

НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ
ІНСТИТУТ БОТАНІКИ ім. М.Г. ХОЛОДНОГО
NATIONAL ACADEMY OF SCIENCES OF UKRAINE
M.H. KHOLODNY INSTITUTE OF BOTANY

Ya.P. DIDUKH

FUNDAMENTALS OF BIOINDICATION

*«SCIENTIFIC BOOK»
PROJECT*

KYIV NAUKOVA DUMKA 2012

Я.П. ДІДУХ

ОСНОВИ БІОІНДИКАЦІЇ

*ПРОЕКТ
«НАУКОВА КНИГА»*

КИЇВ НАУКОВА ДУМКА 2012

УДК 57.08 : 581.9 + 591.9

У монографії викладено наукові основи біоіндикації, яка ґрунтується на засадах сучасної екології та різних біологічних дисциплін і використовується для оцінювання стану зовнішнього середовища. Показано основні напрями біоіндикації, розглянуто поняття індикатора, проблеми стресу та біоіндикації, пошуки індикаторів і зміни їх ознак залежно від рівня організації живого. Значну увагу приділено сучасним методам і шкалам, зокрема розробленому автором методу синфітоіндикації. Подано характеристику цього нового наукового напрямку. Висвітлено питання дендроіндикації, дистанційної біоіндикації, індикації стану екосистем, їх забруднень, змін у часі й просторі (атмосфери, гідросфери, педосфери, пошуків корисних копалин, змін клімату) під впливом вищих рослин і рослинних угруповань, лишайників, мохів, водоростей і тваринних організмів. Приділено увагу проблемам ландшафтної біоіндикації, оцінювання геоморфологічних процесів, динаміки і стійкості екосистем, використання екологічних індикаторів для забезпечення сталого розвитку.

Для екологів, біологів, географів та інших фахівців, які займаються відповідними проблемами, а також викладачів і студентів вищих навчальних закладів.

The book outlines scientific grounds of bioindication that uses principles of modern ecology and of various biological disciplines as a basis and is used to assess the state of environment. The main trends of bioindication are shown. There is considered the notion of indicator, the problem of stress and bioindication, search for indicators and change of their characteristics depending on the level of living. Considerable attention is paid to the methods and scales, in particular, to a method of synphytoindication developed by the author of this book. Description of this new scientific field is given. The problems of dendroindication, remote bioindication, indication of ecosystems or their pollution, spatial and temporal changes (atmosphere, hydrosphere, pedosphere, search for mineral resources, climate change) using higher plants and plant communities, lichens, mosses, algae and animal organisms. Attention is paid to issues of landscape bioindication, evaluation of geomorphological processes, dynamics, and stability of ecosystems, use of environmental indicators for the transition to sustainable development.

Designed for ecologists, biologists, geographers and other professionals involved in related issues, as well as lecturers and students of colleges or universities.

В і д п о в і д а л ь н и й р е д а к т о р
акад. НАН України *Д.М. Гродзинський*

Р е ц е н з е н т и:

д-р біол. наук *С.О. Афанасьєв*, д-р біол. наук, проф. *С.Я. Кондратюк*,
д-р біол. наук, проф. *П.М. Царенко*

*Рекомендовано до друку вченою радою Інституту ботаніки
ім. М.Г. Холодного НАН України*

***Видання здійснено за державним замовленням
на випуск видавничої продукції***

Науково-видавничий відділ медико-біологічної,
хімічної та геологічної літератури

Редактор *К.С. Потійчук*

© Я.П. Дідух, 2012

© НВП «Видавництво “Наукова думка”
НАН України», дизайн, 2012

ISBN 978-966-00-1255-4

П Е Р Е Д М О В А

У зв'язку з інтенсивним розвитком екології біоіндикаційні дослідження за останні десятиліття набувають все більшого розмаху і проникають у різні галузі. Це зумовлено тим, що використання біоіндикаторів (організмів, видів, ценозів, їх ознак, властивостей, кількісних співвідношень між ними) створює уявлення про більш значущі події, процеси і дає змогу відчутти ті тенденції, явища, які ще неможливо виявити (Hammond et al., 1995). Біоіндикація є тією ниткою Аріадни, за допомогою якої можна спростити інформацію у такий спосіб, що не спотворює її суті, розібратися у складних проблемах організації систем методом розкладання їх на простіші складові. Це один із сучасних методів аналізу, який ґрунтується на кількісній оцінці взаємозалежностей між компонентами системи, взаємозв'язків між структурами, що визначає перспективи цих досліджень, допомагає «зазирнути за горизонт» наукової істини.

Усвідомлення такого значення біоіндикації відбувалось поступово, бо шлях автора книги до ботаніки та екології розпочався саме з біоіндикаційних досліджень, які проводили у студентські роки під керівництвом проф. В.Д. Авдеева в експедиціях по Приураллю. Такі дослідження підсвідомо формували інтереси і відповідний світогляд.

І вже через 20 років, будучи досвідченим ботаніком, завідувачем відділу екології Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, постала проблема пошуку основи, яка б об'єднувала різних фахівців (ботаніків, географів, гідрологів, кліматологів) для роботи над однією спільною тематикою, використання їх знань, отриманих у різних галузях науки. Такою основою стали фітоіндикаційні дослідження, що є зворотним боком екології, а по суті, одним із напрямів її розвитку. Свої роботи ми розпочали з того, на чому закінчували наші попередники (Л.Г. Раменський, Д.М. Циганов, Б. Зойомі, Е. Ландольт, К. Зажицький, Г. Елленберг та ін.), — використання створених ними екологічних шкал. Широке впровадження у цей період персональних комп'ютерів дало можливість розробити відповідні програми порівняння та створення нових шкал, формування екологічної бази даних видів флори України, розробки методики оцінювання екологічних факторів на основі обробки численних геоботанічних описів, використання градієнтного та ординаційного аналізів, створення екологічних карт, які є основою розробленої нами методології та методики синфітоіндикації.

Передмова

Результати цієї роботи було підсумовано у монографії Я.П. Дідуха і П.Г. Плюти «Фітоіндикація екологічних факторів» (1994), оригінальному багатотомному виданні «Екофлора України» (2000, 2002, 2004, 2007, 2010) та численних статтях.

Одночасно викладацька діяльність у Національному університеті «Києво-Могилянська академія», Київському національному університеті імені Тараса Шевченка сприяла тому, що було запропоновано відповідний спецкурс, підготовка якого потребувала виходу за межі власних наукових досліджень і ширшого погляду на проблеми біоіндикації, використання цього напрямку в різних сферах і на різних об'єктах (альго-, ліхено-, бріо-, зооіндикації). Хоча відповідної літератури з питань біоіндикації доволі багато і кількість таких публікацій зростає у геометричній прогресії, проте не вистачає узагальнень і вони стосуються лише окремих напрямів.

Внаслідок опрацювання спеціальної літератури і проведення власних досліджень було сформовано обсяг питань, що охоплюють різні напрями біоіндикації від використання окремих ознак, властивостей, організмів, ценозів до проблем дистанційної біоіндикації та екологічних індикаторів для забезпечення сталого розвитку суспільства. Зрозуміло, що в одній книзі важко вмістити весь комплекс різноманітних питань, які стосуються біоіндикації, тому деякі з них залишилися поза увагою.

Монографія складається з трьох розділів, у яких розглянуто загальні проблеми (значення, екологічні основи, поняття, методи і шкали), біоіндикацію стану та забруднення екосистем, їх компонентів (атмосфери, гідросфери, літосфери), їх зміни у просторі й часі (клімату, ландшафтів, динаміки та стійкості екосистем), використання біоіндикаторів для оцінювання показників сталого розвитку.

Для її підготовки використано як зарубіжні джерела, так і опубліковані в Україні. За цінні поради й зауваження автор вдячний акад. Д.М. Гродзинському, професорам С.Я. Кондратюку, П.М. Царенку, Б.Г. Александрову, М.П. Козловському, І.А. Мальцевій. У підготовці книги допомагали співробітники та інженери відділу екології фітосистем І.А. Коротченко, В.С. Ткаченко, Л.А. Якушина, О.Л. Кузьманенко, У.М. Альошкіна, К.І. Довгич, К.С. Потійчук. Користуючись нагодою, автор висловлює всім щиро подяку.

РОЗДІЛ 1

ОСНОВИ ТА МЕТОДИ БІОІНДИКАЦІЇ

1.1. УЯВЛЕННЯ ПРО БІОІНДИКАЦІЮ ТА ЇЇ РОЗВИТОК

1.1.1. Значення біоіндикації

У зв'язку з глибокою трансформацією середовища, що відбувається під дією антропогенного фактора, який за своїми масштабами вийшов на планетарний рівень, а за силою й потужністю перевершує вплив природних факторів, загострюються і стають все актуальнішими проблеми збереження екосистем і біосфери загалом. На початку ХХ ст. наш геніальний співвітчизник В.І. Вернадський (1989) розробив концепцію про ноосферу, основна ідея якої полягала у пізнанні й гармонійному використанні природних законів людиною, але розвиток цивілізації пішов іншим шляхом і популярними стали інші лозунги на кшталт «Ми не можемо чекати милості від природи, взяти її — наше завдання». На наших очах відбувається осушення великих територій, обміління річок і озер під впливом меліорації, засолення ґрунтів, формування і розширення озонових дір, загибель величезних площ лісів через кислотні дощі, зміни клімату тощо. Людство всерйоз стурбоване своїм майбутнім, хоча 40—50 років тому вважали, що завдяки використанню нової техніки і технології ми зможемо зробити все: повернути річки, створити такі штучні хімічні сполуки, які замінять біотичні ресурси, тому не потрібно дбати про природу і сільське господарство. Проте вже в 90-х роках ХХ ст. людство усвідомило, що без знання суті, основи природних процесів, екології ми не здатні вирішити ці проблеми.

Така ситуація потребує не лише дослідження зміни залежності компонентів екосистем, оцінювання цих змін, а й їх прогнозування, регулювання тощо. У 60—70-х роках минулого століття вчені намагалися вийти на прогноз стану і розвитку екосистем через створення суто теоретичних математичних моделей. Завдяки розвитку кібернетики, біофізики, математики та інших наук було описано загальні закономірності функціонування екосистем і вважали, що на основі такого підходу можна створити чудові моделі, які не лише відображатимуть усілякі складні закономірності, а й керуватимуть цими процесами. На жаль, це виявилось неможливим, а такий шлях — хибним.

У чому ж причина? А їх декілька. *По-перше*, екологічні системи є дуже складними, а знання залежностей навіть між окремими компонентами чи функціями далеко неповні. *По-друге*, екосистеми — це системи відкритого типу, в яких відбуваються дисипативні процеси, тому крім внутрішніх їх властивостей і закономірностей функціонування слід враховувати зовнішню позасистемну складову, що виявляється не просто. *По-третє*, для еко-

систем характерний різний рівень організації, а перехід з одного на інший викликає емерджентну, якісну зміну властивостей, яку нині спрогнозувати неможливо. *По-четверте*, недосконалість такої математичної мови, яка б описувала неврівноваженість і якісні стрибки в екосистемах.

Отже, шлях створення теоретичних моделей, побудованих за математичними формулами, поки що не виправдав себе. Точніше, будь-яка, навіть найвдаліша модель, має досить обмежену сферу функціонування, і чим вона простіша, тобто описує менше функцій, тим краще відбиває суть. Оскільки в них практично не відображена біологічна сутність явищ, то такі моделі мало що могли дати для практики і прогнозування. Тому на сьогодні захоплення моделюванням відступає на другий план. Усе частіше говорять про розробку таких сценаріїв, які віддзеркалюють різні варіанти ситуацій.

Для вирішення всіх цих складних проблем необхідні пошуки нових підходів, які мають ґрунтуватись на глибокому і всебічному дослідженні таких властивостей екосистем, як організація, стійкість, динаміка, і бути представленими не лише у вигляді системи математичних формул, що виводяться послідовно одна з одної, а відображати реальні залежності, закономірності зміни складових, тобто математичні узагальнення мають спиратися на відповідні емпіричні результати, реалії. Для математики потрібні цифрові дані, але для їх отримання виникає багато перешкод. *По-перше*, прямі вимірювання екологічних факторів з використанням інструментальних методів досить трудомісткі, коштовні, недостатньо забезпечені відповідними приладами, які б давали можливість отримувати експрес-інформацію в польових умовах. *По-друге*, такими дослідженнями неможливо охопити необхідне різноманіття екосистем навіть обмеженого регіону. *По-третє*, дуже важко забезпечити збір відповідних матеріалів, що відбивали б один часовий зріз, або відобразити часові закономірності, потрібні для порівняння. А отримання даних із різних місць у різний час часто зводить нанівець і не дає потрібних результатів. Виміри, які характеризують показник у певній точці й повторність цих операцій, ще не відображають якісний перехід від локального до площинного (ландшафтного, а тим більше регіонального) рівнів. *По-четверте*, низка екологічних комплексних факторів (гідротермічність клімату, орографія, багатство ґрунту тощо) не має одиниць виміру, а характеризується словесно. Проте їх важливе значення загальновідоме.

У зв'язку з цим потреби екології набагато ширші, ніж може забезпечити сьогоднішній стан науки. Для розроблення сценаріїв, прогнозів, проведення екологічних експертиз, оцінювання екологічного різноманіття і вирішення багатьох питань потрібно створити принципово інші методики, які б давали можливість оцінювати екологічні фактори, стан екосистем загалом, часові й просторові зрізи змін тощо. З нашого погляду, досить перспективною є біоіндикація, що пройшла тривалий шлях розвитку і досягла нині великих успіхів.

Знаючи, яку роль відіграє біота у функціонуванні екосистем і біосфери, більшість людей обмежується інформацією про назву рослин і тварин, насамперед тих, яких використовують з утилітарною метою (харчові продукти, лікувальні засоби, дубильні, ефіро-олійні речовини, барвники, будіве-

1.1. Уявлення про біоіндикацію та її розвиток

льні, декоративні матеріали тощо). Цим далеко не вичерпується значення біоти. Назва виду — це лише алфавіт. Кожен вид можна розглядати як невичерпне джерело різноманітної й багатой інформації. Оскільки різноманіття на планеті представлено 1,5 млн видів, то таке джерело інформації практично безмежне. Це складені з літер книги, томи, бібліотеки, в яких зберігається і белетристика, і детективи, і пригодницькі історії, і фантастика, і кросворди, і складна наукова інформація, яку треба навчитись читати. Інший аспект полягає в тому, що кожен вид, рослина чи тварина є дуже чутливим приладом, який реагує на всілякі природні зміни, і наше завдання — налаштувати і використати їх для оцінювання відповідної інформації. Саме в останньому й полягає суть біоіндикації.

Нині питаннями індикації доволі широко займаються у всьому світі й у різних напрямках, про що йтиметься далі. Чим викликана така потреба? Тут можна навести багато причин, але найголовніші з них дві: 1) людина отримує надмірну інформацію, яку вже не в змозі збагнути, осмислити, переробити, тому виникає потреба обмеження інформації, що дає змогу зробити індикація; 2) екосистеми є настільки складними і різноманітними, що дослідити їх неможливо, але оскільки складові тісно пов'язані між собою, то доцільно обмежитись надійними маркерами, які індикують стан екосистем і хід відповідних процесів.

У книзі ми спробували довести це. Зрозуміло, що автор не ставив за мету дати вичерпні відповіді, розкрити всі можливості біоіндикації, оскільки такі можливості є безмежними.

1.1.2. Визначення й основні положення біоіндикації: біоіндикація та фітоіндикація

Поняття «біоіндикація» зрозуміле. *Це оцінювання екологічних факторів і змін за допомогою ознак або властивостей біосистем.* В основу біоіндикації покладено закони *екологічної толерантності видів*, відповідно до яких кожен вид пристосований лише до певних природних умов і поза ними існувати не може. Зміни довкілля призводять до зміни фізіології, морфології, поведінки окремих організмів, видів, структури популяцій, комплексів видів (біоценозів або їх складових). Такі різнопланові видимі зміни дають нам можливість робити висновки про зміни навколишнього середовища, що й використовують у біоіндикації. Проте її можливості та завдання змінюються як з розвитком біологічних, екологічних дисциплін, тобто розвитком власне біоіндикації, так і з розробкою нових методів тестування та обробки даних. Розглянемо коротко деякі аспекти сутності біоіндикації, виходячи з позицій різних авторів.

Теоретики цього напрямку в колишньому СРСР С.В. Вікторов, Є.О. Востокова, Д.Д. Вишивкін (1964) вважали, що фітоіндикація (біоіндикація) вивчає теоретичні основи і практичні способи використання рослинного покриву (біотичних організмів) й видів, які його формують, як індикаторів умов середовища. Таке формулювання не можна вважати вдалим, оскільки воно не розкриває суті поняття, а індикація визначається через поняття індикатора.

Г. Штекер (Stöcker, 1981) розглядав біоіндикацію як метод моніторингу навколишнього середовища, що є доволі чутливим показником антропогенних або модифікованих антропогенних впливів на довкілля, за допомогою вивчення змін кількісних та якісних ознак біологічних об'єктів і систем стосовно умов, які визначають. Такий підхід значною мірою звужує поняття біоіндикації, обмежуючи його лише оцінкою антропогенного впливу. Р. Шуберт (1988) характеризував біоіндикацію як метод оцінювання абіотичних і біотичних факторів місцезростань за біологічними системами. Таке широке визначення відображає суть біоіндикації, проте ми вважаємо за необхідне внести деякі доповнення.

Зокрема, біоіндикацію не можна розглядати як метод, бо вона складається з комплексу методів, включає розробку підходів, системи, понять тощо. Поняття «біоіндикатор» розширилось: це не лише біотичні системи, а й їх властивості, структури, співвідношення між показниками. На наукових симпозиумах, конференціях, присвячених проблемам індикації, що проводились протягом останнього десятиліття, індикатори трактують дуже широко і вживають такі терміни, як «екологічний індикатор», який розглядають так само широко, як і поняття екології. Під час розробки «Зеленого плану» і моніторингу навколишнього середовища для Канади було запропоновано індикатори національного багатства, які мають слугувати мірилом оцінки стану довкілля і залежності між екологічними факторами та економічним розвитком (Nirvonen, 1992). Запропоновано підходи щодо оцінювання «здоров'я» екосистем за екологічними показниками їх стану (Jorgensen et al., 2005). У зв'язку з цим ми обмежимось лише біологічними індикаторами.

Біоіндикація є наукою, що сформувалась в межах власне екології. З урахуванням усього вищевикладеного, ми визначаємо біоіндикацію як науку, що займається *проблемами оцінювання екологічних факторів або екосистем, їх стану та змін за біотичними ознаками*. Поняття «біотичні ознаки» вживають широко: ними можуть бути хімічні чи фізіологічні властивості організмів, характеристики клітини та її внутрішніх компонентів (ДНК, хромосом тощо), окремих органів або їх частин, поведінки організмів, структури популяцій, будови та характеру розвитку біоценозів, математичних співвідношень між окремими таксонами в екосистемі тощо, зміни яких реагують на зміни навколишнього середовища або екосистем настільки, що можуть бути використані для оцінювання останніх.

Отже, біоіндикація — це дисципліна, завданням якої є *оцінювання залежностей між біотичними ознаками і станом екосистем чи їх складових*, або, інакше кажучи, *діагностика стану екосистем за показниками їх біотичних елементів, ознак, властивостей*. Об'єктом цієї науки ми вважаємо екологічні властивості, біотичні ознаки, предметом — закономірності відношень між цими ознаками і біотичними факторами.

