розглядати інших людей як цілі, а не як засоби. «Дій так, щоб максима (правило поведінки) твоєї волі стала загальним законом».

*Киснева катастрофа* – зміна хімічного складу атмосфери під дією фото синтезуючих організмів 2-2,4 млрд. років тому (сидерійський період протерозойської ери). Спричинила зниження об'ємів анаеробного середовища планети.

*Клас рослинних угруповань* – синтаксономічна одиниця, рівень класифікації рослинних угруповань, Наприклад, *Salicetea purpurea* Moor .

*Класифікація* – (від англ. *Classification*, що є похідним від лат. *classis* – клас та *facio* - роблю) – система розподілення об'єктів, процесів і явищ за класами або групами відповідно до визначених дослідником ознак. Інколи, як синонім використовують термін *категоризація*.

*Кластерний аналіз* – це багатомірна статистична процедура (кластеризація), що класифікує об'єкти або спостереження в однорідні групи.

*Кластер* – об'єднання деяких однорідних елементів.

*Клімакситичний оптимум* – показники середовища (едафотопу) в межах яких можливе накопичення максимальної на цьому етапі еволюції біомаси (кліматичного або термодинамічного клімаксу).

*Кліматичний клімакс* – максимальна для певного регіону стадія суцесійного розвитку.

*Кліматотоп* – сукупність абіотичних факторів які діють на екосистему через атмосферу або із атмосфери.

*Коеволюція* – взаємодія між видами в процесі еволюції. При цьому, вони взаємодіють між собою без обміну генами.

*Конкуренція внутрішньовидова* – суперництво між представниками одного виду за ресурси або за переваги під час розмноження.

*Конкуренція міжвидова* – суперництво між представниками різних видів за ресурси, або якщо ресурсами є один із суперників.

*Конкуренція статева* – суперництво між представниками одного виду за можливість залишити власне потомство в процесі розмноження.

*Консорція* – 1) елементарна одиниця екосистеми (біологія); 2), група людей, об'єднаних історичної долею, часто ефемерно на короткий час (в пасіонарній теорії етногенезу).

*Константний вид* – вид, який найчастіше зустрічається в певному угрупованні.

*Константність виду* – частота трапляння виду в угрупованні або екосистемі.

*Копрофагія* – використання екскрементів як джерела енергії.

*Кругообіг речовини та енергії* – постійне переміщення речовини та енергії в біосфері.

*Кореляційний аналіз* – це статистичне дослідження (стохастичної) залежності між випадковими величинами (англ. *correlation* – взаємозв'язок). У найпростішому випадку досліджують дві вибірки (набори даних), у загальному – їх багатовимірні комплекси (групи)

*Кислотність ґрунту (RC)* – кислотний режим ґрунту визначений методами фітоіндикації.

*Континентальність клімату (KN)* – сукупність властивостей клімату (визначених методами фітоіндикації), які визначаються впливом великих площ суші та океанів на атмосферні та кліматоутворюючі процеси.

*Кріорежим (CR)* – морозність клімату (визначений методами фітоіндикації).

*Кореляція* – залежність двох випадкових величин.

## Л

*Ландшафтна екосистема* – однорідна за комплексом біотичних і абіотичних факторів територія.

Лавренко Євген – (1900-) видатний радянський геоботанік, автор принципу співвідношення екосистем із геобіоценозами.

*Ландшафтне різноманіття* – кількість різновидів ландшафтів, що зустрічаються на певній території.

*Левлок Джеймс* – незалежний дослідник, член Британського королівського наукового товариства, винахідник, еколог, автор гіпотези Геї.

*Лезо Оккама* (синонім принцип простоти) – принцип логіки, приписуваний середньовічному філософу Вільяму Оккама. Згідно із ним, не потрібно робити більше припущень, за мінімально необхідну кількість. Мовою оригіналу: «Numquam ponenda est pluralitas sine necessitate» (Різноманіття не слід збільшувати без необхідності)

*Лімітуючі фактори* – фактори середовища які обмежують можливості функціонування чи поширення біоти.

Ліндемман Реймонд – (Raymond Laurel Lindeman, 1915 – ) американський еколог, дослідник динаміки екосистем, автор закону про «10%».