Проблеми взаємозв'язку об'єкта та предмета є дискусійними і трактуються неоднозначно, іноді навпаки.

При цьому біоіндикація відображає оцінку впливу відносно біосистеми *зовнішніх* (а не внутрішніх) факторів, включаючи антропогенні. Наприклад, оцінка вологості чи кислотності ґрунтів, засолення води, історичні зміни клімату, забруднення важкими металами води, повітря або ґрунту на основі

1.1. Уявлення про біоіндикацію та її розвиток

аналізу окремих організмів, їх комплексів (угруповань) або частин (органів), фізіологічних чи біохімічних процесів — усе це належить до сфери біоіндикації. Натомість розробку питань стратиграфії геологічних відкладів за допомогою викопних решток, виділення класифікаційних одиниць рослинності (асоціацій, союзів, класів), зоокомплексів перифітону, планктону, бентосу, диференціацію морського дна за даними поширення певних видів рослин і тварин, сукцесій рослинного покриву, еволюції, флористичного, зоологічного чи геоботанічного районування і т. д., в основу яких покладено виділення та аналіз характерних видів або таксонів іншого рівня, тобто елементів, що відображають структуру системи, її внутрішній стан, ми не розглядаємо як біоіндикацію, інакше сфера біоіндикації стала б настільки широкою, що це втратило б сенс. У останньому випадку аналіз біотичних об'єктів використовують для оцінювання внутрішньої структури, організації різних типів екосистем, а не зовнішніх характеристик.

Звичайно, провести межу, чітко окреслити сферу біоіндикації не зовсім просто, і в цьому немає потреби. Історія знає немало прикладів, коли в процесі розвитку науки така сфера розширювалась або скорочувалась.

Біоіндикація має власні методи та поняття. Використання методик біоіндикації дало змогу встановити низку нових закономірностей, які ми розглянемо згодом.

Одним із найважливіших напрямів біоіндикації є фітоіндикація, в якій як індикатори використовують ознаки та властивості рослин чи їх певну сукупність (популяції, види, фітоценози).

Рослинний покрив вже давно застосовують для індикації природного середовища, оскільки він відіграє ключову роль у функціонуванні екосистем. Як відомо, саме завдяки рослинному покриву відбувається акумуляція сонячної енергії на Землі, що визначає кисневий та енергетичний баланси планети. Рослинний покрив є важливим ланцюгом у процесах біогеохімічних циклів, які визначають колообіг речовин, а також є джерелом живлення гетеротрофних організмів. Він є важливою складовою ґрунту, яка значною мірою визначає напрям ґрунтотворних процесів, їх інтенсивність. Зрештою, він є носієм генетичної інформації, яка забезпечує еволюцію, власне життя планети.

Крім того, значущість рослинного покриву як індикатора стану екосистем полягає в тому, що він доволі чутливо реагує на зміну екологічних факторів і таку реакцію здебільшого фіксують візуально, оскільки рослини, на відміну від тварин, прив'язані до місцезнаходження і не пересуваються. Важливим є те, що він відображає емерджентний характер змін властивостей екосистем залежно від рівнів їх організації. Така реакція відбиває стан екосистеми, що сформувався протягом тривалого часу, який необхідний для того, аби відбулись такі зміни, а не випадкові (хоч останнє й не виключено). Цей час може бути коротким або досить тривалим і залежить від того, яку характеристику ми оцінюємо.

Ці ознаки (чутливість, візуальність, емерджентний характер змін рослинного покриву і їх зміна за такий період часу, що відображає зміну відповідного фактора) визначають придатність фітоіндикації для екологічних досліджень, експертиз, прогнозування поведінки, стану і розвитку екосистем.

Основою фітоіндикаційної оцінки є, з одного боку, екологічна специфіка видів, які зростають лише в певних визначених межах зміни будь-якого екологічного чинника, їх ознак, властивостей, а з іншого — тісний взаємозв'язок між біотичними і абіотичними складовими в системі, що визначає характер функціонування систем, хоча нерідко між ними немає дзеркальної, прямої залежності. На прикладі співвідношення рослинних угруповань і ґрунту встановлено, що рослинне угруповання формує своє внутрішнє мікросередовище, яке значною мірою визначає флористичний склад і кількісні співвідношення між видами, проте взаємодія між рослинністю та ґрунтом дуже тісна і багатогранна, що прослідковується в кожному генетичному горизонті ґрунтового профілю. Як вказував Л.І. Соболев (1966), хоча кореневі системи рослин знаходяться в різних горизонтах ґрунту, на різній глибині, де різна забезпеченість вологою, киснем, солями тощо, але таке співіснування видів у кінцевому підсумку й визначає характер колообігу речовин в екосистемі, вплив їх на ґрунтоутворні процеси, взаємодію між горизонтами.

Таким чином, внутрішня специфіка фітосередовища чи характер ґрунтоутворної породи, асинхронність розвитку цих компонентів зовсім не означають відсутність взаємозв'язку між ними, а розкривають специфіку індикаторних ознак, їх сутність, межі застосування.

Уявлення про те, що екологічні фактори можуть взаємодоповнюватись і навіть заміщуватись не змінює суті фітоіндикації. Так, Л.І. Соболев (1966) вказував, що на екологічну заміну факторів можуть реагувати лише окремі види, а не фітоценоз, оскільки його поведінка обумовлена всією системою взаємодіючих факторів.

1.1.3. Сучасні напрями розвитку фітоіндикації

У фітоіндикаційних дослідженнях можна визначити декілька напрямів, виходячи як з об'єкта дослідження або практичних потреб суспільства, так й зі специфіки індикаторів. Залежно від вибору останніх фітоіндикацію поділяють на два великі напрями: *аутофітоіндикація* — використання окремих ознак чи організмів рослин як індикаторів та *синфітоіндикація* — використання рослинних угруповань, комплексу видів як компонентів біоценозу або екосистеми. У свою чергу, в межах першого напрямку виділяють *альго-*, *ліхено-*, *бріо-*, *власне фітоіндикацію*, про що йтиметься далі. Відповідно до об'єктів, на які спрямовані дослідження, виділяють такі напрями, як *агроіндикація*, *індикація лісів*, *гідроіндикація*, *галоіндикація*, *індикація клімату*, *індикаційне картування* та ін. Надаємо коротку характеристику цих напрямів.

Агроіндикація, тобто визначення природних умов землеробства, садівництва чи виноградарства, очевидно, є одним з найдревніших напрямів, який виник одночасно з цими галузями сільського господарства. У стародавніх трактатах із сільського господарства наведено відомості про придатність земель, виходячи з ознак природної рослинності (Дідух, Плюта, 1994). Розвиток наукових засад привів до значного розширення цього напрямку, особливо під час освоєння цілинних земель у Росії та Казахстані на початку й у середині ХХ ст. Найпомітнішими роботами з агроіндикації були до-

1.1. Уявлення про біоіндикацію та її розвиток

слідження І.В. Ларіна в Казахстані (1953) та колективу Л.Г. Раменського у більшості регіонів колишнього СРСР. І.В. Ларін уклав довідник з індикації різних типів ґрунтів і сільськогосподарських угідь, який за кількістю матеріалу, структурою, детальністю значно переважав попередню фундаментальну працю Б.О. Келлера.

Розробці системи рослинних індикаторів для Сибіру, Казахстану та інших цілих районів сприяли роботи багатьох геоботаніків та екологів (Соболев, 1955, 1962; Курочкина, 1956; Бейдеман, Преображенский, 1957; Вандакурова, 1957; Чалидзе, 1964; Атаев, Бердыев, 1978 та ін.).

Надзвичайно великого значення для розвитку агроіндикації набули праці Л.Г. Раменського та його учнів, присвячені головним чином вивченню лук і пасовищ. За час, що минув після виходу фітоіндикаційних екологічних шкал Л.Г. Раменського, вони були доопрацьовані І.А. Цаценкіним і членами його колективу (Экологическая оценка ..., 1968; Цаценкин, 1970; Цаценкин, Касач, 1970; Цаценкин и др., 1974). Ці шкали позитивно оцінили практики і широко їх використовують, особливо для типології земель, визначення їх господарської цінності, умов місцезростання на луках. За допомогою шкал Раменського вирішували питання класифікації рослинних угруповань, їх динаміки, визначення параметрів екологічних ніш, рекреаційних навантажень. Незважаючи на наявність спеціалізованих лісотипологічних списків видів-індикаторів, шкали Раменського використовували і для оцінювання типів лісу, продуктивності деревостанів. Корисними вони виявились і для індикації процесів денудації рельєфу та в екологічному картуванні.

У Центральній Європі для оцінювання умов місцезростань активно використовують шкали Елленберга (1979) та методи флористичної класифікації. З їх допомогою проводять комплексні агроіндикаційні дослідження, особливо на луках і пасовищах, індикацію едафічних умов, зокрема кислотності, вмісту азоту в ґрунті.

У Східній Європі після шкал, запропонованих Л.Г. Раменським, І.А. Цаценкіним, з'явились фітоіндикаційні екологічні шкали Циганова (1976, 1983). Їх автор за можливістю врахував ті зауваження, які висловлювались щодо шкал попередників, уточнив амплітуди толерантності деяких видів, доповнив шкали новими видами із хвойно-широколистої підзони, використав дані зі шкал західноєвропейських авторів, особливо Г. Елленберга. Д.М. Циганов уперше розробив для підзони кліматичні шкали за чотирима факторами, шкали азотного режиму і кислотності ґрунту, а також освітленості. Порівняно зі шкалами Л.Г. Раменського та І.А. Цаценкіна, Д.М. Циганов значно скоротив кількість градацій (у шкалі зволоження ґрунту — зі 120 до 23, у шкалі загального сольового режиму — з 30 до 19). Він суворіше підійшов до вибору факторів, за якими складено шкали, виключивши ті, що не є факторами у точному значенні слова, а мають комплексний, інтегральний характер (на зразок пасовищної дигресії, висотності, заплавності тощо). Проте Д.М. Циганов не дав прикладів застосування своїх шкал, і вони не мали широкої реклами. Вважаємо, що використання їх для індикації екологічних режимів екотопів цілком виправдане, шкали Циганова не поступаються іншим за обґрунтованість, хоча у деяких випадках менш

точні. Для індикації умов екотопів їх використовували в 90-х роках ХХ ст. в Україні (Дідух, Плюта, 1990—1992; Дидух, Плюта, 1991; Дидух и др., 1991а; Вакал, Дідух, 1991, 1992; Дідух та ін., 1991г, 1992б; Лисенко, 1992а, б, 1993; Плюта, 1992а, б) і згодом у Росії та Білорусі.

Особливе місце в агроіндикації посідає інтерпретація різних морфологічних відхилень і варіювання забарвлення рослин залежно від вмісту тих або інших речовин у ґрунті. Застосування цих методів до культур фітоценозів відкриває можливості індикації екологічних умов безпосередньо в посівах або посадках, оскільки масова зміна розмірів і забарвлення рослин створює певний оптичний ефект, який можна помітити під час загального огляду території в ході аеровізуальних спостережень і у процесі дешифрування матеріалів дистанційних зондувань. За останнє десятиліття для агроіндикації використовували не лише вищі рослини, а й ґрунтові водорості, оскільки вони чутливо реагують на різні показники ґрунту, характер його обробки (Штина, Голербах, 1976; Алексахина, Штина, 1984; Штина, 1990; Штина та ін., 1998; Мальцева, 2009).

Слід зазначити, що всі аспекти агроіндикації, які стосуються ґрунтових, водних або кліматичних передумов ведення господарства, тісно переплітаються між собою і розділити їх можна лише умовно, для зручності використання. Одним із таких напрямів агроіндикації є *галоіндикація*, тобто оцінювання ступеня і характеру засолення ґрунтів. Природно, що вона започаткована роботами тих вчених, які працювали в зонах недостатнього зволоження, — Б.О. Келлера, І.В. Ларіна, Л.Г. Раменського, але як окремий напрям досліджень галоіндикацію виділено завдяки зусиллям Д.Д. Вишивкіна. У ході досліджень у Заволжі та Західному Казахстані він виділив екологічні ряди засолення, вперше склав індикаційні карти засолення ґрунтів. Як галоіндикатори Д.Д. Вишивкін використовував переважно рослинні угруповання. Його дослідження дали новий поштовх подібним роботам у різних регіонах Казахстану, Узбекистану, Туркменістану, Таджикистану, Башкортостану, Азербайджану, Північного Кавказу. Дослідження засолення ґрунтів, їх картографування мають особливе значення для меліоративних робіт у посушливій зоні. Проводять такі дослідження і на засолених землях Західної Європи.

Поряд з агроіндикацією або одним з її розділів, який, проте, є досить самостійним як за історією, так і за деякими рисами методики, є *індикація лісів*, яку проводять переважно з метою їх типології. Історія лісової типології — це окрема проблема, тому ми детально на ній зупинятись не будемо. Зазначимо лише, що основоположником лісової типології в Росії був Г.Ф. Морозов (1926), який узагальнив роботи лісознавців, що проводились до нього, і підняв їх на новий щабель. В Україні продовжувачами екологічної лінії у вченні Г.Ф. Морозова і засновниками української лісотипологічної школи були Є.В. Алексєєв (1928), П.С. Погребняк (1927, 1955), а також О.Л. Бельгард (1950). У завершеному вигляді вона представлена в працях Д.В. Воробйова (1953, 1967). П.С. Погребняк і Д.В. Воробйов вважали, що найнадійнішим показником екологічних умов є окремі види, тому вони рекомендували для порівняльно-екологічних досліджень складати списки видів-індикаторів окремих типів лісу. Врахування наявності, життєвості і

1.1. Уявлення про біоіндикацію та її розвиток

рясності видів-індикаторів, серед яких є судинні рослини, мохи та лишайники, дає можливість оцінити умови місцезростання (тип лісу). До праці П.С. Погребняка (1955) додано список видів, які вказують на зв'язок кожного з них із властивостями едафотопу (трофність, зволоження, нітратофільність, ацидофільність, кальцефільність). Провідні екологічні фактори в житті лісу П.С. Погребняк розбив на градації, кількість яких становила для трюфності — 4, зволоження — 5. Їх накладання утворює так звану двокоординатну едафічну сітку. Пізніші дослідники збільшували кількість градацій едафічної сітки за рахунок їх подрібнення або нарощування осей в той чи інший бік. Систему індикаторів для лісів степової зони України розробив О.Л. Бельгард (1950). Він доповнив характеристику едафотопу факторами заплавності, алювіальності.

Приблизно за 60-річний період розвитку типології лісу складено списки рослин-індикаторів для лісів великих географічних регіонів, областей і навіть окремих лісгоспів України, Білорусі, Росії, Молдови, Грузії та інших держав. У Росії більшого розвитку набув фітоценологічний напрям вчення Г.Ф. Морозова. Відомі спроби визначення екологічних режимів і продуктивності лісових угруповань за допомогою фітоіндикаційних шкал, але у зв'язку з несистематичністю таких досліджень зарано робити висновки щодо їх результативності. У Західній Європі фітоіндикацію в лісовій типології використовують також з довоєнних часів, активно включаючи в цей процес фітосоціологічні класифікації (Niedziłkowski, 1935; Toth, 1958; Csapody et al., 1963; Zlatnik, 1963; Mráz, Samek, 1966; Aichinger, 1967; Ambros, 1988; Roo-Zielińska, Solon, 1990). Слід зазначити, що досягнення лісової типології в галузі індикації умов місцезростання активно використовують під час дешифрування аеро- і космоматеріалів.

Пряме відношення до агроіндикації має *гідроіндикація*, яку за своїм розвитком і методами можна виділити в окремий напрям. Ботанічна індикація підземних вод набула поширення насамперед в аридній зоні (Близький і Середній Схід, Центральна Азія, Північна Африка), у якій вода є лімітувальним фактором функціонування екосистем.

Різні аспекти гідрофітоіндикації так чи інакше розглянуті в працях з агроіндикації, цитованих вище. Особливо це стосується праць, виконаних з використанням фітоіндикаційних шкал вологості та змінності зволоження ґрунту, лісотипологічних зведень рослин-індикаторів. Спеціально питанням індикації гідрологічних умов присвячені праці В.А. Приклонського (1935), Ч.Ш. Ахмедсафіна (1951), які використовували переважно рослинні індикатори. Останній науковець широко застосовував гідроіндикацію в практиці гідрогеологічного картування, але в ті роки з метою фітоіндикації він використовував окремі види рослин-фреатофітів. У подальшому гідроіндикація, особливо в посушливій зоні, набула значного поширення. Це диктували насамперед потреби виробництва.

Широковідомий цикл праць Є.О. Востокової (1956, 1961) з питань гідроіндикації під час обводнення пасовищ Казахстану і Туркменістану. На базі цих матеріалів було створено спеціальний індикаційний довідник (Востокова и др., 1962; Справочник-определитель ..., 1963). У подальшому гідроіндикація набула широкого розвитку, але, оскільки велику кількість ро-

біт виконували співробітники геологічних науково-дослідних і проектних установ, мала добре виражений гідрогеологічний ухил (Родман и др., 1960; Востокова, 1961; Преображенская, 1962; Викторов, 1964, 1971, 1972, 1974; Алахвердиев, 1984). Цей ухил превалював у працях працівників академічних і вузівських установ (Рейтман, Роома, 1959; Романова, 1961; Балашов, 1969; Римкус, 1970; Горожанкина, 1971; Зацепина, 1971; Лопатин, 1971; Боч, 1972; Брадис, 1972; Голуб и др., 1978). Дослідники, які починали займатись гідроіндикацією в аспекті геологічних тематик, у 60-х роках ХХ ст. поступово переходили на використання аеро- і космічних матеріалів, що спонукало їх відхід від геоботанічної індикації до ландшафтної. Вже у монографії А.В. Садова та співавт. (1985), у якій подано характеристику сучасного стану гідроіндикації, більшу увагу приділено геоморфологічним індикаторам гідрологічних умов, ніж геоботанічним. Лінію геоботанічної гідроіндикації продовжують праці прихильників фітоіндикаційних шкал і флористичного напрямку в класифікації рослинності, особливо за кордоном, для дослідження екологічних умов лук, лісів, агроценозів (Christiansen, Magens, 1940; Schmidt, 1952; Meisel, 1954; Tüxen, 1954; Bracker, 1960; Hundt, 1964, 1966; Kárpáti, Kárpáti, 1974; Vodrogközy, 1982; Ter Braak, Gremmen, 1987; Briemie, 1988). Паралельно проблеми оцінювання стану вод та їх забруднення, які ґрунтуються на дослідженні водоростей, що детально розглянуто в окремому розділі, розробляли власне гідрологи.

Значне місце фітоіндикація займає серед методів *геоіндикації*. Початки наукової геоіндикації містяться в працях геологів — А.М. Карпінського, П.А. Ососкова, Н.К. Висоцького. А.М. Карпінський (1841), працю якого вважають першою науковою публікацією в Росії з проблем фітоіндикації, вважав, що найдостовірніше уявлення про гірські породи можуть дати спостереження за усією сукупністю видів рослин, які населяють певну місцевість. Ставлячись досить скептично до індикаційного значення окремих видів, А.М. Карпінський припускав, що правильнішим індикатором є загальний погляд на флору (тобто, по-сучасному, на рослинний покрив). Праця А.М. Карпінського мала оглядовий характер. Практично ж геоіндикацію застосував геолог П.А. Ососков (1909, 1911, 1912), який опублікував серію статей щодо залежності лісової рослинності від геологічного складу корінних порід. Він широко використовував геоботанічні ознаки — видовий склад насадження, породний склад деревостану, вигляд окремих рослин.

Із праць геоботаніків дореволюційних часів геоіндикаційні аспекти найповніше виражені у А.М. Краснова (1886) і Р.І. Аболіна (1910). А.М. Краснов охарактеризував розподіл рослинних угруповань Східного Тянь-Шаню як результат впливу гірських порід, Р.І. Аболін показав тісний зв'язок лісових ландшафтів Жигулівських гір з літологічними умовами. Проте, розкриваючи суть специфічного поєднання рельєфу, рослинності та гірських порід, вони не зробили якихось практичних висновків, які б стосувались геоіндикації.

Великий внесок у розвиток геоіндикації, а згодом ландшафтної індикації, вніс С.В. Вікторов. Першою роботою геоіндикаційного циклу він вважав свої дослідження на р. Волхов (1948), які проводили з метою визначення гідрохімічних і санітарно-гігієнічних показників вод болотних масивів за фізі-

1.1. Уявлення про біоіндикацію та її розвиток

ономічними особливостями боліт і їх ландшафтного оточення. Потужного імпульсу розвитку природної геоіндикації як особливого напрямку в геологічних і географічних дослідженнях, що потребував застосування геоботанічних методів, надало створення Центральної аерофотогеологічної експедиції (1945), коли до складу геологічних партій були введені географи і геоботаніки для розгортання геоіндикаційних досліджень. Тоді ж було опубліковано перші спеціальні геоіндикаційні праці С.В. Вікторова (1947а, б), уперше запропоновано термін «геоіндикація». Спочатку її розуміли лише як індікацію геологічних тіл за рослинним покривом, але згодом С.В. Вікторов (1983) поширив цей термін на всі індікаційні дослідження для геологічних цілей.

Роботи з геоіндикації продовжували у Всесоюзному аерогеологічному тресті, НВО «Аерогеологія», Всесоюзному науково-дослідному інституті гідрогеології та інженерної геології (ВСЕГІНГЕО) колективи під керівництвом С.В. Вікторова. Це сприяло формуванню майже повної монополії цього колективу у розвитку геоіндикації протягом 1945—1965 рр. З'явилась велика кількість публікацій, у тому числі монографій, а індікація посіла своє місце як особливий допоміжний науковий напрям у геологічних дослідженнях. У цей період більше половини всіх публікацій, що стосувались фітоіндикації, належало представникам школи Вікторова. Дослідженнями була охоплена значна частина Середньої Азії і Казахстану, Передгірський Алтай, Калмикія, Нижнє Заволжя. Саме тоді вийшли в світ перші праці Є.О. Востокової, Д.Д. Вишивкіна, Н.Г. Несветаїлової, Л.С. Родман, В.І. Турманіної, які згодом стали відомими фахівцями в галузі гео- та ландшафтної індікації. В Україні геоіндикаційні дослідження використовувала Л.І. Мілкіна на прикладі зв'язку геологічних порід і рослинності Карпат.

Наукового резонансу набули дослідження із застосуванням фітоіндикації літологічного складу гірських порід, тектонічних особливостей об'єктів, багаторічної мерзлоти і льодовиків. Широко розгорнулись роботи з регіональної природної геоіндикації, результати яких опубліковано в багатьох монографіях і великих статтях (Каленов, 1973; Мельников и др., 1974; Атаев, 1981; Алланиязов и др., 1984; Алахвердиев, 1985а).

В окремий напрям геоіндикації виділяють дослідження *індикації природних процесів*. Першу спробу постановки цієї проблеми зробив С.В. Вікторов (1967), який запропонував використати як індикатор ландшафтно-генетичні ряди. В Україні цими питаннями займаються В.В. Корженевський та його учні (2000).

Самостійним розділом геоіндикації є *інженерна геоіндикація*, яка теж доволі часто використовує ботанічний матеріал. Один з її розділів — меліоративна індікація, тобто комплекс досліджень, які проводять у зв'язку зі зрошенням, осушенням або фітомеліорацією територій. У цій галузі проводили роботи з інженерної геології, зокрема, індікації схилових процесів та ерозії селів і лавин, індікації умов прокладання залізничних і шосейних трас (Рамзаев, 1956; Вікторов, 1966; Турманина, 1966; Акифьева, Турманина, 1970; Шевченко, 1970; Вікторов и др., 1970, 1979, 1981; Володичева, 1971; Горчаковский, Шиятов, 1971а, б; Антюхов, Назарова, 1973; Каленов, 1973; Кузьмичев, Антонов, 1975; Кузьмичев, 1976; Казаков, Кирюшин, 1979; Корженевский и др., 1983; Корженевский, Ключкин, 1984 та ін.).

Із проблемами геоіндикації тісно пов'язана індикація болотних процесів, включаючи водний режим боліт, їх трофність, гідрохімію, властивості торфу.

Близькою за методами до вищезазначеного є індикація *корисних копалин*, або *біогеохімічна індикація*. Вона бере початок з тих часів, коли виникла потреба в тих чи інших рудах. У XVI ст. Агрикола фіксував більш-менш стійкі особливості дерев, які ростуть над рудними жилами, своєрідне забарвлення їх листків, викривлення стовбура і гілок, тріщинуватість. Подібні спостереження робив і М.В. Ломоносов. Деякі з ознак рудних проявів, відкриті багато століть тому, тією чи іншою мірою використовують і в наш час. Проте на рівень науки ця галузь піднялась у зв'язку з прогресом біогеохімії і має характер її допоміжної галузі. Узагальнення матеріалів щодо пошуку корисних копалин з використанням біологічних методів викладено в монографії Р. Брукса (1987).

В умовах різкої нестачі або надлишку одного чи декількох хімічних елементів з'являються адаптовані або неадаптовані форми рослин. У адаптованих надлишок хімічних елементів або виводиться з організму, або концентрується в ньому. В останньому випадку порушується нормальний обмін речовин і виникають нові фізіологічні чи анатомо-морфологічні стійкі форми, з яких поступово відособлюються ендемічні різновиди. Тому наукові витоки фітоіндикації під час пошукових робіт корисних копалин слід шукати в працях з біогеохімії. Суть цих методів полягає в дослідженні геоботанічних аномалій на ґрунтах, які вказують на вияви нафти, природного газу, рудних тіл, мінералів. В останні роки пошук геохімічних аномалій за рослинами все частіше проводять за допомогою дистанційних засобів.

Великий цикл індикаційних досліджень з використанням рослин та їх угруповань здійснювали *дистанційними методами*. Тривалий час майже всі подібні роботи на території колишнього СРСР були зосереджені в Лабораторії аерометодів АН СРСР (Виноградов, 1964) та Всесоюзному аерогеологічному тресті (Викторов, 1955). Особливість початкового періоду цих робіт полягала у переважному вивченні рослин-індикаторів, хоча вже були спроби перейти до багатопланової комплексної геоіндикації з метою геологічного дешифрування. Об'єктивний хід розвитку дистанційної індикації сприяв віддаленню її від геоботаніки і наближенню до географії. Через деякий час цей напрям розвинувся в *індикаційне ландшафтознавство* (Викторов, 1967), яке автор терміна вважав однією з географічних дисциплін. Останні 30—35 років ця галузь інтенсивно розвивається внаслідок використання як індикаторів різних компонентів ландшафтів й особливостей їх структури; рослинний покрив як індикатор у більшості випадків посідає допоміжне місце. В Україні ці роботи проводять в Центрі аерокосмічних досліджень Землі Інституту геологічних наук НАН України (Лялько и др., 1992).

Значну увагу приділяють питанням *фітоіндикаційного картографування*, зокрема в геоботаніці та екології. На основі індикації створено геологічні, інженерно-геологічні, гідрогеологічні, ландшафтні, соціогеологічні, ґрунтові та інші карти, які широко використовують у народному господарстві. У Західній Європі такі роботи розпочались значно раніше й індикаційне картографування посідає належне місце серед методів вивчення навколишнього се-

1.1. Уявлення про біоіндикацію та її розвиток

редовища (Christiansen, Magens, 1940; Ellenberg, 1950; Tüxen, 1954; Borowiec et al., 1973; Kunick, 1980; Durwen et al., 1984).

Екологічна оцінка територій все більше набуває комплексного ландшафтного характеру в дослідженнях навколишнього середовища. Змінилось й місце фітоіндикації: рослинні індикатори стали використовувати не самостійно, а як один з індикаторів — компонентів ландшафтно-ї екосистеми. Виходячи з можливостей дистанційних методів, великого значення в ландшафтній індикації набуває не аналіз поширення окремих видів, а розміщення ділянок, окремих угруповань, а також фенологічні закономірності (Виноградов, 1976).

Роботи з *фітоіндикації кліматичних параметрів* проводили в різних напрямках. По суті, такі науки, як палеонтологія й палеопалінологія (спорово-пилковий аналіз), безпосередньо пов'язані з минулими кліматичними змінами. Більше того, власне еволюція клімату ґрунтується на аналізі викопних решток організмів суходолу та водойм, про що детально написано нижче. Вже в кінці XIX — на початку XX ст. запропонований шведським геологом і болотознавцем Л. Постом метод стратиграфії торф'яних відкладів й аналіз спор і пилку рослин, які добре зберігаються в кислому середовищі торфу, показав закономірні зміни деревних порід, а отже, й зміни клімату, що слугувало основою для виокремлення певних періодів і фаз розвитку життя. Цей метод набув широкої популярності в різних країнах світу, зокрема і на території колишнього СРСР, і в Україні. Велику увагу йому приділяв Д.К. Зеров, який організував у Інституті ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України відповідний відділ. Завдяки роботам його та учнів (О.Т. Артюшенко, С.В. Сябряй, Н.А. Щекіна, Г.О. Пашкевич, Л.Г. Безусько) було встановлено відповідні закономірності змін рослинного покриву та клімату на території України протягом палеогенового, неогенового і четвертинного періодів. За останні роки удосконалення цього методу російськими, канадськими та американськими вченими дає можливість вийти на оцінку кількісних показників клімату.

Іншим напрямом фітоіндикації клімату є роботи з фенології, які зв'язують фази розвитку рослин з ходом річних кліматичних змін, особливості розвитку рослинного покриву або окремих особин рослин залежно від залягання снігу, континентальності клімату або всього комплексу кліматичних показників. Слід зауважити, що між агрокліматологією й фітоіндикацією мікроклімату в агроценозах, садах, виноградниках або лісах чітких меж немає і всі роботи, які стосуються, скажімо, оцінки морозостійкості за ознаками рослин, можна вважати індикаційними. Історично склалось так, що вони належать до наук кліматологічного циклу.

Власне фітоіндикації умов мікроклімату в природному середовищі слугують фітоіндикаційні шкали, складені Д.М. Цигановим (1976, 1983). Вони дають змогу визначати режими таких факторів, як радіаційний баланс (терморезим), вологість клімату (омброрезим), його континентальність (контрасторезим) і морозність (кріорезим), а також освітленість. Раніше подібні шкали було розроблено в Західній Європі (Zólyomi et al., 1966; Ellenberg, 1979 та ін.). Як показали наші дослідження (Дідух, Плюта, 1992, 1994), використання цих шкал має велику практичну цінність для визначення мік-

рокліматичних характеристик екотопів. Індикація умов мікроклімату за природним рослинним покривом у таких масштабах здійснюється вперше.

До кліматичних показників належать шкали оцінки освітленості, створені Г. Елленбергом (1979).

У методиці фітоіндикації використовують різного типу ряди рослинних угруповань: сукцесійні, еколого-генетичні, еволюційні, топографічні тощо. Тому ті геоботанічні розробки, у яких вирішуються питання ординації, мають непряме відношення до синфітоіндикації. Тобто такі ряди можуть бути водночас й індикаторами просторових або часових змін умов. Слід зауважити, що всі екологічні класифікації рослинних угруповань є одночасно й їхніми рядами, їх можна застосовувати для цілей індикації. Як приклад можна навести багато лісотипологічних побудов П.С. Погребняка, В.М. Сукачова, О.Л. Бельгарда та інших вчених, про що йшлося вище.

Окремо слід згадати також розробки, присвячені оригінальним аспектам фітоіндикації, недостатньо висвітленим у літературі. Це, наприклад, інтерпретація екологічних шкал для оцінювання порушеності ґрунтів або субстратів (Корженевский, 1990), старих шляхів кочування (Викторов, 1971а), визначення еконіш рослин за допомогою шкал (Маслов, 1988), ценопопуляційної діагностики екотопів (Злобин, 1980), еколого-флористичної оцінки місцезростань (Кожевников, 1974), індикації продуктивності лісів (Федорчук, 1987).

Як особливий напрям, що ґрунтується на анатомо-морфологічних ознаках деревини, а точніше — на аналізі річних кілець стовбура дерев, сформувався *дендроіндикація*, що має тривалу історію розвитку, на якій ми зупинимося в підрозділі 1.3.5.

Значну роль у фітоіндикаційних дослідженнях відіграють кількісні методи градієнтного аналізу та ординації, розроблені віконсінською школою (Curtis, 1949, 1955; McIntosh, 1967; Whittaker, 1967). У Росії ці методи активно використовували Б.М. Міркін, Г.С. Розенберг та їх послідовники, в яких індикаторами є таксони флористичної класифікації або окремі характерні види. З використанням ординаційно-градієнтного аналізу оцінювали переважно режими екологічних факторів трав'янистих угруповань (вологість, засолення ґрунту тощо). Роботи цієї школи, хоч і не мають безпосереднього відношення до фітоіндикації, є значним внеском у розвиток її методів. Пояснюється це тим, що будь-яка ординація за екологічними критеріями, як зазначено вище, може бути використана для індикації умов середовища, але для цього класифікаційні одиниці мають бути адаптовані до потреб фітоіндикації, як, наприклад, фітоіндикаційні шкали.

За останні десятиліття з'явився термін «*природоохоронна (созоекологічна) індикація*». Цей напрям почав розвиватись, коли в суспільстві загострились проблеми навколишнього середовища (Викторов и др., 1980а; Востокова и др., 1982). Насамперед він пов'язаний з отриманням інформації дистанційними методами і ґрунтується на визначенні меж забруднення з використанням спектрофотометрії, теплової, радіолокаційної та лазерної зйомки. Потім аналізують залежність спектрів відбиття від фізіологічного стану рослин, а також інших факторів середовища, картують межі несприятливих в екологічному відношенні зон (Мовчан, Семичаєвський та ін., 1991).

1.1. Уявлення про біоіндикацію та її розвиток

Отже, в останні десятиліття до фітоіндикації прикута увага багатьох дослідників. Ці роботи ведуть в різних напрямках з охопленням великого кола проблем. Застосовують як аутфітоіндикаційні підходи (альго-, ліхено-, міко-, зооіндикація, індикація на основі судинних рослин та певних їх ознак), так і синфітоіндикаційні, тобто за рослинними угрупованнями, які вважають інформативнішими. Кожен із підходів і напрямів має досить давні традиції, які ми не в змозі тут охарактеризувати.

Узагальнюючи наведене вище, слід зазначити, що за кількістю публікацій, об'єктами, особливостями підходів лише у фітоіндикаційних дослідженнях у державах СНД можна виділити кілька наукових шкіл. Найвідоміша і за кількістю публікацій, і за кількістю вчених, які її представляють, школа С.В. Вікторова, до якої належать також Є.О. Востокова, Д.Д. Вишивкін, А.Г. Чикишев, Н.І. Акжигітова, Е.А. Атаєв і багато інших. Це роботи в галузі *геоіндикації*, *галоіндикації*, *гідроіндикації*, *ландшафтної індикації*. Частка геоботанічних методів у дослідженнях цієї школи спочатку була значною і навіть превалювала, а згодом (з використанням нерослинних індикаторів) значно зменшилась або навіть взагалі зникла.

Утримують своє місце лісотипологічні школи П.С. Погребняка, які використовують рослини-індикатори. Проте після виходу основоположних праць за останні десятиліття цей напрям розвивається переважно в ширину, як доповнення, а принципово нових ідей не з'являється.

Стабільно розвивається школа, яка ґрунтується на використанні фітоіндикаційних екологічних шкал (Л.Г. Раменський, І.А. Цаценкін, Д.М. Циганов). Кількість публікацій її представників значно менша, ніж у інших школах, що пов'язано насамперед з об'єктивними причинами (труднощами математичної обробки матеріалів у «докомп'ютерний» період). За останні роки з масовим поширенням ЕОМ кількість публікацій помітно зросла. Крім того, є практично безмежні можливості для удосконалення наявних шкал і розробки нових, що робить, на наш погляд, цю школу перспективнішою порівняно з названими вище.

Дослідження в цьому напрямі ми проводимо в Інституті ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, у якому створено й удосконалено декілька шкал, апробовано метод на численних екологічних профілях, що характеризують різні регіони України, а також запропоновано використання низки нових прийомів (Дідух, Плюта, 1992), що висвітлено в цій монографії.

З нашого погляду, із впровадженням в індикацію аерокосмічних методів, які потребують використання нових підходів до рослинного покриву як індикатора природних процесів, формується школа дистанційної індикації в Росії (Б.В. Виноградов, Є.О. Востокова, А.А. Садов та ін.) (Мовчан та ін., 1993). В Україні такі роботи проводили в Інституті ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, нині — в Центрі аерокосмічних досліджень Землі Інституту геологічних наук НАН України (Лялько и др., 1992).

Отже, фітоіндикація як екологічний напрям в науках про навколишнє середовище розвивається доволі інтенсивно. Розробляють нові методологічні підходи, методи оцінки режимів екологічних факторів і організації екосистем, створюють нові й уточнюють раніше створені шкали, комп'ютерні програми обробки даних.

Насправді, межі фітоіндикації набагато ширші. До таких досліджень можна віднести альгологічні, під час яких оцінюють стан і забрудненість води чи ґрунтів, бріологічні та ліхенологічні, що стосуються оцінки стану атмосфери. Для біоіндикації використовують також зоологічні об'єкти. Детальніше це ми розглядатимемо нижче.

1.2. ЕКОЛОГІЧНІ ОСНОВИ БІОІНДИКАЦІЇ

1.2.1. Індикатор та індикат

Термін «індикація» походить з латини *indicare* — показувати. Основними характеристиками індикації є *індикатор* — той, що показує, свідчить (біологічна характеристика чи ознака) та *індикат* — той, що підлягає оцінюванню, тобто аналізується (фактор або система). На відміну від понять «параметр», «індекс», «ознака», «індикатор» розглядають як показник, що має однозначний зміст, тобто свідчить про певне явище (Андреев, 2002). А. Гаммонт та співавт. (Hammond et al., 1995) визначають індикатор як такий, що дає уявлення про значущі події, речі, процеси, або дає змогу відчутти тенденції чи явища, які ще неможливо виявити, тобто індикатори виявляють і спрощують складну приховану реальність. Біологічними індикаторами є організми, популяції, угруповання, їх ознаки, властивості, життєвий стан або процеси життєдіяльності яких реагують певним чином на вплив зовнішніх факторів.