*Ліс* – фітоценози або екосистеми, в яких більшість біомаси належить фанерофітам.

*Лісова типологія* – це вчення про класифікацію типів лісу, тобто класифікація лісових ділянок однорідних за комплексом кліматичних, ґрунтово-гідрологічних та лісо-рослинних потенційних можливостей, однакових за лісівничими ознаками і які вимагають однакових лісгосподарських заходів.

*Локальний клімакс* – зупинка сукцесійного процесу обумовлена значним сповільненням ендеоекогенезу. Інша назва – едафічний клімакс.

*Лотки-Вальтера рівняння* – система диференціальних рівнянь першого порядку, що описує динаміку чисельності популяції хижака і жертви.

*Луки* – фітоценози або екосистеми в яких основними носіями біомаси є трав'яні рослини.

*Людство* – всі люди в цілому, людська спільнота, сукупність людей.

## **М**

*Макроелементи* – біогенні елементи (С, Н, О, N, P, S, K, Na, Cl, Ca, Mg.), концентрація яких в живих організмах перевищує 0,1% за масою.

*Маловидові угруповання* – угруповання, до складу яких входять менше ніж 5-10 видів.

*Малярія* – (італ. *mala aria* – погане повітря; раніше відома як *болотна лихоманка*) – інфекційне захворювання, викликане протозойними паразитами роду плазмодіїв (*Plasmodium*), 80-90% випадків смерті – «тропічна малярія», спричинена *Plasmodium falciparum*, яка передається людині при укусах комарів роду *Anopheles*.

*Мангри* – літоральні екосистеми узбережжя океанів тропічних широт із домінування фанерофітів.

Маргалєф Рамон – (Ramon Margalef, 1919-2004), іспанський еколог, займався проблемами теорії інформації в екології.

*Масова (суспільна) свідомість* – сукупність ідей, теорій, поглядів, уявлень, почуттів, вірувань, емоцій людей, настроїв, у яких відбивається природа, матеріальне життя суспільства і вся система суспільних відносин.

*Мобіус* Карл Август (нім. Karl A. Möbius) народився 7 лютого 1825 року (Айленбург) – помер 26 квітня 1908 року (Берлін) — німецький ботанік та зоолог, родоначальник екології, перший директор Музею природознавства (Museum für Naturkunde).

*Межі витривалості* – максимальні та мінімальні порогові значення показника фактора за межами яких існування біосистеми неможливе.

*Мезоліт* (грец. *μέσος* – середній і *λίθος* – камінь) – середня кам'яна доба, епоха кам'яної доби (12,000 – 7,000 до н.е.), що була перехідною між палеолітом і неолітом. Також інколи вживається назва *епіпалеоліт*.

*Мікориза* – симбіотичний зв'язок грибів із рослинами.

*Мезотрофні екотопи* – помірно збагачені (100-150 мг/л) необхідними для біоти солями екотопи.

*Мікроелементи* – біогенні елементи концентрація яких в організмі нижча за 0,1% або зустрічаються не в менше як половині усіх досліджених видів. Наприклад, Br, B, Co, Si, Cu та інші. Різними дослідниками наводиться біля 30 мікроелементів.



*Моделювання екосистем* – метод вивчення екосистем через заміну дослідження реального об'єкту на його спрощену абстрактну конструкцію.

*Монодомінантні угруповання* – угруповання із одним домінуючим видом.

*Монокультура* – штучні насадження, частіше за все дерев.

*Мортомаса* – відмерлі решки біоти.

*Мутуалізм* – різновид симбіозу, відносини між організмами, в яких вони отримують взаємну вигоду.

## Н

*Наука* – форма інтелектуальної діяльності людей, скерована на отримання істинних знань про світ (природу, суспільство, мислення), на відкриття об'єктивних законів світу і передбачення тенденцій його розвитку.

*Надорганізмовий рівень організації* – рівень організації живих систем для якого обов'язковою підсистемою є організм. Наприклад, популяція, біоценоз, екосистема, біосфера.

*Науковий підхід* – особливий спосіб мислення та пізнання об'єктивної реальності, в якій логічні висновки базуються на основі емпіричних даних (спостережень, експериментів).

*Нектон* – організми що живуть в товщі води та здатні до активного руху та протистояння течії.

*Нейтралізм* – система відносин між організмами, в яких жодна із сторін не отримує ні користі, ні шкоди. Насправді, це рідкісне та дійсне лише щодо прямої взаємодії явище. Наприклад, співжиття стрептококів та лактобактій.

*Ноосфера* – в вузькому розумінні поняття частина космічного середовища, де відбувається взаємодія суспільства (цивілізації) із довкіллям. В більш вузькому розумінні – такий рівень інтеграції суспільства із довкіллям, коли біосфера проявляє ознаки свідомої поведінки (стратегія виживання «гнучкість»).

*Ньюмен Арнольд* (Newman Arnold) – доктор філософії (PHD), американський природодослідник і письменник, борець за збереження вологих тропічних лісів, Його найвідоміша публікація: *The Tropical Forest: The Lungs of the Planet* .

## О

*ОВД* – процедура під назвою «Оцінка впливу на довкілля», яка є обов'язковою для планової діяльності, що супроводжується змінами в природному середовищі.

*Одум Юджин* (англ. Eugen Odum) – (1913–2002) американський еколог та зоолог, автор праці «Basic ecology», яку донині визнають кращою узагальнюючою працею з теорії екології.

*Одум Говард* (Howard Washington Odum) – (1884-) відомий американський соціолог. Розглядав вплив енергії екосистем на розвиток соціумів.

*Одум Говард молодший* (Howard Thomas Odum) – (-2002) відомий американський еколог. Фундатор сучасної екосистемології. Пропонував застосовувати закони термодинаміки та моделювання для опису екосистем.

*Оліготрофні екотопи* – бідні (30-100 мг/л) на необхідні для біоти солі екотопи.

*Омборежим* (ОМ) – екологічний чинник, який відображає аридність – гумідність клімату.

*Оптимальний закон* – (закон закономірності впливу величини показника факторів на життєвість біосистеми) Співвідношення між показниками життєвості та величини фактору відповідає кривій нормального розподілу (кривій Гауса). При цьому, існує певний близький до середини кривої діапазон, в якому показники життєвості максимальні.

## П

*Палеоекологія* – наука про відносини між організмами та їхнім середовищем в давні геологічні епохи, в тому числі вимерлими організмами.

*Паразитизм* – тип взаємодії між організмами, за якого паразит отримує користь а жертва шкоду, при цьому жертва не обов'язково позбавляється життя.

*Пасовищна дегресія* – виснаження екосистем випасом домашніх або диких тварин, при якому надземна фітомаса критично зменшується, видовий склад змінюється, а динамічний стан екосистеми зміщується в бік ранніх стадій автогенної сукцесії.

*Пасовищний трофічний ланцюг* – трофічний ланцюг, який починається із автотрофів.

*Патієнти* – групи організмів, які мають можливість заселяти найменш привабливі для життя екотопи. Інша назва «верблюди». Наприклад, кактуси, очиток, багатоніжка звичайна.

*Первинна продукція* – приріст біомаси автотрофів.

*Пермське вимирання* – одне з п'яти масових вимирань стало межею, що розділяє пермський і тріасовий геологічні періоди, тобто палеозой і мезозой, приблизно 251,4 млн. років тому[3]. Є однією з найбільших катастроф біосфери в історії Землі, яка призвела до вимирання 96%[4] усіх морських видів і 70% наземних видів хребетних.

*ПЗФ* – аббревіатура «природно-заповідний фонд». Це ділянки земної поверхні, які мають високу природоохоронну (екосозологічну), наукову, культурну чи історичну цінність. Вони знаходяться під охороною закону та виокремлюються як об'єкти із особливим природоохоронним статусом (заповідники, заказники, пам'ятки природи, тощо)

*Піраміда вікова* – розподіл чисельності особин популяції різного віку.

*Піраміда енергій* – модель розподілу енергії на різних трофічних рівнях екосистеми.

*Піраміда маси* – модель розподілу біомаси на різних трофічних рівнях екосистеми.

*Піраміда чисел* – модель розподілу кількості особин на різних трофічних рівнях екосистеми.

*Планктон* – сукупність дрібних організмів, що живуть в товщі води та нездатні до протистояння течії.