Проблема співвідношення між індикатом та індикатором досить не проста, оскільки стосується відповідності змін між ними в просторі та часі, тобто як розмірності, так і тривалості цих змін. Оскільки кожна зі складових є самобутньою і визначається тим, що їх розвиток характеризується своїми внутрішніми законами, то пошук залежностей між ними є складним. Останнє ґрунтується на тому, що основою функціонування екосистем як систем відкритого типу є взаємозв'язок і взаємозалежність між системою (чи її складовими елементами) і довкіллям. Усі біологічні системи в процесі тривалого розвитку пристосувались до факторів навколишнього середовища, що відображається в їх структурі, генетичній детермінації, еволюційній адаптації, функціонуванні, поведінці, резистентності тощо. Кожна із систем характеризується структурою та організацією, і саме вона визначає індикаторні можливості індикатора.

Характер зміни будь-якого індикатора до зовнішніх умов можна відобразити у вигляді різних кривих. Важливими ознаками цих кривих є їх положення на осі фактора (межі), довжина і характер кривизни (рис. 1.1). Кривизна графіків характеризує відношення індикатора до зміни індиката (фактора); величина — це екологічний потенціал і розмірність. Крива, що відображає всі характеристики змін, може мати різний вигляд: у випадку 1.1, *a* залежність може бути використана для біоіндикації; 1.1, *б*, *в* — можлива часткова біоіндикація на ділянці прямого чи зворотного зв'язку між зміною індикатора та індиката; 1.1, *г* — біоіндикація неможлива, тому що криві зміни індикатора та індиката не корелюють.

Однак і за наявності такої кореляції індикація не завжди можлива. Наведемо приклад щодо можливості використання рефлекторного відкидання ящірками хвоста з метою біоіндикації забруднення важкими металами. Відо-

1.2. Екологічні основи біоіндикації

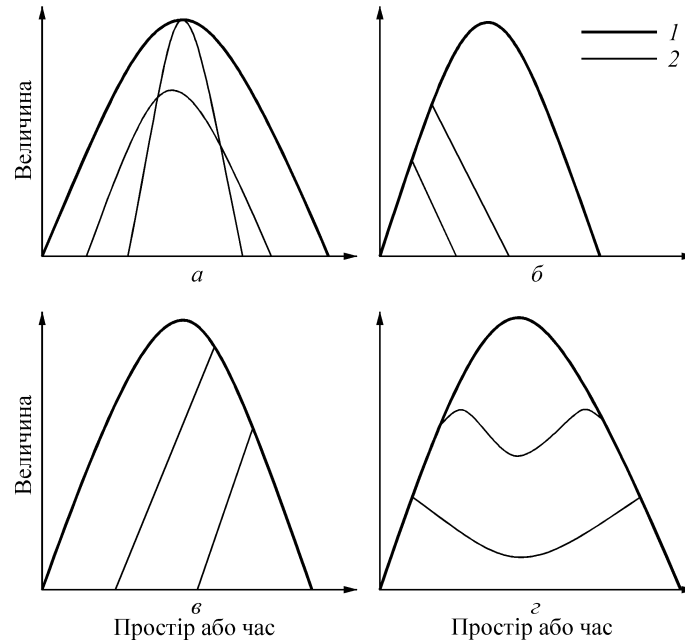


Рис. 1.1. Ознаки індикатора, що відображають положення, розмірність і характер змін стосовно системи координат індикатора (зовнішніх факторів):

1 — показники індикатора; 2 — показники індикатора

мо, що багато організмів, зокрема плазуни, акумулюють екотоксиканти. Об'єктом дослідження була ящірка прудка (*Lacerta agilis*), у хвості якої методом атомно-абсорбційної спектрофотометрії досліджувався вміст мангану, міді, цинку, нікелю, свинцю у забруднених місцях і в контролі. Дані засвідчили невеликий вміст цих металів у хвості, проте простежувалось збільшення вмісту цинку, нікелю і кадмію у забруднених місцях порівняно з контролем. Автор робить висновок, що ці дані можна використовувати для біоіндикації забруднення важкими металами, оскільки для ящірки шкоди не буде: без хвоста вона може жити, а через деякий час хвіст відросте.

Виникають питання щодо доцільності застосування такого методу індикації, не кажучи вже про достовірність даних. Навіщо це робити, якщо можна застосувати інші методи оцінювання вмісту важких металів у організмах, зокрема рослинах, які не рухаються, їх легше відшукати, зібрати.

Можна навести інший приклад, відомий анекдот, що огірки шкідливі для організму людини, оскільки всі, хто їх споживав, помирають. Хоч і одне, і друге твердження правильні, що люди, які споживають огірки, все-таки через якийсь час помирають, але ніхто не буде стверджувати, що смерть настає від споживання огірків, і використовувати огірки для індикації здоров'я людини. Це абсурдний висновок.

Наявність певних зв'язків між подіями, логічних тверджень і достовірність фактів ще не означають можливість й доцільність використання цих даних для індикації. Тут на першому плані стоять не стільки логічні твер-

дження (хоча їх ні в якому разі не можна порушувати), скільки знання суті зв'язків між об'єктами, явищами, доцільності їх використання для отримання кінцевого результату, тому розробка питань біоіндикації потребує глибоких знань фахівців високого класу. Кожен індикатор має *критичний рівень інформації*, поза межами якого він не лише не працює, а може суттєво заплутати ситуацію і навіть спотворити її.

Основний принцип біоіндикації — це пошуки індикатора, відповідного фактора чи системи, яку індикують. У зв'язку з цим проведення біоіндикаційних досліджень потребує чіткого уявлення про суть, мету і спосіб цієї операції. Процес біоіндикації складається з таких процедур:

- вибір індикатора або об'єкта індикації (*що індикувати?*);
- вибір способу та масштабу вимірювання його величини чи зміни (*де індикувати?*);
- пошук індикатора і доведення його зв'язку з цим фактором (*чим індикувати?*);
- розробка шкали зміни індикаторних ознак (*як індикувати?*);
- визначення ступеня кореляції між фактором (індикатором) та індикатором, їх зміною (*наскільки індикувати?*).

Індикатори використовують з різною метою: а) для контролю або виявлення певної ознаки чи властивості фактора або системи; б) для оцінки (діагностики) їх стану; в) для регулювання (запобігання) та прогнозування стану; г) для відновлення певного стану фактора чи системи. Швидке та надійне розв'язання всіх цих питань забезпечує успіх біоіндикації.

Вимоги до індикаційних показників полягають у *доступності отримання результатів, тобто їх простоті, візуальності, інформативності явищ, які спостерігають, оцінюванні репрезентативності даних для їх широкої екстраполяції, можливості використання індикаторних ознак під час дослідження різних рівнів організації екосистем і антропогенного впливу, достовірності, можливості стандартизації, порівняння та перевірки отриманих результатів (гнучкості), попереджувальної здатності.*

Здійснюючи біоіндикацію, слід враховувати п'ять основних принципів (Вайнерт и др., 1988; Jorgensen et al., 2005):

- відносна швидкість проведення операції і легкість використання;
- чутливість до найменших коливань змін індикатора та отримання точних результатів, які можна відтворити;
- наявність об'єктів, що застосовують з метою біоіндикації, по можливості у значній кількості й з однорідними властивостями, на широких територіях і різних типах середовища;
- можливість кількісного вираження;
- діапазон похибки порівняно з іншими методами тестування не більше 20 %.

Для забезпечення цих вимог вибір індикаторів має ґрунтуватись на таких принципах:

1. *Простота.* Хоча процес вибору індикаторів може супроводжуватись досить складними розрахунками, але власне індикатори мають бути доволі прості й представлені у зрозумілій формі, інакше індикація втрачає сенс.

1.2. Екологічні основи біоіндикації

2. *Наукова ймовірність.* Дані, отримані під час використання індикаторів, мають бути доступними для детального розгляду і забезпечувати можливість подальшої інтеграції та екстраполяції. Результати мають бути можливими для їх наукового доведення.

3. *Технічна досяжність.* Індикатор має бути отриманий на основі показників, ознак, які б відповідали вимогам моніторингу, адже вимоги часу і вартості не дають можливості накопичувати необмежену базу даних.

4. *Попереджувальна здатність.* Індикатор має забезпечити картину не лише наявних умов в екосистемі і тенденції зміни таких умов, а й вказати на можливість деградації до того, як виникне загроза.

5. *Просторове висвітлення.* Інтерпретаційні обмеження індикаторів мають бути зрозумілими. Індикатори, які виконують функцію забезпечення інформацією на глобальному рівні, не можна безпосередньо використовувати на регіональному чи локальному рівні. Для регіональних індикаторів інтерпретаційна оцінка не має виходити за межі регіонального контексту.

6. *Гнучкість.* Це торкається таких аспектів, як можливе розширення меж дії індикатора, інтерпретації часових змін, оцінки інших опосередкованих факторів, отримання певної додаткової інформації тощо.

З урахуванням цього індикатори мають бути типовими видами для певної території, мати чітко виражену візуальну морфологічну чи фізіологічну, кількісну або якісну реакцію на зміну чинників, і біологія індикаторів має бути достатньо вивчена.

Зоологи (Brown, 1991; Pearson, 1994; Андреев, 2000) пропонують такі критерії вибору тваринних організмів для біоіндикації:

- добре вивчена і стабільна таксономія, види легко визначити;
- добре досліджений спосіб існування та їх біологія;
- доступність для досліджень використання матеріалу (значна чисельність для отримання необхідної вибірки, нескритність організмів);
- відносна осідлість;
- висока таксономічна та екологічна диверсифікація;
- прив'язка до певних екологічних умов, передбачувана і швидка реакція на їх порушення;
- високе функціональне значення в екосистемі та низка інших критеріїв, які є досить суперечливими і викликають сумніви щодо їх використання.

Зазначимо, що у разі використання рослин для індикації частина критеріїв відпадає.

Існують різні форми біоіндикації. Якщо дві однакові реакції біосистеми, тобто індикатора, викликані різними факторами, то такі індикатори називають *неспецифічними*, якщо зміни викликані одним фактором, то це свідчить про *специфічність індикатора*. Чим більше індикатор реагує на зміни індиката, що проявляється у значеннях показників і їх кількості, тим він *чутливіший*. Індикатор, який проявляється не відразу, а реакція наростає поступово, називають *аккумулятивним*, що спостерігається, наприклад, під час фізіологічних процесів. Безпосередню зміну індикатора під впливом зміни індиката розглядають як *пряму біоіндикацію*, а через зміну іншого фактора — *опосередковану*.

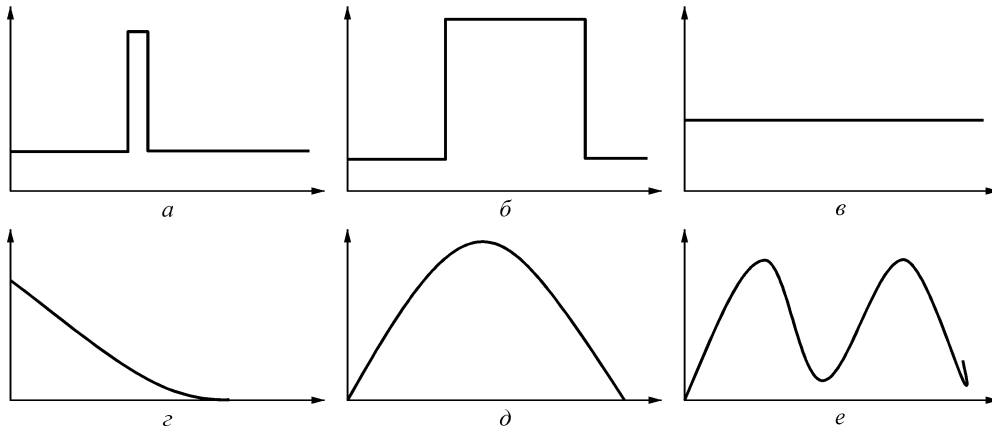


Рис. 1.2. Типи чутливості та реакція індикатора на зміну зовнішніх умов. Пояснення в тексті

Залежно від часу прояву індикаційних реакцій виділяють шість типів чутливості (рис. 1.2) (Stöcker, 1980. — Цит. за: Э. Вайнерт и др., 1988):

a — біоіндикація проявляється через певний час, до якого він ніяк не реагував на зміну (відсутність ефективного рівня); реакція проявляється одноразовою сильною зміною і тут же (вище верхнього ефективного рівня) втрачає чутливість;

b — як і попередня, реакція раптова і сильна, однак триває певний час і різко згасає;

c — реагує значний проміжок часу з однаковою інтенсивністю;

d — після раптової сильної реакції спостерігається її згасання, спочатку швидко, а потім повільно;

e — реакція поступово наростає до максимуму, а потім спостерігається поступовий спад;

f — з неодноразовим повторенням наростання і спаду.

Існує кілька підходів до класифікації індикаторів. Один з них полягає в тому, що індикатори поділяють на дві групи: *пасивні*, які реагують на зміну зовнішніх факторів певними ознаками функціонування (наприклад, засихання чи пожовтіння листя), своєю життєвістю, та *активні*, які з'являються або зникають у тих чи інших умовах (наприклад, поява чи зникнення певних видів). У свою чергу, пасивні індикатори можна поділити на групи залежно від того, які зміни відбуваються в організмі: *макроскопічні* (морфологічні зміни, наприклад, тератологічні аномалії, зміна забарвлення: хлорози, некрози листя), *мікроскопічні* (плазмоліз клітин, зміна хлоропластів, палісадної паренхіми, фізіологічних або біохімічних процесів, що проявляється в порушенні звичних процесів фотосинтезу, метаболізму, ознак гідратури, вмісту ензимів і коензимів тощо).

Індикатори ділять на *попереджувальні*, які є неспецифічними і швидко реагують на будь-які зміни, і *діагностичні* — чутливі й надійні, які відображають специфіку змін і дають можливість розкрити їх причини.

Залежно від індикаторних ознак і мети запропоновано класифікацію індикаторів за І. Спелленбергом (Spellenberg, 1991):

Група А. Екосистемні індикатори:

1. *Індикатори попередження* (sentinels) — чутливі види, які в нетипових для себе умовах швидко реагують на зміни. Як правило, це види, що знаходяться на межі ареалу або в екстремальних для них умовах.

2. *Детектори* (detektors) — види, які зростають в типових для себе умовах, але на зміну цих умов реагують відповідним чином. До них належать індикатори типів лісу тощо.

3. *Ключові індикатори* (key indicators) — види або їх групи, характеристики яких використовують для прогнозу змін, стійкості, напряму розвитку екосистеми чи певних факторів. Це види, що характеризують положення екосистеми в сукцесійному ряду, адвентивні або рудеральні види, що засвідчують ступінь порушеності ценозу.

4. *Індикатори значної деградації* (indicators of larg degrudations) — загрожувані види різних категорій, наявність яких вказує на певні зміни в природі. Прикладом можуть бути види, занесені до Червоної книги України (2009).

Група Б. Факторні індикатори:

5. *Індикатори-користувачі* (exploiters) — види, що поселяються або збільшують свою кількість (щільність) під час порушення або забруднення середовища, як, наприклад, рослини-рудерали, водорості та безхребетні евтрофічних водойм тощо.

6. *Акумулятори* (accumulators) — види, що накопичують забруднення у власному тілі (гриби, лишайники, водні організми).

7. *Індикатори дослідів* (bioassay organisms) — види, які використовують для досліджень забруднення в лабораторіях як реагенти. На їх основі виділяють маркери, що детальніше розглянуто нижче.

Група В. Індикатори здоров'я (термін авторів методу асиметрії):

8. Об'єкти оцінки асиметрії — види, що застосовують для оцінювання асиметрії (відхилення) певних ознак, пов'язаних із забрудненням або дією інших факторів, які впливають на фенотипні ознаки, а можливо, й на фенотип. До таких належать тератологічні та інші морфологічні зміни живих організмів.

9. Об'єкти оцінки успішності росту — види, розмір або маса представників яких відображає дефіцит живих сполук, умов існування.

Група А — це власне індикатори біотичного різноманіття, Б — біотичні індикатори, за допомогою яких оцінюють певний вплив на індикат. Група В має практичне значення.

Така класифікація індикаторів є далеко не повною, бо ґрунтується на індикаторах-видах, а не відображає інші форми індикації, наприклад біоценотичного рівня, або показники відношень між індикаторами.

Виділяють вісім рівнів індикації (Jorgensen et al., 2005):

- 1) наявність або відсутність певних видів (таксонів);
- 2) співвідношення між класами організмів;
- 3) концентрація хімічних сполук у середовищі й у певних організмах;
- 4) скупчення організмів на певних трофічних рівнях (фітопланктон — індикатор евтрофікації; птахи — індикатор «здорової» лісової екосистеми; риби — індикатор чистих вод);

5) оцінка процесів (первинна продукція, щорічний приріст, смертність і народжуваність; наприклад, високий щорічний приріст дерев — індикатор «здорової» лісової екосистеми);

б) складні (комплексні) індикатори (характеристики розвитку екосистем за Ю. Одумом, співвідношення дихання / біомаса; дихання / продукція; продукція / біомаса; первинні продуценти / консументи тощо);

7) холистичні показники цілісності (стійкості, пружності, біорізноманітності, різні форми біорізноманітності);

8) термодинамічні (суперхोलістичні) показники (енергія, ексергія, ентропія, маса).

Сучасна тенденція застосування індикаторів полягає у відходженні від якісного вираження (назв таксонів, характеристик, ознак) і намаганні їх кількісного вираження з використанням різноманітних шкал та індексів. С.Е. Джоргенсен та співавт. (Jorgensen et al., 2005) наводять великий перелік таких індексів, індикаторів і способи їх розрахунків, які можуть зацікавити фахівців:

1. *Індекси, що ґрунтуються на індикаторних видах*: індекс забруднення Беллана; індекс забруднення, що базується на амфіподах; *AMBI* (оцінка наявності різних груп придонної макрофауни залежно від наявного стресу); бентосний індекс; індекс моніторингу макрофауни; індекс реагування бентосу; індекс збереження тощо.

2. *Індекси, що ґрунтуються на екологічних стратегіях*: індекс співвідношення нематоди / копеподи та поліхети / амфіподи; індекс інфауни; індекс Філдмана.

3. *Індекси, що ґрунтуються на показниках різноманітності*: індекс Шеннона—Вінера; індекс вирівняності Пієлу; індекс Маргалефа; індекс Бергера—Паркера; індекс Сімпсона; відхилення від *Log*-нормального розподілу; крива *K*-домінування; індекс середнього таксономічного різноманіття; індекс середньої таксономічної виразності.

4. *Індикатори, що ґрунтуються на біомасі видів та їх багатстві*: *ABC*-метод (порівняння кривої *K*-домінування та кривої біомаси).

5. *Індикатори, що об'єднують усю екологічну інформацію*: трофічний індекс; коефіцієнт забруднення; бентосний індекс умов довкілля; *B-IBI*; індекс біотичної інтеграції для риб; екологічний індекс естуаріїв.

Отже, єдиного підходу до класифікації індикаторів не існує. Вона визначається метою, яку ставить дослідник.