*Поведінка* – дії організму як реакція на зовнішні подразники або внутрішній стан.

*Поведінковий стереотип* – система типових взаємопов'язаних реакцій і дій живого організму у взаємодії з навколишнім середовищем.

*Погребняк П.С.* – віце-президент АН УРСР, відомий український вчений-лісівник та ґрунтознавець, академік АН УРСР, автор класифікації лісових екосистем – едафічної сітки Алексєєва-Погребняка.

*Поліморфізм* – варіація певної ознаки в межах групи біоти.

*Популяційна екологія, екологія популяцій* – (від грецьк. demos – народ) – розділ загальної екології, що вивчає динаміку чисельності популяцій, внутрішньо-популяційні угруповання і їх взаємовідносини.

*Популяція* – сукупність організмів, що займають обмежену площу, мають спільне походження за фенотипом та географічно ізольовані від інших популяцій даного виду. Ріст популяції – співвідношення народжуваності і смертності.

*Порядок рослинних угруповань* – синтаксономічна одиниця, рівень класифікації рослинних угруповань. Наприклад, *Aperetalia spicae-venti J. Malato-Beliz* :

*Природа* – органічний і неорганічний матеріальний світ, Всесвіт, у всій сукупності і зв'язках його форм, що є об'єктом людської діяльності й пізнання, основний об'єкт вивчення науки, включно з тим, що створене діяльністю людини. Саме в такому, найширшому, розумінні природа вивчається природознавством – сукупністю наук про світ, що ставлять перед собою за мету відкриття законів природи. Природу в цьому розумінні прихильники пантеїзму ототожнюють із Богом.

*Природокористування* – (рос. *природопользование*, англ. *nature management*; нім. *Naturbenutzung f*) – сфера виробничої та наукової діяльності, спрямованої на комплексне вивчення, освоєння, використання, відновлення, поліпшення й охорону природного середовища та природних ресурсів з метою розвитку продуктивних сил, забезпечення сприятливих умов життєдіяльності людини.

*Продуценти* – організми, які перетворюють енергію абіотичного середовища на біомасу.

*Продуктивність екосистеми* – кількість енергії або маси виробленої екосистемою за певний період часу.

*Протокооперація* – різновид симбіозу за якого обидва учасники взаємодії отримують від неї користь.

*Пуасона розподіл* – розподіл ймовірностей справедливий для подій, які трапляються нечасто.

## **Р**

*Регіональний клімакс* – максимальна для певного регіону стадія сукцесійного розвитку.

*Редуценти* – організми, що отримують енергію із відмерлих решток живих істот.

Раменський Леонтій – радянський геоботанік, автор концепції континуальності рослинного покриву (закон Раменського-Глісона), фундатор теорії морфології ландшафтів, першим запроваджував стандартні кількісні методи в геоботанічні описи, розробляв фітоіндикаційні шкали.

*Реймерс М.Ф.* – радянський зоолог, еколог. Сформулював понад 200 екологічних законів, правил та принципів.

*Рівень організації* – частина ієрархічної системи що складається із підсистем одного типу та входить до над системи одного типу. Наприклад рівень популяції складається із сукупності організмів (підсистема) і входить до біоценозу (надсистема).

*Рівні організації життя:* молекулярний → субклітинний → клітинний → тканинний → органний → систем органів → організмівий → популяційний → біоценозний → екосистемний → біосферний → планетарний.

*Рослинне угруповання* – сукупність рослин в межах екосистеми.

*Римський клуб* – міжнародна, неприбуткова, неурядова організація, що об'єднує науковців, бізнесменів, економістів, службовців міжнародних організацій та колишніх керівників держав та урядів із усіх п'яти континентів, що переймаються актуальними проблемами розвитку людства – економічними, політичними, екологічними, соціальними, культурними та технологічними, здійснюють їхній аналіз і прогнозування.

*Рослинність* – сукупність усіх рослинних угруповань певної території.

## С

*Сапротрофи* – організми, які отримують енергію та поживні речовини із відмерлих решток.

*Савана* – екосистеми субекваторіальної, тропічної та субтропічної зони, що характеризуються лучним високотрав'ям в поєднанні із розрідженими представниками фанерофітів.

*Сапротрофи* – організми, що отримують енергію із відмерлих решток.

*Сапрофаги* – тварини, що живляться відмерлими рештками та екскрементами

*Світогляд* – сукупність переконань, оцінок, поглядів та принципів, які визначають найзагальніше бачення та розуміння світу і місце особистості у ньому, а також її життєві позиції, програми поведінки та діяльності.

*Сімбіоз* – вид взаємодії між організмами або їхнього співжиття.

*Середовище життя* – частина біосфери характеризується специфічними умовами середовища. Наприклад, водне, наземно-повітряне та організм як середовище життя.

*Синатксон* – одиниця класифікації угруповань. Наприклад, Lemnetum minoris

*Сингенез* – (від грец. syn – разом та genesis – походження) процес перебудови еконіш та відносин між видами екосистеми під час сукцесійного процесу.

*Синтаксономічна одиниця* – рівень класифікації угруповань. Наприклад, асоціація, союз, порядок, клас.

*Синтаксономія* – наука про класифікацію угруповань (фітоценозів, біоценозів).

*Система* – сукупність з'єднаних за допомогою специфічних зв'язків елементів. На від мінусу від множини, проявляє емерджентність, за якої властивості системи не дорівнюють властивостям елемента а відсутність чи зміна зв'язків між елементами надає їй зовсім інших властивостей.

*Смертність* – кількість смертей в популяції за одиницю часу.

*Селенічний ритм* – біоритм пов'язаний із обертанням Місяця навколо Землі.

*Соціальний маятник* – коливання ставлення суспільства до явища, яке періодично змінюється (через пропорції чисел людей із різними поглядами на нього) й набуває протилежних значень. Наприклад, від хаосу революції до післяреволюційного диктаторського терору; від прагнення володіти і безмежно використовувати природні ресурси до неетичності використання окремих видів.

*Соціоекологія* – це наука про функціональні властивості, структуру і класифікацію екосоціуму та його взаємодію із навколишнім середовищем.

*Соціоекосистема* – це динамічна система (людське суспільство – природне середовище), наділена саморозвитком і саморегуляцією, динамічна рівновага в якій повинна забезпечуватись суспільним розвитком.

*Соціум* – людська спільність певного типу (родові і сімейно-споріднені, соціально-класові, національно-етнічні, територіально-поселенські спільності).

*Союз рослинних угруповань* – одиниця класифікації рослинних угруповань, об'єднання екосистем. Наприклад, *Caricion fuscae* .

*Спосіб життя* – стійка типова форма життєдіяльності особистості та спільнот, міра їх входження в соціум, типові взаємодії індивіда з суспільством, а також стосунки між групами людей.

*Стійкість екосистем* – здатність екосистеми витримувати зміни середовища в якому вона знаходиться.

*Стратегія «гнучкість»* – стратегія виживання яка використовує корегування поведінки об'єкту, через прогнози створені на основі моделей середовища.

*Стратегія «кількість»* – стратегія, при якій мета виживання окремих об'єктів переміщується із індивідуума на групу, до якої вона належить.

*Стратегія «стійкість»* – пасивна стратегія виживання, шанси на яке підвищуються завдяки інертності процесів в середині об'єкту.

*Стратегія виживання* – тип взаємодії між об'єктом і середовищем, направлену на його більш тривале існування. Виділяють три типи: «стійкість», «кількість» і «гнучкість».

*Стрес* – тривале перебування організму в умовах середовища віддалених від оптимальних.

Сукачев Володимир – (1880-) радянський геоботанік, фундатор біогеоценологів.

*Сукцесія* – (від лат. *succesio* – наступність, спадкування) – послідовна необоротна й закономірна зміна одного біоценозу (фітоценозу, мікробного угруповання, біогеоценозу й т.д.) іншим на певній ділянці середовища.

*Суспільство-природа* – система екологічних зв'язків між людськими популяціями і середовищем у якому вони існують. Схоластика (лат. *schola* — школа) домінуюча у середньовічній Європі філософська та педагогічна система, яка об'єднувала католицьке богослов'я та логіку Аристотеля.