Біоіндикатори слід відрізняти від біомаркерів. Якщо біоіндикатори — це природні елементи, властиві певній системі, що аналізуються на рівні ознак, органів, організмів, видів, угруповань, то біомаркери, або тест-об'єкти, — це обрані стандарти, які штучно вводять у систему (беруть ззовні, але можуть використовувати і характерні для системи елементи), що є «датчиками» сигнальної інформації, які реагують на умови системи, її зміни, ступінь забруднення середовища відповідними ознаками. Ці ознаки стосуються певних реакцій, якісних або кількісних змін органів, організмів чи їх груп, і такі зміни відстежують, фіксують. Якщо біоіндикатори використовують для оцінки стану природних систем, то з тест-об'єктами, як правило, працюють у контрольованих (лабораторних) умовах, на обмежених про-

1.2. Екологічні основи біоіндикації

бах для оцінювання впливу того чи іншого фактора, показники якого можна задавати і змінювати. Тест-об'єкти застосовують як експрес-аналіз для санітарно-гігієнічних цілей, вирішення конкретних завдань. Тест-об'єкти підбирають залежно від поставленої мети.

До тест-об'єктів належать такі мікроорганізми, як хлорела (*Chlorella*), требуксія (*Trebouxia*), тувелька (*Paramecium caudatum*), а з рослин — пажитниця багаторічна (*Lolium perenne*), крес-салат (*Lepidium sativum*), цибуля овочева (*Allium oleraceum*), тютюн (*Tabacum* sp.) та ін.

Отже, операції «тестування» та біоіндикація не тотожні. Хоча мета може бути однакою (оцінити стан, ступінь забруднення екосистеми), але методологічний підхід і спосіб оцінки зовсім різні. Тому ці операції не замінюють, а доповнюють одна одну (Степанов, 1991; Гідроекологічна токсикометрія ..., 1995).

1.2.2. Проблема стресу та біоіндикація

Чутливість індикатора і характер зміни його реакції нерідко пов'язані з поняттям «стрес». Це поняття, введене в медицину Г. Сельє 1936 р., нині широко вживають, хоча тлумачення його у різних сферах різне. В екології під стресом розуміють *реакцію біологічної системи на екстремальні фактори середовища (стресори)*, які залежно від сили, інтенсивності, моменту і тривалості дії, по-різному впливають на систему і проявляються по-різному. Це добре прослідковується на наведених графіках (див. рис. 1.2). Отже, *стрес можна розглядати як одну із форм індикації, яка проявляється залежно від різних причин і у різному вигляді.*

Стреси поділяють на два типи: *еустрес* — характеризується фізіологічно адаптивними реакціями, які викликають біоенергетичні процеси, коли в критичних ситуаціях організму треба пристосуватись до інших умов середовища; *дистрес* — визначається патогенними процесами, що виникають, як правило, під час постійних навантажень, які організм не в змозі регулювати. Кожен із названих типів стресу визначається толерантністю системи і характером впливу зовнішніх чинників, тобто наскільки ця система може витримати зміну впливу зовнішнього чинника. Значною мірою це залежить і від тривалості дії чинника.

У природних умовах організми часто потрапляють під вплив стресорів. Одні види мають широку толерантність і пристосовуються, змінюючи свої реакції: наприклад, екстремальні щорічні похолодання багато тварин переносять у стані анабіозу чи криптобіозу (сплячок), а рослини скидають листя; інші уникають стресу за допомогою специфічних пристосувань: наприклад, вологолюбний очерет має глибоку кореневу систему і, живлячись підземними водами, росте в умовах, де поверхневий шар ґрунту зовсім пересихає.

Залежно від того, як довго діє стрес і як біосистема реагує на нього, виділяють *зворотні* та *незворотні* зміни. За довготривалих екстремальних умов, якщо система не загинула, вона має адаптуватись. Процес адаптації проходить кілька етапів і відображений на рис. 1.3 (Schiewer, 1982). Як бачимо, під час впливу стресора на певному етапі реакція посилюється, потім вона трохи послаблюється і з часом стабілізується, що відбиває адаптацію

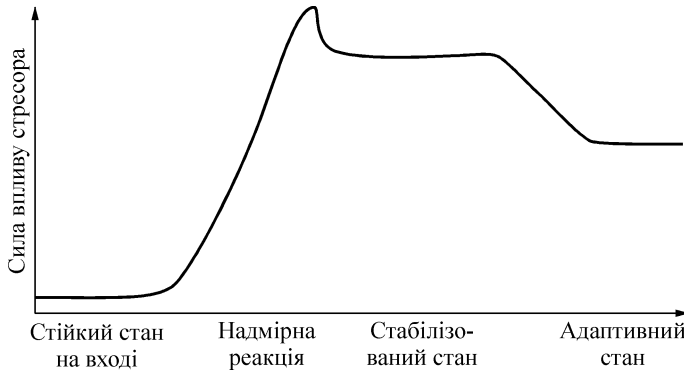


Рис. 1.3. Загальна схема зміни реакції і переходу системи до нового адаптивного стану внаслідок стресу

системи на новому рівні відповідно до змінених умов. Зафіксоване короткотривале посилення реакції можна розглядати як певний інерційний розвиток відповідного процесу.

Стресорами є як біотичні, так і абіотичні фактори. Г. Вальтер (1979) усі абіотичні фактори зводить до п'яти основних, прямих: тепло, вода, випромінювання (світло), фізичні та хімічні, мінімальні й максимальні показники яких і викликають власне стрес. *Біотичні* стресори впливають у формі як негативних (конкуренція, хижацтво), так і позитивних (мутуалізм) дій, що визначаються і мінімальними, і максимальними показниками (закон Лібіха). Крім згаданих виділяють ще *антропогенні* стресори, однак їх можна звести до двох попередніх форм. Антропогенним стресорам властива лише більша сила, інтенсивність, ніж природним, тому екосистеми не адаптуються до них, а суттєво змінюються настільки, що, як правило, формуються цілком інші структури з іншими властивостями. Наприклад, під впливом щорічного косіння чи надмірного випасання сільськогосподарських тварин формуються відповідні трав'янисті типи екосистем (степи, луки), проте домінантами у них є дернинні злаки, які після припинення дії антропогенного фактора зникають.

Зі стресом тісно пов'язані питання *ризик*, оскільки умовою оцінювання екологічного ризику є можливість діагностування стресу, його передбачення. Ця оцінка складається з таких операцій: 1) *ідентифікація шкідливого впливу з використанням лабораторних і польових досліджень, тобто виявлення стресу, його прояву в різних формах*; 2) *визначення дози речовин чи порогу екологічних факторів, які викликають стрес*; 3) *оцінка впливу речовин або зміни фактора на системи, процеси, тобто місце стресу в функціонуванні системи, можливість її відновлення, наслідки стресу*; 4) *характеристика ризику* (Gentile, Slimak, 1992).

Сучасні методи індикації дають можливість виявити і оцінити ці зміни в кількісних показниках. Завдяки останньому результати біоіндикації добре піддаються математичній обробці. З використанням лінійного і нелінійного дискримінантного аналізу для певного часового інтервалу можна виявити доволі надійні біоіндикаторні ознаки і відобразити ці функції у вигляді формул. Це дає додаткові можливості обробки даних за допомогою ЕОМ, моделювання та прогнозування їх зміни, розробки відповідних сценаріїв.

Дослідження з виявлення стресу та оцінювання ризику із застосуванням методів біоіндикації (і в широкому контексті — екологічних індикаторів) використовують під час розробки та забезпечення сталого розвитку регіонів, що детальніше висвітлено у підрозділі 3.4.

1.2.3. Рівні організації та біоіндикація

Системний підхід привів до усвідомлення суті ієрархічної будови та зміни рівнів організації біологічних систем, кожному з яких відповідає властива йому основа поділу, на якій побудовано їх класифікацію. Під час переходу системи від одного рівня до іншого якісно змінюються їх ознаки, що призводить до необхідності використання нової основи поділу системи на складові, і для класифікації мають застосовуватись якісно інші ознаки. Такі логічні уявлення мусять бути покладені й в основу біоіндикації, оскільки якісна зміна системи залежно від різних рівнів організації зумовлює зміни всіх суттєвих ознак, а отже, й вибір індикаторів. Це визначає той головний момент, що відображення зв'язків між об'єктом (індикатом) й індикатором змінюється залежно від рівнів організації екосистем.

Однак проблема адекватності індиката й індикатора досить складна, оскільки стосується відповідності як змін між ними у просторі або часі, так і розмірності цих змін. Якщо індикат й індикатор змінюються в різних темпах, масштабах, шкалах виміру, то індикація можлива лише в певному обмеженому діапазоні, поза межами якого вона втрачає сенс. Виходячи за ці межі, індикація із заданою ознакою не просто втрачає сенс, а ми можемо отримати спотворену картину, що впливає на подальші висновки.

Отже, основний принцип індикації — це *відповідність* індикатора й індиката. Проте така відповідність зовсім не означає, що індикат й індикатор мають розглядатись на одному й тому самому рівні організації системи. Навпаки, індикаційні методи призначені саме для того, щоб за допомогою простих і надійних ознак діагностувати складні структури та процеси. Для оцінки певного рівня організації екосистем можна використовувати індикатори різних рівнів — від молекулярного до екосистемного — і, навпаки, різні рівні організації індикатів можна діагностувати певним рівнем індикатора. Йдеться лише про те, що з переходом індиката (об'єкта діагностування) з одного рівня на інший його властивості якісно змінюються настільки, що для діагностики слід шукати інші індикатори, бо можливості кожного індикатора обмежені.

Так, на основі дистанційної діагностики, зокрема спектроскопії, по суті, даних біохімії на субклітинному рівні, можлива оцінка продуктивності, фенологічного розвитку угруповань на ландшафтному та регіональному рівнях, і таку оцінку неможливо дати за індикаторами видового рівня чи ознаками окремих видів (Мовчан та ін., 1991; Лялько та ін., 2003). Водночас у процесі дистанційних досліджень можлива діагностика домінуючих видів (типів лісових насаджень, посівів відповідних культур), але втрачається сенс діагностики окремих рідкісних видів, їх поведінки, оскільки, по-перше, немає гарантії, що діагностується саме цей вид, а не інший із багатьох зростаючих, а по-друге, у разі зміни ландшафту чи регіону

може з'явитись ще якийсь новий вид, що буде діагностуватись замість обраного.

Для чіткого усвідомлення відповідності індикатора та індиката ми маємо виходити з того, що слід розрізняти *рівні існування, рівні організації і рівні дослідження живого* (Дідух, 1998).

Не вдаючись в історію й численні дискусії з цього питання, ми виділяємо чотири рівні існування живого: *організмівий, популяційно-видовий, біоценотичний та біосферний*. Усе, що нижче організму, не може довгий час існувати самостійно. Якщо існують клітини чи доклітинні утворення (віруси), то вони є організмами.

Внаслідок тимчасового функціонування частини організмів (яйцеклітина, зигота, спори, насіння, плоди, пагони тощо) формують цілісні організми, які забезпечують подальший розвиток; з насіння не може утворитись нове насіння, з яйцеклітини — нові яйцеклітини. Цей процес обов'язково має проходити через формування цілісного організму, тому організм є формою живого.

Інші форми існування не викликають сумніву. В.І. Вернадський довів, що вони існують одночасно, з самого початку, і не пов'язані генезисно (за наступністю походження) одна з одною. Так, будь-який *організм одночасно існує в якійсь популяції і належить до певного виду в системі біоценозу, що є елементом біосфери*. Інша властивість полягає в тому, що живе не може існувати, забезпечувати спадковість та розвиток поза межами цих форм.

Індикатами є окремі фактори чи їх сукупність, які відповідають певним рівням організації систем: *організмівому, популяційно-видовому, ценотичному, екосистемному (локальному), ландшафтному, регіональному та біосферному*.

Якщо для оцінки мікроклімату, водного режиму, багатства ґрунту або забруднення ми вибираємо відповідну популяцію чи вид, то можемо достовірно давати оцінку таким факторам в межах поширення цього біотичного компонента, а для ширшої оцінки маємо обрати інші чи розширювати набір індикаторів. Йдеться про те, що ми не можемо штучно (суб'єктивно) встановлювати межі індиката, який є певною екологічною системою і характеризується відповідними зв'язками, що мають природні обмеження, які й визначає дія індикатора.

Якщо ми оцінюємо фактори екологічно однорідної території, то індикат обмежений одним типом екосистеми, представленої відповідним синтаксоном (асоціацією, союзом, порядком), якщо різноманітній території чи певного регіону, то оцінюємо відповідні типи екосистем, а отже, й різні синтаксони (лучні, болотні, лісові), що відображають їх різноманіття.

Індикація нижче організму неможлива, бо все одно проявляється на організмівому рівні, оскільки останній є доволі цілісною системою. Якщо ми говоримо, що «болить голова чи зуб» або «хвора печінка», то це відбивається на поведінці всього організму.

Індикаторами можуть бути ознаки чи властивості, які відображають *рівні дослідження живого (молекулярний, клітинний, організмівий, популяційний, ценотичний, екосистемний і далі до біосферного)*.

Залежно від того, на якому рівні вибрано індикатор, простежуються ознаки його дії (Arndt, 1992) (табл. 1.1).

1.3. Методи і шкали біоіндикації

Т А Б Л И Ц Я 1.1. Співвідношення між рівнями індикатора, характером і часом прояву індикаторних ознак

Екосистема	Реакція на стреси не помітна або не прослідковується	Ранні та незначні реакції, вилугування магнію, зміна чисельності популяцій	Зміна популяцій, видів, політанти акумулюються в надлишку, в мінеральних циклах, у продукції
Організм	Хлорози, некрози, ефекти змін газообміну	Хлорози, некрози, втрата листків, морфологічні зміни (терати), акумуляція політанти	Зменшення врожаю, втрата листків, загибель організмів
Клітина	Зміна активності ензимів	Зміни активності ензимів і концентрації метаболітів	Зміна метаболізму з анаболічного до катаболічного, зміни в енергетиці та окисно-відновних процесах

Години та дні

Дні й тижні

Місяці та роки

Шкала часу

Отже, рівні дослідження між індикатором та індикатором можуть не збігатись, але перехід від одного до іншого рівня індикатора супроводжується зміною індикатора. Інакше кажучи, один і той самий індикатор не можна використовувати для оцінки факторів, що характеризують різні рівні організації систем.

1.3. МЕТОДИ І ШКАЛИ БІОІНДИКАЦІЇ

1.3.1. Основні методи біоіндикації

Методи відіграють першочергову роль у науці. Відомий ботанік Огюст Декандоль писав, що методи дослідження — це те, що характеризує суть науки в кожному епоху і що найбільше визначає її прогрес.

У багатьох працях власне біоіндикацію визначають як метод, суттю якого є оцінка екосистем або виявлення їх забруднення, антропогенного навантаження, порушення, що викликають відповідну реакцію живих організмів, угруповань чи їх ознак.

Проте якщо оцінювати всю сферу біоіндикації, то у ній застосовують різноманітні методи. При цьому використовують біоіндикатори різного рівня. З одного боку, індикаторами слугують організми чи їх окремі органи, з іншого — популяції та угруповання. У зв'язку з цим говорити про біоіндикацію як один метод некоректно.

Методика біоіндикації — це система процедур, прийомів, оцінок біологічних ознак, які дають змогу охарактеризувати навколишнє середовище чи його компоненти і на цій основі створити певні моделі, прогнози (рис. 1.4). Разом з тим, як зазначено вище, біоіндикація вже давно вийшла за межі власне методики, а розглядається як наукова дисципліна.

Аналізуючи власне методи біоіндикації, ми можемо по-різному їх згрупувати. Насамперед їх можна поділити на польові та камеральні. До *польових* належить відбір відповідних матеріалів і зразків, який, з одного боку, має

Р о з д і л 1. Основи та методи біоіндикації

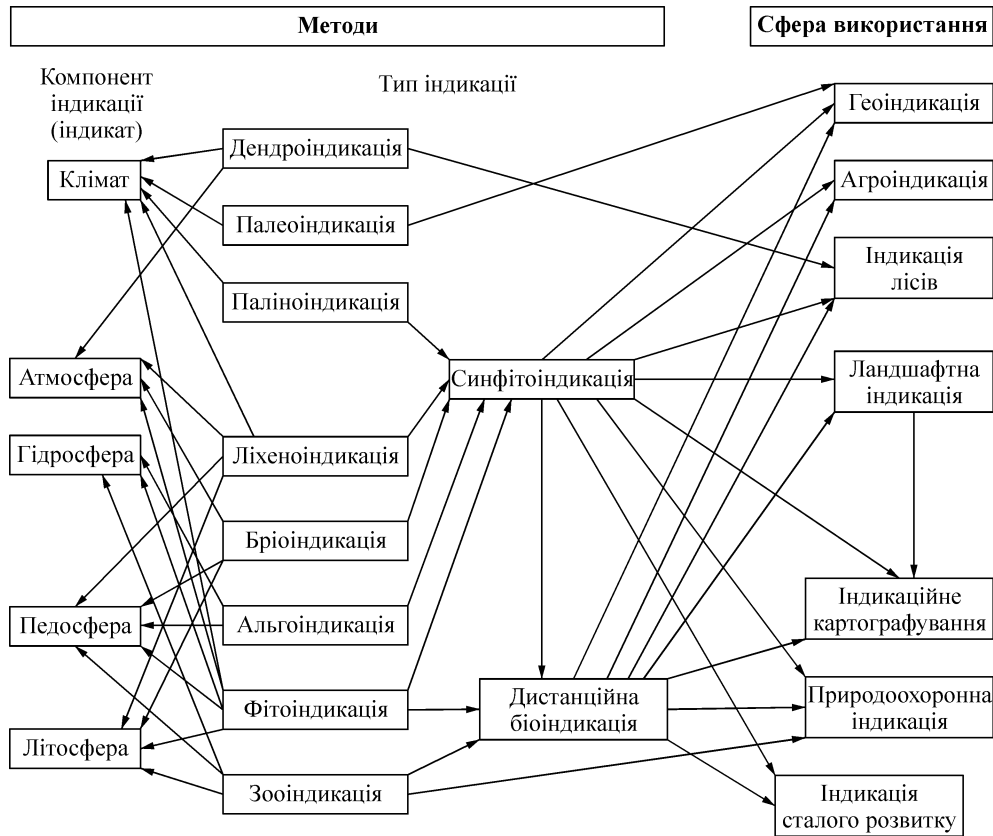


Рис. 1.4. Основні методи біоіндикації та сфери їх використання

відповідати певним стандартам (наприклад, статистичний відбір), відпрацьованим у межах цих дисциплін, а з іншого — бути цілеспрямованим відповідно до кінцевої мети біоіндикації.

Залежно від того, на якому рівні організації аналізуються індикаторні ознаки, їх можна об'єднати у три групи: доорганізмівного рівня (морфологічні зміни окремих вегетативних або генеративних органів, кількісні показники пилку чи спор, зрізи стовбурів дерев тощо), популяційно-видового рівня (наявність певних таксономічних груп та їх кількісні показники) та ценотичного рівня (синфітоіндикація, ценоіндикація, ландшафтна індикація). Залежно від специфіки індикатора використовують відповідні методи, розроблені в межах певних наук, хоч операція індикації вносить свої корективи.

У таку схему не вкладається методика дистанційної біоіндикації, оскільки тут можуть аналізуватись як окремі ознаки на внутрішньоорганізмівному рівні, так і біоценози. Спільним у цьому є лише те, що таку оцінку здійснюють на значній віддалі від об'єкта.

Залежно від характеру оцінювання ознак методи можна розподілити на якісні та кількісні, за іншим підходом — на активні й пасивні і т. д.