## **Т**

*Трансгенез* – метод переносу чужорідних генів у організми та їх передача в ряді поколінь.

*Тайга* – біом хвойних лісів помірної та субарктичної природних зон.

*Таксономія* – наука про об'єднання живих організмів у групи (таксони).

*Термодинамічний клімакс* – фінальна стадія сукцесії, в якій акумульована екосистемою енергія досягає максимально можливого на певному етапі еволюції значення.

Тенслі Артур (Sir Arthur George Tansley, роки життя із 15 серпня 1871 до 25 листопада ) – британський ботанік і еколог, автор поняття екосистема ( ).

*Таксон* – одиниця класифікації видів (таксономії). Група організмів певного рівня організації в класифікації видів.

*Територіальність* – форма використання організмом певної території.

*Трансгуманізм* – світогляд побудований на ідеї вдосконалення людини і суспільства за допомогою нових технологій.

*Тривалість життя* – часова характеристика періоду від народження організму до його смерті. Часто використовуються статистичні показники, такі як наприклад, середня тривалість життя.

*Трофічний ланцюг* – модель послідовної передачі енергії разом із їжею між організмами в екосистемах.

*Трофічна мережа* – система руху енергії (у вигляді їжі) між організмами певної екосистеми.

*Терморезим* (ТМ) – радіаційний баланс підстиляючої поверхні, який відповідає різниці між радіацією поглиненою земною поверхнею та ефективним випромінюванням.

*Тундра* – приполярна природна зона або тип екосистем, в яких домінують мохоподібні, лишайники та розріджені трави, чагарнички чи карликові дерева і чагарники. В межах тундрових екосистем часте заболочення через наявність вічної мерзлоти.

*Техногенна катастрофа* – велика за масштабами надзвичайна подія, яка призводить до небезпечних для довкілля та його мешканців змін.

*Технотоп* – (синонім індустріальна екосистема) – штучно створена людиною екосистема.

## У

*Умови існування* – комплекс факторів середовища певного діапазону, що співпадають із екологічним спектром біосистеми.

Уїттакер Роберт – (Robert Harding Whittaker, 1920 – ), американський еколог рослин, автор власної класифікації біомів на основі кількості опадів та температури, опонент Ф.Клементса щодо теорії моноклімаксу.

*Універсальні* (лат. *universalis* «загальний») – загальні, родові та видові поняття в схоластиці. Ставлення до існування універсальї розділило середньовічну філософію на різні напрями: реалізм, номіналізм, концептуалізм.

## Ф

*Фітоіндикація* – один із напрямків екології, геоботаніки, що ставить за мету оцінити стан оточуючого середовища за реакцією рослинного світу, зміною флористичних ознак.

*Фактор середовища* – речовина, енергія чи живий організм який є частиною середовища існування біосистеми та взаємодіє із нею. Синонім – чинник середовища.

*Флора* – сукупність видів рослин певної території.

*Фотосинтез* – перетворення електромагнітної енергії певного діапазону на енергію біомаси.

*Фітоценоз* – сукупність рослинних популяцій геобіоценозу або екосистеми.

*Фотоперіодизм* – реакція організмів на періодичну зміну дня і ночі та їхньої тривалості.

*Фримен Дайсон* – (*Freeman Dyson*) – професор Принстонського університету (США), видатний фізик, відомий завдяки своїм роботам у сфері квантової фізики, ядерної енергетики, фізики твердого тіла.

## Х

*Характерний вид* – вид, який найчастіше зустрічається в певному угрупованні та характеризують його.

*Хемосинтез* – перетворення енергії неорганічних сполук на енергію біомаси.

*Хомінг* – прив'язаність організму до певної території, яке проявляється в її захисті, та постійному повертанню на неї в певні періоди життя.

*Холізм* – вивчення об'єктів як цілісних об'єктів.

*Хижачтво* – тип взаємодії між організмами, за якого хижак отримує користь а жертва шкоду, при цьому жертва позбавляється життя.

## Ц

*Цивілізація* – людська спільнота, яка протягом певного періоду часу (процес зародження, розвиток, загибель чи перетворення цивілізації) має стійкі особливі риси в соціально-політичній організації, економіці та культурі (науці, технологіях, мистецтві тощо), спільні духовні цінності та ідеали, ментальність (світогляд).

*Циркадний ритм* – біоритми пов'язані із зміною дня і ночі.

*Цирканний ритм* – біоритм пов'язаний із річним циклом в тому числі із сезонами.

## Ч

*Чиста продукція* – частина валової продукції без тієї яка витрачена на функціонування об'єктів екосистеми.

## Ш

*Шаблій О.І.* – український географ. Гостьовий професор Українського вільного університету в Мюнхені (Німеччина).

*Шредінгер Ервін* – (Erwin Rudolf Josef Alexander Schrödinger), австрійський фізик теоретик, автор книги «Що таке життя?».

## ПРЕДМЕТНИЙ ПОКАЖЧИК

Екологія 7  
Екосистеми 7  
Формація 7  
Епіфація 8  
Елементарний ландшафт 8  
Мікрولандшафт 8  
Епіморфа 8  
Урочище 8  
Біогеоценоз 9  
Система 11  
Елемент 11  
Зв'язок 11  
Рівень організації 12  
Компоненти екосистеми 17  
Екотоп 18  
Habitat 18  
Оселище 18  
Едафотоп 19  
Кліматотоп 19  
Біосистеми 19  
Автотрофи 19  
Гетеротрофи 19  
Антропотоп 19  
Хемотрофи 21  
Продуценти 21  
Консументи 21  
Редуценти 21  
Деструктори 21  
Мозаїчність 23  
Еколого-ценотичний профіль 24  
Типи мозаїчності 25  
Радіальна мозаїчність 25  
Смугова мозаїчність 25  
Чарункова мозаїчність 25  
Стратегії рослин 26  
Віоленти 26  
Патієнти 26  
Експлеренти 26  
Ярусність 27  
Кругообіг речовини 28  
Кругообіг енергії 28  
Киснева катастрофа 28  
Фотосинтетична частина спектру 31  
Первинна продукція 32  
Енергія первинної продукції 32  
Енергія консументів 32  
Енергія продуцентів 32  
Енергія редуцентів 32  
Сульфатредуктори 37  
Нітрофікуючі бактерії 36

Діазотрофи 36  
Мікробоценоз 37  
Трофічний ланцюг 40  
Харчовий ланцюг 40  
Закон Ліндемана 43  
Піраміди енергії 43  
Піраміди біомаси 44  
Динаміка екосистем 46  
Види динаміки екосистем 46  
Біоритми 46  
Еволюція екосистем 50  
Інвазійні види 52  
Види трансформери 52  
Синантропні види 52  
Флуктуації 54  
Сукцесії 55  
Сингенез 55  
Ендоекогенез 55  
Первинні сукцесії 56  
Вторинні сукцесії 56  
Геліофіти 57  
Сціогеліофіти 57  
Сціофіти 57  
Автогенна сукцесія 55  
Алогенна сукцесія 55  
Еволюційний максимум 57  
Перелоги 59  
Екосистемна ентропія 66  
Еколого-флористична школа 72  
Школа Браун-Бланке 72  
Шкала Браун-Бланке 72  
Франко-швейцарська школа 72  
Синфітоіндикаційний метод 72  
Типи сукцесій 75  
Природна динаміка 76  
Антропогенна динаміка 76  
Гемеробія 76  
Антропотолерантність 76  
Агемеробні екосистеми 76  
Олігогемеробні екосистеми 77  
Мезогемеробні екосистеми 77  
Еугемеробні екосистеми 77  
Полігемеробні екосистеми 77  
Метагемеробні екосистеми 77  
Синфітоіндикаційний показник гемеробії 80  
Біом 86  
Клімакс 86  
Моноклімакс 86  
Поліклімакс 86  
Шкала Дідуха-Плюти 89  
Теорія динаміки екосистем 91  
Класифікація екосистем 93