1.3. Методи і шкали біоіндикації

До камеральних методів належать способи обробки інформації, що залежать від рівня розвитку відповідної науки. У будь-якому разі більшість із них ґрунтується на статистичній обробці даних, для якої існують відповідні програми ЕОМ, методика ординації, кластерного аналізу, головних компонент, побудови денрограм, гістограм тощо. Окрема група — методи прогнозування.

Особливо слід звернути увагу на методичні аспекти використання індексів і шкал, якими оперують в біоіндикації. На сьогодні, наприклад, для оцінювання забруднення водойм застосовують кілька десятків індексів, для фітоіндикаційної оцінки екологічних факторів використовують різні шкали, у зв'язку з чим виникає проблема їх уніфікації, що є окремим напрямом розвитку біоіндикації.

1.3.2. Поняття про шкали та їх типи

Для оцінки екологічних факторів, таких як кліматичні або едафічні, застосовують фітоіндикаційні шкали. Методика їх побудови базується на тому принципі, що кожен вид флори може зростати лише у певному діапазоні екологічних умов, обмежених максимальним і мінімальним значеннями фактора, і завдяки цьому розглядатись як індикатор умов середовища.

Нині існує багато шкал, які дають або характеристику екоморфи за допомогою порядкового номера режиму в шкалі фактора (однозначні виміри), або амплітуду толерантності видів, охарактеризовану її крайніми значеннями (двозначні виміри). Найповніші фітоіндикаційні шкали опубліковано у спеціальних монографіях (Раменский и др., 1956; Экологическая оценка ..., 1965; Zólyomi et al., 1966; Цаценкин, 1967, 1970; Цаценкин, Касач, 1970; Landolt, 1972; Цаценкин и др., 1974; Цыганов, 1978, 1983; Ellenberg, 1979; Zarzycki, 1984; Frank, Klotz, 1990). Загальну характеристику цих шкал наведено в табл. 1.2.

Т А Б Л И Ц Я 1.2. Загальна кількісна оцінка екологічних шкал, бали

Автор	Екологічний фактор													
	<i>Hd</i>	<i>fH</i>	<i>Tr</i>	<i>Rc</i>	<i>Nt</i>	<i>Gm</i>	<i>Ae</i>	<i>Tm</i>	<i>Om</i>	<i>Kn</i>	<i>Cr</i>	<i>Lc</i>	<i>Dg</i>	<i>Ca</i>
Г. Елленберг	12	—	3	9	9	—	—	9	—	9	—	9	—	—
Е. Ландольт	5	4	2	5	5	5	5	5	—	5	—	5	—	—
Б. Зойомі	11	—	—	6	—	—	—	7	—	2	—	—	—	—
Д. Франк і С. Клотц	12	2	3	9	9	—	—	9	—	9	—	9	—	—
К. Жажицький	6	—	3	6	5	5	5	5	—	5	—	5	—	—
Д.М. Цыганов*	23	11	19	13	11	—	—	17	15	15	15	9	—	—
Л.Г. Раменський*	120	20	30	—	—	—	10	—	—	—	—	—	10	—
І.А. Цаценкін*	120	—	30	—	—	—	—	—	—	—	—	—	10	—
Я.П. Дідух, П.Г. Плюта*	23	11	19	13	11	11	15	17	23	17	15	9	—	13

П р и м і т к а. *Hd* — зволоження ґрунту; *fH* — його змінність; *Tr* — узагальнений сольовий режим; *Rc* — кислотність; *Nt* — вміст мінерального азоту; *Gm* — вміст гумусу, органічних речовин; *Ae* — аерація ґрунту; *Tm* — термоклімат; *Om* — омброклімат; *Kn* — континентальність клімату; *Cr* — ґріоклімат; *Lc* — освітленість у ценозі; *Dg* — пасовишна дигресія; *Ca* — вміст карбонатів у ґрунті. Зірочкою позначено шкали, в яких відображено амплітуду фактора.

Згідно з даними табл. 1.2, крім різних принципів побудови шкали різних авторів містять ще й неоднакову кількість ступенів. Звідси виникає питання як про можливість порівняння шкал, так і про ціну одного бала у шкалах різних авторів. Це потребує окремого розгляду типізації та математичних маніпуляцій зі шкалами.

У точному значенні шкала — це правило, за яким кожному емпіричному об'єкту присвоюють певний математичний об'єкт (зазвичай число або символ). Існує кілька типів шкал, які більш чи менш поширені в біологічних науках.

Шкали найменувань — єдині з точністю до взаємно однозначних перетворень. Сама їх назва вказує на те, що шкальні значення в цьому разі відіграють роль лише назв класів еквівалентності. Прикладом подібних шкал можуть бути номери квартир у будинку, гравців у спортивній команді, автомобілів тощо. Г. Елленберг запропонував шкалу біоморф, у якій кожній біоморфі відповідає певний літерний символ (P — дерева, N — куші, Z — кушики, C — напівкуші і т. д.). Зрозуміло, що над цими шкалами не можна здійснювати жодних математичних операцій, крім підрахунку кількості біоморф.

Шкали порядку застосовують до таких об'єктів або явищ, елементи яких можна пронумерувати в порядку їх наростання, а саме це наростання є нерівномірним (нелінійним). Одиницями виміру в них, як правило, є бали, іноді використовують літерні символи. Прикладом є шкала рясності Друде, в якій рослини характеризуються таким чином: soc — змикаються надземними частинами; cop_3 — дуже рясні; cop_2 — рясні; cop_1 — досить рясні; sp — розріджені; sol — одиничні. Деякі дослідники ступінь sp поділяли на два — sp_1 і sp_2 , інші виділяли ступені rr — дуже розріджені рослини і un — рослини, які трапляються в єдиному екземплярі. Шкалами порядку є також шкала сили вітру Бофорта, сейсмічна шкала, шкала твердості мінералів Мооса, спортивні, шкільні, психологічні оцінки тощо.

Майже завжди можна знайти приблизно абсолютні оцінки, які відповідають одиницям шкал порядку. Так, відносно шкали Друде О.О. Уранов (1935) вважав, що її ступеням рясності відповідають такі середні найменші віддалі між рослинами: cop_3 — не більше 20 см, cop_2 — 20—40, cop_1 — 40—100, sol — понад 150 см. У сейсмічній шкалі мірою загальної енергії хвиль слугує амплітуда зміщення часточок ґрунту. У нотному ряду висота звуку нарастає паралельно з його частотою, хоч і нелінійно.

Безперечно, більшість шкал порядку, наприклад шкала рясності Друде, дає лише загальні безмасштабні, нерідко суб'єктивні оцінки. Вона дає змогу розподілити рослини на декілька груп, відмінних за рясністю. До цього слід додати, що хоч ця шкала має відбивати лише чисельність виду, дослідник мимоволі бере до уваги і розміри особин, даючи більшим рослинам за тієї самої чисельності вищі оцінки рясності, тоді як сейсмічні шкали або нотний ряд є набагато суворішими (людина з розвиненим слухом завжди оцінить висоту звуку та його силу).

Однією з переваг таких шкал є мала кількість ступенів. Так, за 3—5 ступенів розходження у визначенні рясності будуть невеликі або навіть від-

1.3. Методи і шкали біоіндикації

сутні, а за 10—12 і більше розходження у належності тієї чи іншої рослини до того або іншого ступеня рясності можуть бути досить значними. Меншою мірою це стосується шкали звукоряду і зовсім не стосується шкал сили вітру чи сили землетрусу, у яких бал інтенсивності явища фіксують технічними засобами. Отже, шкали, які належать до того чи іншого типу, не є рівноцінними за точністю; серед них трапляються як значною мірою суб'єктивні й неточні (скажімо, шкала естетичної оцінки пейзажу (Рожков, 1978)), так і точніші (шкала рясності Друде або численні шкали ступенів рекреаційної дигресії). Деякі шкали цього типу, як сейсмічну чи сили вітру, за практичної необхідності цілком можна перевести в наступну категорію виду за точністю. Те саме стосується і шкали рясності, але в цьому разі довелося б вести підрахунки кількості рослин на значній площі, що зробило б цю шкалу практично непридатною. Тут, поступившись у точності, дослідник виграє у часі, тому шкалу рясності застосовують під час маршрутних досліджень, коли точніші, але трудомісткі методи нераціональні.

Шкали інтервалів використовують для вимірювання температури, часу, положення точки на прямій тощо, де є точка відліку.

Шкали відношень слугують для вимірювання всіх екстенсивних властивостей (довжини, площі, ваги, об'єму, сили, маси та ін.).

До вимірів, виконаних за останніми двома типами шкал, можна застосовувати всі можливі математичні операції (додавання, віднімання, множення тощо) і методи статистичного аналізу. До шкал найменувань або порядків коректно використовувати лише деякі методи варіаційної статистики, тому що вони не є адитивними, тобто не допускають емпіричну операцію додавання. Більшість же геометричних і фізичних властивостей є адитивними (довжина, маса, площа, швидкість, температура та ін.). Усі властивості адитивного типу вимірюють у шкалах відношень.

Кожному кваліфікованому вченому відомо, що між згаданими типами шкал немає якоїсь «китайської стіни». Від шкал порядку, створених для вимірювання того чи іншого явища, можна прийти до шкал відношень поступовим їх розвитком і удосконаленням. Для ілюстрації наведемо методи визначення проективного покриття.

Відомо, що проективне покриття — це відношення площі проекції наземних частин рослин (за винятком просвітів між листям і гіллям) до загальної площі ділянки, для встановлення якої використовують кілька типів шкал. До шкал порядку належить метод визначення цього параметра з використанням словесної характеристики: незначне, високе, значне проективне покриття.

Як приклад, можна навести шкалу Гульта—Сернандера, градації ступеня проективного покриття якої зростають у геометричній прогресії (Воронів, 1973): 1 — до 6,25; 2 — 6,25—12,5; 3 — 12,5—25,0; 4 — 25—50; 5 — 50—100 %.

Значного поширення в континентальній Європі набула система балів, опрацьована Браун-Бланке (1964). При цьому менші бали відповідають різному поєднанню рясностей і покриття, а вищі — різним ступеням покриття: + — трапляються зрідка, ступінь покриття мізерний; 1 — особин багато, але ступінь покриття менший або особини розріджені, проте покрит-

тя велике; 2 — особин багато, ступінь проективного покриття $1/10-1/4$; 3 — будь-яка кількість особин, ступінь покриття $1/4-1/2$; 4 — будь-яка кількість особин, ступінь покриття $1/2-3/4$; 5 — будь-яка кількість особин, ступінь покриття понад $3/4$ площі.

Нарешті найпоширенішою шкалою, яка має 10 градацій ступеня проективного покриття, є така: 10, 20, 30, 40, 50, 60, 70, 80, 90, 100 %. Їй слід надавати перевагу, оскільки тут усі ступені є рівноцінними. Точність визначення проективного покриття залежить від використовуваної методики: окомірної або інструментальної (Раменский, 1966; Грейг-Смит, 1967) і може досягати кількох десятих відсотка.

Таким чином, наведені приклади засвідчують, що оцінку одного й того самого явища чи фактора можна здійснювати з використанням шкал, які належать до різних типів — від шкал порядків до шкал відношень.

Доволі часто в екології, біології та інших науках шкали поділяють на кількісні та якісні. Мається на увазі, що останні дають словесну характеристику об'єкта чи явища, а перші — кількісну. При цьому положення про перехід якості в кількість є тривіальним, що було показано вище. У процесі удосконалення якісних шкал вони поступово наповнюються кількісними характеристиками і досягають такого розвитку, що між ними важко провести межу. Можна вважати, що коли якісна шкала досягає такого рівня, за якою кількісне наповнення її ступенів стає рівноцінним, вона стає кількісною і переходить до типу шкал й інтервалів або навіть відношень. Розглянемо цю ситуацію на прикладі фітоіндикаційних шкал вологості ґрунту.

Відому шкалу вологості ґрунтів розробив П.С. Погребняк (1955). У ній ступені вологості оцінюють шістьма балами: 0 — дуже сухі ґрунти; 1 — сухі; 2 — свіжі; 3 — вологі; 4 — сирі; 5 — мокрі. Вона належить до шкал порядку; її точність влаштовує лісників-практиків лісової зони і за 60 років існування вона зазнала лише деяких незначних удосконалень, що стосуються виділення проміжних і крайніх градацій.

Одночасно універсальнішу шкалу екологічної оцінки зволоження екоотопів опрацював Л.Г. Раменський (1956). У ній враховані всі можливі в природі градації фактора — від пустельного до водоймищного режиму зволоження; шкала містить 120 ступенів (балів), розбитих на 12 класів зволоження. До речі, Л.Г. Раменському часто закидали уявну точність його шкали, ніби шкали, які складаються з 3, 5 або 8 ступенів, є точнішими. Проте кількість ступенів у шкалах Раменського визначається реакцією рослинності на той чи інший фактор (Самойлов, 1986), а не бажанням автора. Методика виділення ступенів логічна і чітка. Фітоіндикаційні шкали ґрунтуються на побудованих Л.Г. Раменським екологічних рядах рослинності за градаціями екологічних факторів. Суть методики полягає у визначенні функціонального середнього групи об'єктів (описів). У її межах амплітуда факторів, які визначають властивості об'єктів, настільки вузька, що їх вплив виражений монотонними кривими, близькими до прямої, без максимумів або мінімумів (у певному діапазоні умов). За цієї умови середнє групи визначають її медіаною, яка близька або збігається з середньою арифметичною.

1.3. Методи і шкали біоіндикації

З великої кількості описів рослинного покриву, які по можливості повно, широко і рівномірно охоплюють усю різноманітність умов станів рослинності, виділяють 3—4 групи, без сумніву, різко відмінних за тим фактором, за яким будується екологічний ряд. Наприклад, у ряду зволоження Л.Г. Раменський виділив три групи описів, що легко розрізняються і характеризують сухі, вологі й сирі луки. До кожної з цих груп належать лише ті описи рослинності, щодо яких не виникає жодних сумнівів, що одні з них відбивають сухіші, інші — вологіші або сиріші місцезростання. Усі сумнівні щодо приналежності описів відхиляються. Отримані середні значення утворюють вихідний ряд, який поки що складається з трьох ланок. Ці три середніх описи є опорними, вони різко відмінні за зволоженням і приблизно рівні за іншими факторами. У цьому разі з більшою чи меншою повнотою виконується вимога індуктивного методу — варіювання одного фактора за рівності інших. До речі, цей підхід широко пропагував Г.М. Висоцький (метод ізотопів) і разом з П.С. Погребняком поклав його в основу порівняльної екології.

Далі описи, що залишились, попарно порівнюють з трьома опорними. Таким чином формуються дві проміжні й дві крайні групи (сухіші — виділеної сухої групи і вологіші — виділеної раніше вологої); загальна їх кількість досягає 7. У кожній із груп знову визначають два «полюси» (сухіші й вологіші), виводять їх середні й отримують ще подрібленіший ряд із 15 ступенів. Далі ці операції повторюють до меж, які допускаються оброблюваним матеріалом. На цьому подрібленні ряду закінчується. Таку саму процедуру здійснюють і під час побудови рядів за іншими факторами.

Отже, згідно з методикою Раменського, отримуємо спеціалізовані (однофакторні) екологічні ряди рослинного покриву: ряд зволоження (120 ступенів), багатства-засолення ґрунту (30), змінності зволоження (20), алювіальності (10), пасовищної дигресії (10), висотності (23 ступеня).

Для складання рядів Л.Г. Раменський та його послідовники використали кілька десятків тисяч описів, тобто на кожен ступінь шкали припадало кількості описів. На їх основі було складено фітоіндикаційні екологічні шкали, у яких вид характеризувався мінімумом і максимумом фактора, що встановлювались за появою та зникненням виду в описах за різних значень його рясності—покриття.

Зрозуміло, що кількість ступенів у тій чи іншій шкалі зумовлена роздільною здатністю методу: ступені виділяються доти, доки дослідник може побачити між ними різницю, яка відбивається в параметрах рослинного покриву (наявності виду, його рясності—покриття тощо).

Чи можна вважати рівновеликими інтервали умов і стану рослинності між суміжними ступенями кожного екологічного ряду? На думку Л.Г. Раменського (1956), ці інтервали можуть бути близькими в середній частині екологічних рядів (у мезофітних умовах) і стають ширшими в кінці ряду внаслідок меншої чутливості рослинних угруповань до зміни умов у суворіших обставинах.

Наведемо такий приклад. Якщо взяти довільну вибірку з 500 осіб, то їх зріст буде коливатись у межах 150—200 см, а варіаційний ряд частот буде підлягати закону нормальної кривої. Поставивши усіх цих людей за висо-

тою, отримаємо, що у середині ряду різниця зросту буде становити 0,0—0,2 см, а на кінцях у зв'язку зі зменшенням частот вона може досягти 1—2 см. Операція ранжування, а потім розбивання на класи висот цілком можлива і не викликає формальних заперечень.

У теорії вимірів відомий метод ледь подібних відмінностей (Пфанцагль, 1976). Суть його полягає в тому, що для кожного прояву a треба підібрати прояв a' , який переважав би a на ледь помітну величину. Ідея вважати всі ледь помітні відмінності суб'єктивно рівними і використати їх як основу для побудови суб'єктивної шкали належить Г.Т. Фехнеру (Fechner, 1860. — Цит. за: І. Пфанцагль, 1976).

Отже, рівновеликість середніх інтервалів фітоіндикаційних рядів Л.Г. Раменського була раніше доведена математично, тобто його методика виділення ступенів, описана вище, є математично коректною. Вищезазначене стосується також інших екологічних шкал і рядів, які ґрунтуються на методі ледь помітних відмінностей. Це свідчить про те, що такі шкали належать або близькі до шкал інтервалів чи навіть відношень. Детальніше у цьому аспекті шкали, які ми використовуємо, будуть охарактеризовані у підрозділі 1.3.3.

Експериментальна перевірка шкал показала, що дані фізико-хімічних вимірів відображають статичний стан середовища, тоді як у рослинності відбивається його динаміка і режими екологічних факторів. Фітоіндикаційна методика характеристики екологічних умов має безсумнівні переваги в тому, що рослинність сприймає середовище в своїй природній шкалі (Миркин, Розенберг, 1978).

Як вказує Д.М. Циганов (1983), екологічні шкали є фітомірами якісного та кількісного станів екологічного середовища. Кожна їх градація відповідає певному динамічно рівноважному стану середовища стосовно того чи іншого фактора. Щодо уявлень про нечіткість і невизначеність зв'язку рослинності з умовами середовища, то, з одного боку, єдиним їх джерелом є нечіткість і розпливчастість наших уявлень про вимогливість рослинності як до середовища загалом, так і до режимів окремих факторів, а з іншого — неекологічність наших оцінок параметрів і станів безпосередньо абіотичного середовища.

1.3.3. Порівняння шкал та їх уніфікація

У процесі вирішення багатьох наукових і господарських питань виникає необхідність визначення екологічних умов, що часто здійснюють з використанням фітоіндикаційних шкал. Як зазначено в підрозділі 1.1.3, розроблено чимало екологічних шкал за різними екологічними факторами. Над ними працювало багато авторів у різних країнах і регіонах — Західній і Східній Європі, Середній Азії, Сибіру, на Кавказі, Далекому Сході.

Фітоіндикаційні шкали застосовують для вирішення таких питань, як екологічна оцінка земель за складом рослинності (Сорокина, 1953; Раменский и др., 1956; Соболев, 1962, 1975; Цаценкин, 1967, 1970; Экологическая оценка ..., 1968; Цаценкин, Касач, 1970; Преображенская, 1974; Цаценкин и др., 1974), виявлення зв'язків між рослинним покривом і умовами екотопу, елементами рельєфу тощо (Прижуков, 1962; Дмитриева, Савчен-

1.3. Методи і шкали біоіндикації

ко, 1975; Утехин, 1977; Slobodda, 1978; Jurko, 1984, 1986; Булохов, 1986; Федорчук, 1987; Маслов, 1988; Дидух, Плюта, 1991; Дидух и др., 1991a), між рослинним покривом і тваринним світом (Панфилов, 1962; Ходашова, 1962). Багато праць присвячено застосуванню фітоіндикаційних шкал у лісовій типології (Zlatnik, 1963; Ипатов, 1964; Ипатов, Тархова, 1969; Ambros, 1975; Савельева, 1988). Більшість авторів, які використовували фітоіндикаційні шкали, зазначає їх високу результативність під час ординації та класифікації рослинності (Казанская, Утехин, 1971; Санникова, 1972; Балашов, Парохонская, 1974; Федорчук, 1976; Работнов, 1979; Зубарева, 1983; Сабуров, 1984; Самойлов, 1986).

Фітоіндикаційні шкали, як правило, створюються на регіональному матеріалі, тому іноді вважають, що ними небажано користуватись на іншій території, яка лежить поза межами району їх складання. Проте очевидно, що кожна регіональна шкала відбиває об'єктивну реальність, яка подається у вигляді амплітуди толерантності видів. Зрозуміло, що вона може бути дещо відмінною для місцезростань інших регіонів. Методична праця Ю.І. Самойлова (1973) переконливо показує, що твердження про регіональне значення шкал є справедливим, але не в тій мірі, як вважали деякі дослідники (Работнов, 1958). Порівняння Ю.І. Самойловим екологічних шкал вологості ґрунту Л.Г. Раменського, Г. Елленберга, Р. Гундта та Е. Кнаппа не дає підстав для тверджень про їх несумісність. Навпаки, Ю.І. Самойлов переконливо довів, що апріорні висловлювання про необхідність використання лише регіональних шкал значною мірою помилкові; можна з однаковим успіхом застосовувати будь-яку з проаналізованих шкал.

Для фітоіндикації особливо важливим є знання меж толерантності видів до тих або інших факторів, тобто діапазон між екологічним мінімумом і максимумом. Здається очевидним, що накладання регіональних шкал, які складені в різних частинах ареалу цього виду і зведені до одного масштабу, дають змогу визначити повний діапазон толерантності на основі відбору мінімального та максимального значень фактора з усіх шкал, які містять дані про цей вид. У цьому разі можна буде отримати повну екологічну амплітуду виду, тобто із суми регіональних шкал вивести одну універсальну (узагальнену).

На перший погляд це просте завдання розв'язати досить важко в повному обсязі через низку причин. До них належать відмінності у складанні фітоіндикаційних шкал, їх масштабах і принципах побудови. Причиною значних відмінностей шкал може бути недостатня повнота охоплення всіх можливих у природі режимів того чи іншого фактора, що, як правило, викликано відсутністю певних типів екотопів у регіоні, для якого склали шкалу; неоднакова кількість ступенів (балів) в однойменних шкалах різних авторів; різна ціна одного ступеня (бала) не лише у різних авторів, а й у межах однієї шкали; різна спрямованість шкал (в одному випадку від більшої інтенсивності фактора до меншої, в іншому — навпаки); незбіг списків видів-індикаторів; різне розуміння обсягів таксономічних одиниць (видів), що відбивається на їх екологічній характеристиці.

Досить складно порівнювати й такі шкали, в одній з яких характеристику виду подано у вигляді його екологічної амплітуди (Раменський, Цаценкін,

Циганов), а в іншій — її середньою характеристикою, або медіаною, чи модою відносно повного діапазону режимів цього фактора (Елленберг, Ландольт, Зойомі та ін.). Ю.І. Самойлов (1973) здійснив таке порівняння, взявши за основу базову шкалу вологості ґрунту Раменського. У той час вибір такої базової шкали був виправданим, оскільки у шкал Раменського перед іншими є перевага, яка полягає в охопленні ними ширшого діапазону режимів зволоження і активного багатства ґрунту. Згодом Д.М. Циганов (1976, 1983) запропонував шкали за десятьма провідними екологічними факторами, значення показників яких охоплюють всі можливі в природі режими: кліматичні (термоклімат, омброрежим, континентальність, кріорежим), едафічні (узгалньений сольовий режим, азотний, кислотний режими, режим зволоження ґрунту та його змінності) і ценотичні (освітленість). Перевагою їх перед шкалами Раменського є менша кількість ступенів і охоплення більшої кількості прямодійних факторів. У зв'язку з цим як базові ми брали переважно шкали Циганова, а потім в їх розмірностях виражали шкали інших авторів. Обробкою був охоплений весь масив даних, відомий в літературі. Слід підкреслити, що раніше така робота була нездійсненна через відсутність необхідної обчислювальної техніки, оскільки для виконання поставленого завдання необхідно накопичення, зберігання і обробка значних об'ємів інформації.

Для вирішення цих питань було використано створену в Інституті ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України реляційну базу даних еколого-фітоценотичної інформації про види флори України (Дідух та ін., 1991б; Didukh, 2011), в якій міститься також екологічна характеристика видів, здійснена за фітоіндикаційними шкалами.

Скориставшись програмами, розробленими для ЕОМ, ми провели парне порівняння шкал за низкою факторів. Зрозуміло, що взаємооднозначне перетворення однієї шкали в іншу, базову, або навпаки, можливе лише у разі їх повної узгодженості. В іншому разі, тобто коли не існує взаємооднозначного зв'язку між характеристиками виду в обох шкалах, їх порівняння можна здійснити лише за спільними видами, що є і в першій, і в другій шкалах. Таким чином визначають можливі значення базової шкали, які відповідають деяким значенням шкали, з якого проводять порівняння.

Процес порівняння шкал полягав у такому. Фіксували усі види, що містили деякий бал у шкалі, з якого проводилось порівняння, а потім інтегрувались значення амплітуд толерантності цих самих видів у базовій шкалі Циганова. Подальша робота полягала у статистичному аналізі отриманих кривих розподілу. В табл. 1.3 наведено

Т А Б Л И Ц Я 1.3. Розподіл амплітуд толерантності видів, оцінених балом 8 у шкалі кислотності ґрунту Елленберга, у розмірності 13-бальної амплітудної шкали Циганова

Ступінь базової шкали Циганова	Кількість спільних видів, екз.	Можливість
1	5	0,02
2	5	0,02
3	6	0,03
4	7	0,03
5	24	0,11
6	28	0,13
7	224	1,00
8	222	0,99
9	222	0,99
10	221	0,99
11	221	0,99
12	54	0,24
13	47	0,21

1.3. Методи і шкали біоіндикації

приклад такого розподілу. Видам, які охарактеризовані балом 8 у шкалі Елленберга, однаковою мірою можуть відповідати ступені 7—11 шкали Циганова, бо їх показники збігаються від 99 до 100 %, тобто майже повністю, а вище і нижче різко зменшуються (13 і 24 %).

Зазначимо, що порівняння шкал проводили із застосуванням понять і методів теорії можливостей, яка, на відміну від теорії ймовірностей, ґрунтується на ідеї нечітких множин (Дюбуа, Прад, 1990). Якщо ймовірність якоїсь оцінки повністю визначає ймовірність протилежної оцінки (тобто 0 або 1), то можливість якоїсь події і можливість протилежної події зв'язані не так жорстко, що найбільше підходить для порівняння шкал, в яких змодельовані суб'єктивні судження їх авторів про екологію видів. У цій ситуації поняття ймовірності виявляється менш гнучким, ніж поняття можливості.

В екологічних шкалах, які належать до типів шкал порядку (так званих якісних), характеристикам видів, як правило, властиві неточність і невизначеність. Як засвідчують дані табл. 1.3, оцінка виду в одній шкалі стає невизначеною в розмірностях іншої шкали. У зв'язку з цим під час порівняння шкал ми використовували апарат теорії можливостей, яка вдаліше відбиває всі аспекти суб'єктивного судження.

Умовою переходу з однієї шкали в іншу було обрано 50%-й рівень відповідності можливих оцінок ступенів однієї шкали за іншою, тобто такий, який обґрунтований більш ніж половиною спільних видів для цього екологічного ступеня. Великий обсяг залученої для обробки інформації мінімізував вплив випадкових помилок. Результати обробки представлені у вигляді графіків, які наочно демонструють можливість переходу від однієї шкали до іншої.

Порівнюючи шкали Раменського і Цаценкіна, які деталізували амплітуди толерантності видів залежно від їх покриття—рясності порівняно з базовою (Циганова), ми використовували максимальну амплітуду, що відповідає оцінці покриття—рясності «одично» (менше 1 %).

Праворуч на градієнтах, наведених на рис. 1.5 у вигляді діаграм, представлено кількість спільних видів для кожного ступеня. Якщо вона була менше 20, то ці дані (вертикальна вісь графіка) не враховували через їх сумнівність. Для шкали Раменського, наприклад, це відповідає як низькому зволоженню (8 балів і нижче), так і високому його рівню (110 балів і вище). Не порівнювались і ті шкали, що мають менше чотирьох ступенів.

Суцільними лініями на графіках окреслені інтервали переходу від однієї шкали до іншої 95%-ї можливості, штриховими — 75, пунктирними — 50%-ї.

Отже, певному балу зволоження ґрунту на осі ординат відповідає більший або менший інтервал зволоження базової шкали (вісь абсцис) (рис. 1.5, *a*). Для визначення області переходу від одної шкали до іншої треба від відповідного значення осі ординат провести лінію, паралельну осі абсцис. Опустивши на графіку від місця перетину з суцільними лініями перпендикуляр на вісь абсцис, отримаємо в балах базової шкали межі переходу з 95%-ю ймовірністю, зі штриховими — 75, з пунктирними — 50%-ю.

Згідно з даними рис. 1.5, *a*, зі збільшенням кількості залучених для порівняння видів інтервал переходу між шкалами зменшується. Особливо

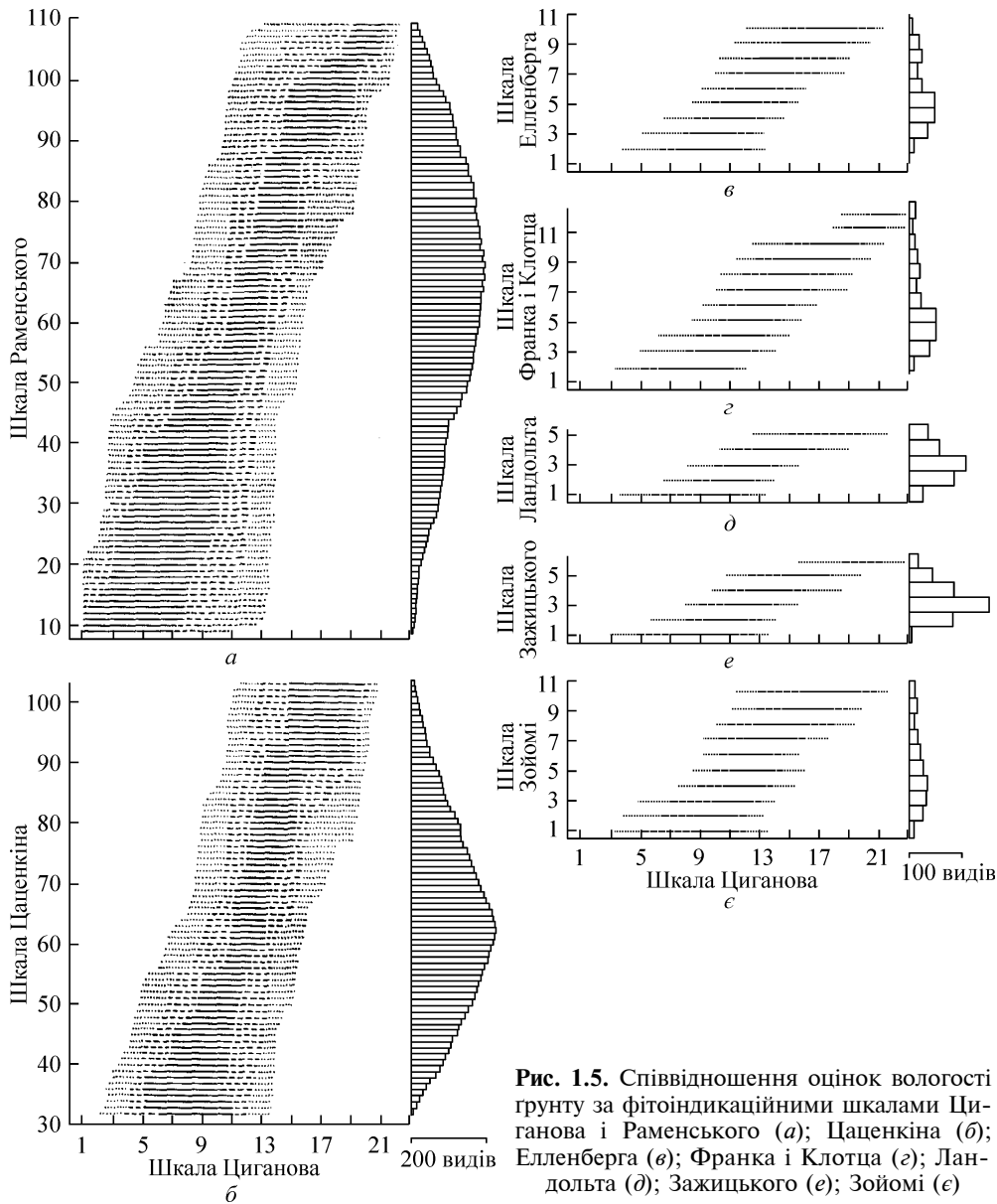


Рис. 1.5. Співвідношення оцінок вологості ґрунту за фітоіндикаційними шкалами Циганова і Раменського (а); Цаценкіна (б); Елленберга (в); Франка і Клотца (г); Ландольта (д); Зажицького (е); Зойомі (е)

це характерно для середньої частини шкали — від 0 до 17 (за Цигановим) і від 47 до 87 балів (за Раменським), тобто від лучно-степового до болотно-лісоручного типу зволоження, у якому кількість спільних видів становить 320—483 для кожного ступеня.

На рис. 1.5, б наведено співвідношення шкал вологості ґрунту Циганова і Цаценкіна (для рослин Карпат і Балкан). Подібність рис. 1.5, а і 1.5, б виникає з однакової методичної основи побудови шкал, а незначна відмінність пояснюється регіональним характером шкал, що виявляється у різній

1.3. Методи і шкали біоіндикації

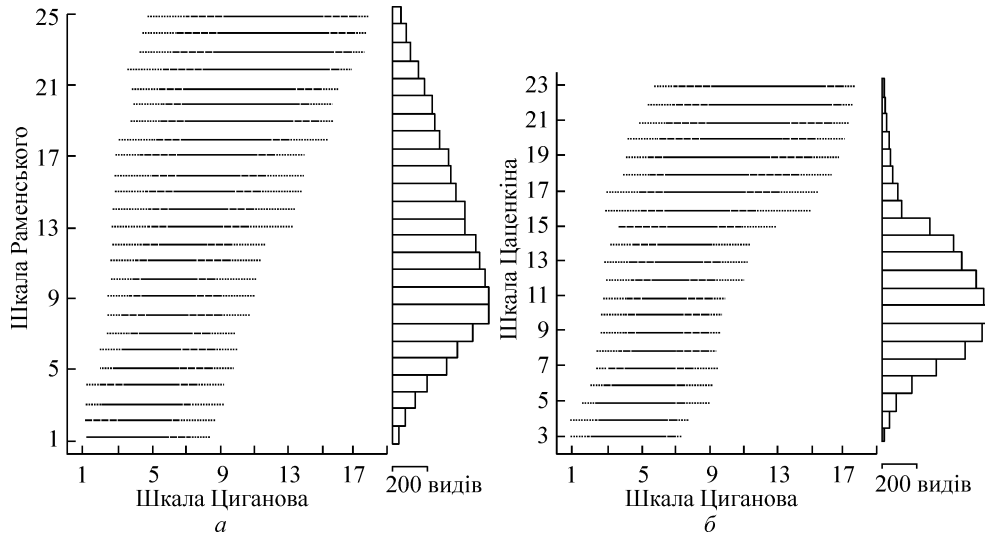


Рис. 1.6. Співвідношення оцінок загального сольового режиму за фітоіндикаційними шкалами Циганова і Раменського (а); Цаценкіна (б)

кількості спільних видів для відповідних ступенів, а також тим, що список спільних видів не збігається.

Якщо на рис. 1.5, а, б наведені результати порівняння шкал, які містять характеристику екологічних амплітуд (двозначні виміри — максимум і мінімум), то на наступних (рис. 1.5, в—є) на шкалу амплітуд (Циганова) спроектовані західноєвропейські шкали (однозначні). Їх своєрідність полягає в тому, що видам зазвичай дають однозначні бальні оцінки. Ці цифри, які, по суті, уособлюють порядкові номери режимів у шкалі фактора, є характеристикою екоморф. Принципової різниці між одно- і двозначним поданням інформації немає, крім того, що шкали амплітуд є інформативнішими.

На рис. 1.5, в—є наведено порівняння шкал вологості ґрунту Елленберга, Франка і Клотца, Ландольта, Зажицького, Зойомі з базовою. Загальна тенденція переходу і тут близька до лінійної, хоч однозначної відповідності між шкалами немає. Спостерігається значне перекриття інтервалів переходу з просуванням уздовж градієнта фактора.