Континуум рослинності 95  
Екотон 96  
Типологічний екотон 96  
Просторовий екотон 97  
Топологічний екотон 97  
Моноцентрична модель екосистем 99  
Поліцентрична модель екосистем 99  
Синтаксон 100  
Синтаксономічна одиниця 100  
Школа Морозова 100  
Модель Алесеєнка-Погребняка 100, 101  
Діагностичні види 102  
Характерні види 102  
Константні види 102  
Вірні види 102  
Диференціальні види 102  
CORINE 103  
EUNIS 103  
Едафо-динамічна класифікація екосистем 115  
Тривимірна модель класифікації екосистем 116  
Модель класифікаційної піраміди 117  
Ординаційна хмара 116  
Ординаційне поле 116  
Соція 118  
Екоцен 118  
Морфоцен 118  
Едафоцен 118  
Домінацен 119  
Геоцен 119  
Синоцен 119  
Водні екосистеми 121  
Евтрофні водойми 122  
Lemnetea 122  
Мезотрофні водойми 123  
Potamogetea 123  
Оліготрофні водойми 124  
Дистрофні водойми 124  
Littorelletea 125  
Болотні екосистеми 126  
Isoëto-Nanojuncetea 126  
Littorelletea uniflorae 126  
Евтрофні болота 127  
Phragmiti-Magnocaricetea 127  
Мезотрофні болота 129  
Scheuchzerio palustris-Caricetea fuscae 129  
Оліготрофні болота 129  
Охусоссо-Sphagnetea 129  
Екосистеми злаковників 131  
Лучні екосистеми 131  
Molinio-Arrhenatheretea 131  
Trifolio-Geranietea 132  
Epilobietea angustifolii 132



Пустощі екосистеми 133  
Nardetea strictae 133  
Koelerio glaucae-Corynephoretea canescentis 133  
Sedo-Scleranthetetea 133  
Чагарничкові екосистеми 133  
Calluno-Ulicetea 134  
Epilobieteae angustifolii 135  
Rhamno-Prunetea 135  
Lonicero-Rubetea plicati 135  
Molinio-Betuletea pubescentis 135  
Franguletea 135  
Salicetea purpurea 135  
Robinietea 136  
Лісові екосистеми 137  
Прируслові ліси 137  
Alnetea glutinosae 137  
Бореальні ліси 139  
Хвойні ліси 139  
Vaccinio-Piceetea 139  
Quercetea robori-petraeae 139  
Purolo-Pinetea 139  
Неморальні ліси 140  
Широколистяні ліси 140  
Праліси 141  
Carpino-Fagetea sylvaticae 141  
Quercetea pubescentis 141  
Ліси антропогенного походження 143  
Синантропні ліси 143  
Штучні ліси 143  
Robinietea 143  
Рудеральні екосистеми 144  
Придорожні екосистеми 144  
Artemisietea 144  
Polygono arenastri-Poëtea annuae 145  
Plantagenetea majoris 145  
Galio-Urticetea 145  
Bidentetea tripartiti 145  
Сегетальні екосистеми 146  
Stellarietea mediae 147  
Екосистеми виходів скель 148  
Наскельні екосистеми 148  
Asplenietea trichomanis 148  
Funarietea hygrometricae 148  
Psoretea decipientis 148  
Ceratodonto purpurei-Polytrichetea piliferi 148  
Hylocomietea splendentis 148  
Platyhypnidio-Fontinalietea antipyreticae 148  
Racomitrietea heterostichi 148  
Schistidietea apocarpis 148  
Cladonio digitatae-Lepidozietea reptantis 148  
Rhizocarpetea geographicis 148  
Verrucarietea nigrescentis 148

Ceratodonto purpurei-Polytrichetea piliferi 148  
Охорона екосистем 149  
Експлуатація екосистем 149  
Оцінка впливу на довкілля 149  
Природно-заповідний фонд 149

Навчальне видання  
ХОМ'ЯК Іван Владиславович

**Екосистемологія**

Навчальний посібник

Підп. до друку 30.06.2022.  
Формат 60x84/16. Папір офсетний Гарнітура Times New Roman Суг. Друк різнографічний.  
Ум. друк. арк. 15,8 Обл.-вид. арк. 15,8  
Наклад 100 пр.  
Зам. №

Видавництво Житомирського державного університету імені Івана Франка  
10008, м. Житомир, вул. Велика Бердичівська, 40  
Свідоцтво суб'єкта видавничої справи:  
ЖТ № 10 від 07.12.2004 р.  
електронна пошта (E-mail): zu@zu.edu.ua