Наводимо результати порівняння шкал загального сольового (рис. 1.6), кислотного (рис. 1.7) і азотного режимів ґрунтів (рис. 1.8), змінності їх зволоження (рис. 1.9), термічного режиму мікроклімату (рис. 1.10), освітленості (рис. 1.11). Зауважимо, що Д.М. Циганов використовував для характеристики терморезиму показник річної суми радіаційного балансу, а К. Зажицький і деякі інші автори — середньорічної температури повітря (рис. 1.10). Незважаючи на це, вважаємо порівняння цих шкал правомірним, оскільки, як відомо, між радіаційним балансом і температурою повітря існують тісні кореляційні зв'язки, що дають змогу, характеризуючи терморезим клімату, замінити один показник іншим (Константинов, Гойса,

Р о з д і л 1. Основи та методи біоіндикації

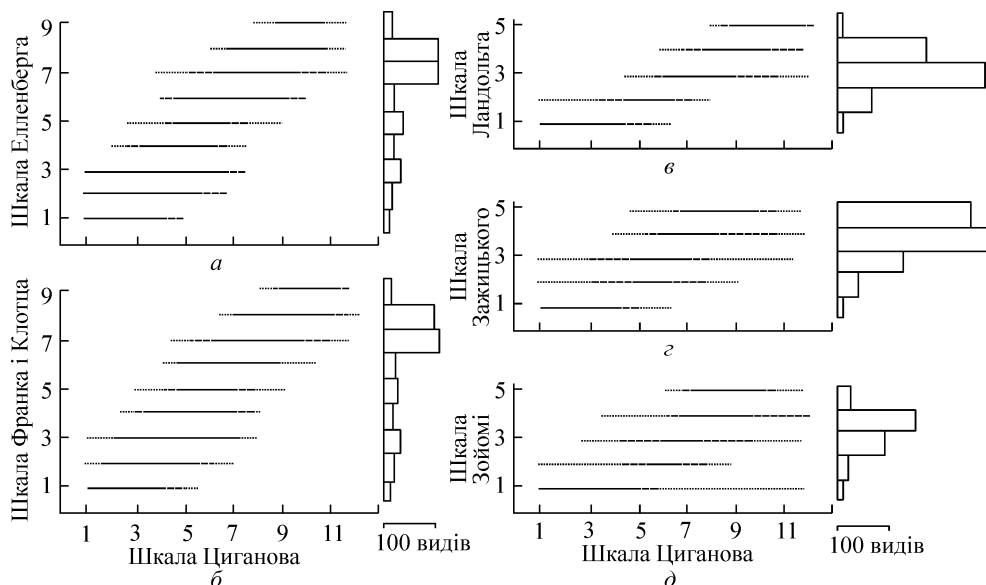


Рис. 1.7. Співвідношення оцінок кислотності ґрунтів за фітоіндикаційними шкалами Циганова і Елленберга (а); Франка і Клотца (б); Ландольта (в); Жажицького (г); Зойомі (д)

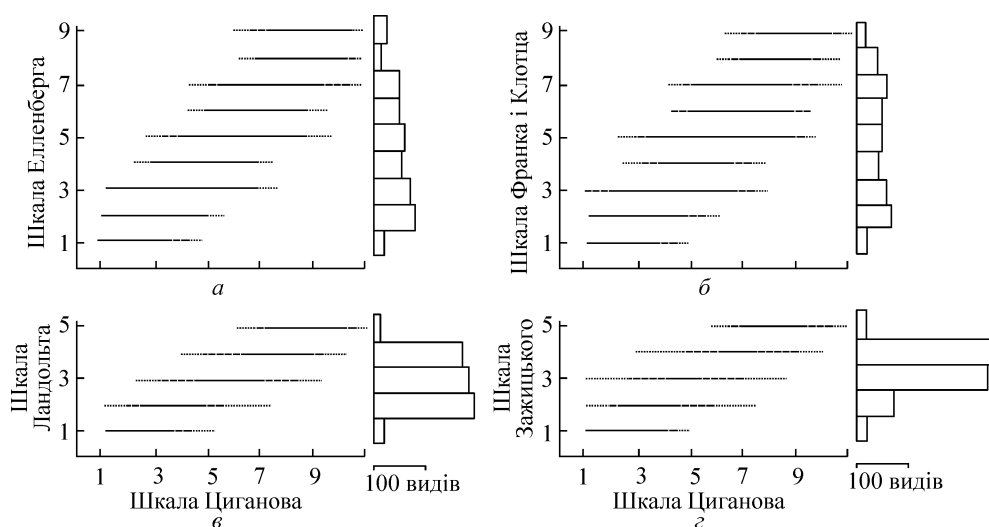


Рис. 1.8. Співвідношення оцінок вмісту мінерального азоту в ґрунті за фітоіндикаційними шкалами Циганова і Елленберга (а); Франка і Клотца (б); Ландольта (в); Жажицького (г)

1963). Інші шкали (едафічні) побудовані на однаковому методичному фундаменті визначення фактора, тому можливість їх порівняння не викликає сумнівів.

Згідно з даними, наведеними на рис. 1.5—1.11, здебільшого простежується досить близька до лінійної залежність між шкалами, що порівнюються.

1.3. Методи і шкали біоіндикації

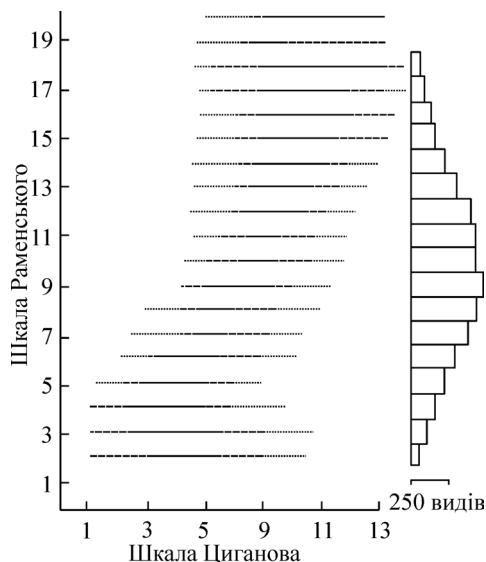
Рис. 1.9. Співвідношення оцінок змінності зволоження за фітоіндикаційними шкалами Циганова і Раменського

Це дає можливість вивести коефіцієнти кореляції r між значеннями ступенів шкали, з якою приводиться порівняння (y), значенням проекції центра діапазона 95%-ї можливості на вісь абсцис у базовій шкалі (x). Високі коефіцієнти кореляції дають можливість побудувати рівняння регресії. Наприклад, для шкали вологості ґрунту Раменського (рис. 1.5, а) $y = 6,76x - 16,29$; $r = 0,991$; для шкали загального сольового режиму Раменського (рис. 1.6, а) $y = 2,79x - 8,24$; $r = 0,981$; для шкал кислотності ґрунту Елленберга (рис. 1.7, а), Жажицького (рис. 1.7, з) і Зойомі (рис. 1.7, д) регресії відповідно матимуть такий вигляд: $y = 0,99x - 0,99$; $r = 0,996$; $y = 0,75x - 1,32$; $r = 0,992$; $y = 0,69x - 1,73$; $r = 0,901$.

Висока узгодженість деяких шкал між собою (наприклад, кислотності ґрунту Циганова і Елленберга, освітленості Елленберга і Франка та Клотца) може засвідчувати їх майже повну запозиченість.

Лінійність переходу від однієї шкали до іншої, особливо якщо їх автори працювали незалежно один від одного, дає змогу зробити деякі висновки. Л.Г. Раменський (1956) висловлював думки про те, що в середніх частинах екологічних рядів інтервали між сусідніми ступенями близькі, а в кінцях ряду, мабуть, збільшуються через меншу чутливість рослинних угруповань до зміни умов у суворіших обставинах. Проте матеріали порівняння шкал, які ми представили, показують близьку до лінійної взаємозалежності між шкалами різних авторів, складених із застосуванням різних підходів і в різних регіонах Євразії. Цей факт дає підстави для двох припущень: або всім шкалам, що порівнювались, однаковою мірою властивий недолік, визначений Л.Г. Раменським, або ширина інтервалу між сусідніми ступенями екологічних шкал практично однакова вздовж усього градієнта фактора. Останнє твердження є, очевидно, логічнішим.

Отже, результати порівняння шкал можуть слугувати непрямим підтвердженням рівновеликості інтервалів між ступенями фітоіндикаційних шкал, попри різну їх деталізацію (кількість ступенів). Ще раз підкреслимо, що це стосується тих шкал, між якими є лінійна залежність. Як було зазначено, базові шкали Циганова подають інформацію двома знаками, а західноєвропейські — одним. Це значно ускладнювало їх порівняння. Наведені рисунки (1.6—1.11) знімають це питання і можуть бути використані для переходу від однієї шкали до іншої. Ми емпірично встановили, що характеристика



Р о з д і л 1. Основи та методи біоіндикації

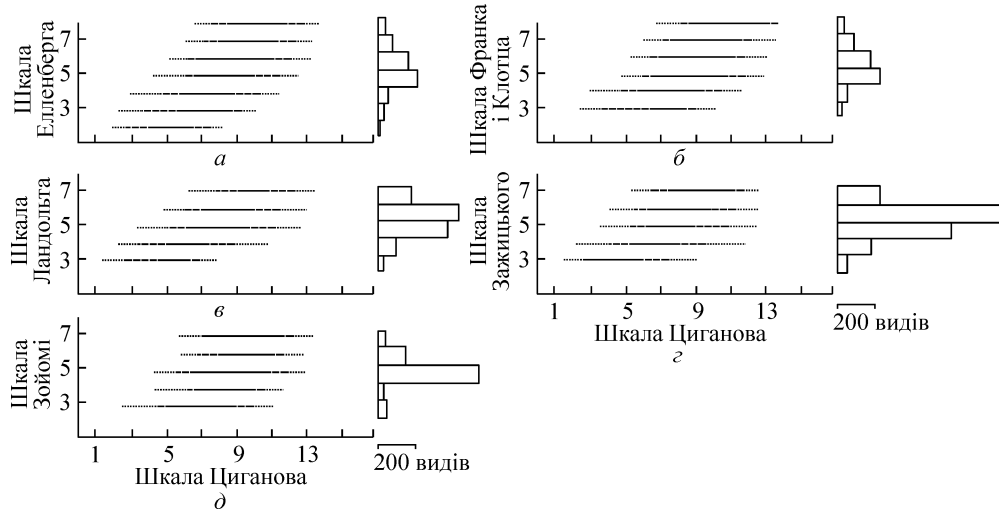


Рис. 1.10. Співвідношення оцінок термічного режиму мікроклімату за фітоіндикаційними шкалами Циганова і Елленберга (а); Франка і Клотца (б); Ландольта (в); Зажичького (г); Зойомі (д)

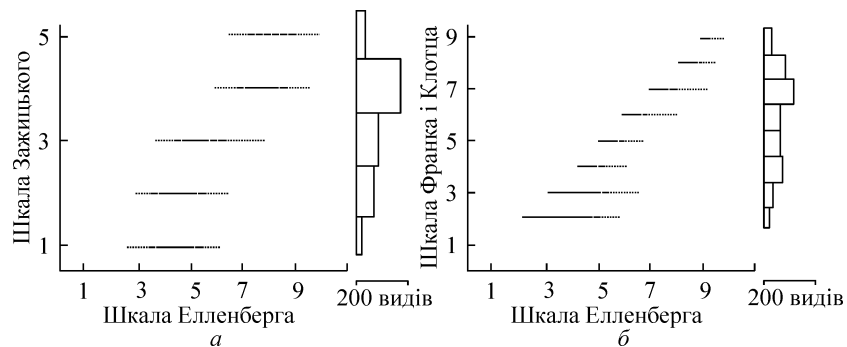


Рис. 1.11. Співвідношення оцінок освітленості в ценозі за фітоіндикаційними шкалами Елленберга і Зажичького (а); Франка і Клотца (б)

виду (ступінь, бал) зі шкали, з якою проводять порівняння, у разі переведення в терміни базової шкали буде приблизно дорівнювати межі 50%-ї можливості, розміщеної між пунктирними лініями. Наприклад, балу 4 на вертикальній осі відповідає амплітуда 1—9 на осі абсцис (рис. 1.6, а). З метою додаткового контролю отриманих результатів порівняння шкал методом випадкового відбору ми взяли кілька десятків видів із шкал різних авторів і охарактеризували їх амплітуди толерантності за кількома факторами у масштабі шкали Циганова (табл. 1.4—1.6). Межі амплітуд подані для можливості 50 %, а для шкал Раменського і Цаценкіна — 75 %. Їх вибрано емпірично як такі, що дають максимальне наближення до амплітуд за Цигановим. Згідно з даними табл. 1.4—1.6, наші дані майже збігаються з такою базовою шкалою.

1.3. Методи і шкали біоіндикації

У табл. 1.7 наведено параметри, що характеризують ступінь узгодження оцінок екологічних амплітуд за різними шкалами. Для західноєвропейських шкал критерій 50%-ї можливості дає добре наближення до базової шкали. Для шкал Раменського і Цаценкіна краща відповідність базовій спостерігається у разі підвищення рівня можливості до 75 %. При цьому середня величина амплітуди зволоження ґрунту за Раменським знижується від 14,6 до 11,3 бала, а відхилення медіан досягає нуля (табл. 1.4). Зміни такої самої спрямованості характерні також для шкали Цаценкіна. Найкраще узгоджуються між собою шкали азотного режиму ґрунту, відхилення яких від базової не перевищує 0,1 бала, що засвідчує їх повну взаємозамінність.

Т А Б Л И Ц Я 1.4. Порівняльна оцінка екологічних амплітуд видів за фітоіндикаційними шкалами вологості ґрунту, приведених до масштабу шкали Циганова, бали

Вид	Фітоіндикаційна шкала									
	Ци- гана- нова	Раменського	Цаценкіна	Еллен- берга	Франка і Клот- ца	Лан- дольта	Зажи- цького	Зойомі		
	Можливість, %									
	50	50	75	50	75	50	50	50	50	50
<i>Achillea millefolium</i>	3–15	3–19	4–17	2–19	3–17	8–15	6–15	6–14	5–16	5–14
<i>Adonis vernalis</i>	3–13	2–16	3–14	3–16	4–14	5–14	5–14	3–13	5–16	5–14
<i>Aegopodium podagraria</i>	9–15	5–19	7–17	6–19	8–19	9–16	9–16	8–16	9–17	9–17
<i>Alnus glutinosa</i>	13–21	8–22	10–21	8–23	10–23	11–20	12–21	12–22	11–20	11–21
<i>Asarum europaeum</i>	11–15	6–20	8–17	6–18	8–16	9–16	9–16	8–16	8–16	9–16
<i>Berteroa incana</i>	3–13	2–17	3–15	3–16	4–14	5–14	5–14	3–13	5–14	—
<i>Betonica officinalis</i>	5–15	4–19	6–17	4–18	6–16	7–15	6–15	8–18	5–18	5–14
<i>Convallaria majalis</i>	8–18	4–20	6–19	7–18	8–16	8–16	6–15	6–14	5–16	8–16
<i>Convolvulus arvensis</i>	3–15	1–19	2–17	3–17	4–16	7–15	6–15	6–14	5–14	5–16
<i>Daphne mezereum</i>	11–15	8–19	10–16	7–18	9–16	8–16	8–16	8–16	8–16	—
<i>Dryopteris filix-mas</i>	11–15	6–20	9–17	6–18	8–16	8–16	8–16	8–16	8–18	9–17
<i>Echium vulgare</i>	5–13	2–16	3–14	3–17	4–15	5–14	5–14	3–13	5–14	5–14
<i>Euphorbia seguierana</i>	2–14	1–16	1–14	3–15	4–14	4–12	3–13	3–13	—	3–14
<i>Falcaria vulgaris</i>	2–14	1–16	3–15	3–15	4–14	5–14	5–14	6–14	5–14	4–14
<i>Festuca pratensis</i>	9–19	4–20	6–19	4–20	6–19	9–16	9–16	8–16	8–16	9–17
<i>Juncus conglomeratus</i>	11–21	7–22	9–21	7–20	9–19	9–18	10–19	10–19	10–20	11–20
<i>Koeleria cristata</i>	1–16	1–16	1–15	2–16	4–15	4–14	5–14	3–13	3–13	4–14

Р о з д і л 1. Основи та методи біоіндикації

Закінчення табл. 1.4

Вид	Фітоіндикаційна шкала									
	Ци-гана-нова	Раменського		Цаценкіна		Еллен-берга	Франка і Клот-ца	Лан-дольта	Зажи-цького	Зойомі
	Можливість, %									
	50	50	75	50	75	50	50	50	50	50
<i>Plantago major</i>	5–19	3–20	4–19	5–19	7–18	8–16	—	8–16	8–16	9–18
<i>Potentilla arena-ria</i>	3–11	2–16	3–14	2–15	4–13	3–13	3–12	3–13	3–13	3–13
<i>Prunella vulgaris</i>	7–19	5–20	7–19	4–20	5–20	—	8–16	8–16	8–19	9–16
<i>Scirpus sylvaticus</i>	13–21	8–21	10–21	8–20	10–19	—	12–21	10–19	10–20	11–20
<i>Stachys sylvatica</i>	11–15	8–19	10–16	7–17	9–16	9–18	10–19	10–19	10–18	9–16
<i>Trifolium repens</i>	5–19	3–20	5–19	3–20	4–19	—	8–16	8–16	8–19	8–16
<i>Thypha latifolia</i>	15–21	9–22	11–21	—	—	11–22	13–22	10–22	15–23	11–22
<i>Vicia cracca</i>	7–19	4–20	6–19	5–19	7–18	8–16	8–16	8–16	8–16	8–16

Т А Б Л И Ц Я 1.5. Порівняльна оцінка екологічних амплітуд видів за фітоіндикаційними шкалами азотного режиму ґрунтів, приведених до масштабу шкали Циганова, бали

Вид	Фітоіндикаційна шкала				
	Циганова	Зажицького	Ландольта	Франка і Клотца	Елленберга
<i>Adonis vernalis</i>	1–7	1–10	1–7	1–5	1–5
<i>Aegopodium podagraria</i>	7–10	3–10	4–10	6–11	6–11
<i>Asarum europaeum</i>	5–19	3–10	2–9	5–9	5–9
<i>Betonica officinalis</i>	1–7	1–8	2–9	1–7	1–7
<i>Convallaria majalis</i>	3–7	1–8	1–7	3–7	3–7
<i>Daphne mezereum</i>	3–9	3–10	2–9	3–9	3–9
<i>Dryopteris filix-mas</i>	5–9	3–10	2–9	5–9	5–9
<i>Echium vulgare</i>	3–7	1–10	4–10	3–7	3–7
<i>Falcaria vulgaris</i>	1–7	1–8	1–7	1–7	1–7
<i>Festuca pratensis</i>	5–9	3–10	4–10	5–9	4–10
<i>Koeleria cristata</i>	1–5	1–7	1–7	1–5	1–5
<i>Mercurialis perennis</i>	5–10	3–10	2–9	5–10	5–11
<i>Nardus stricta</i>	1–9	1–8	1–7	1–6	1–6
<i>Potentilla arenaria</i>	1–7	1–8	1–7	1–5	1–5
<i>Stachys sylvatica</i>	5–10	3–10	4–10	5–10	5–11
<i>Trifolium repens</i>	5–11	3–10	4–10	5–11	5–11
<i>Thypha latifolia</i>	7–11	3–10	4–10	7–11	6–11

На основі наведеного матеріалу можна зробити деякі попередні висновки. Існує думка, що вплив регіональності відбивається на широті амплітуди: у невеликому регіоні амплітуда толерантності звужується за рахунок зниження різноманітності екоотів і переважання місцевих екологічних рас.

1.3. Методи і шкали біоіндикації

Т А Б Л И Ц Я 1.6. Порівняльна оцінка екологічних амплітуд видів за фітоіндикаційними шкалами термічного режиму, приведених до масштабу шкали Циганова, бали

Вид	Фітоіндикаційна шкала					
	Циганова	Зажицького	Зойомі	Ландольта	Франка і Клотца	Елленберга
<i>Adonis vernalis</i>	7—11	5—13	6—13	5—13	6—13	6—13
<i>Alnus glutinosa</i>	4—11	4—13	6—13	4—12	5—13	4—13
<i>Asarum europaeum</i>	6—12	4—12	5—13	4—12	5—13	5—13
<i>Berteroa incana</i>	5—12	4—13	—	4—12	5—13	5—13
<i>Betonica officinalis</i>	4—12	4—13	4—13	4—12	4—13	5—13
<i>Carpinus betulus</i>	7—13	4—13	5—13	4—12	6—13	6—13
<i>Convolvulus arvensis</i>	5—15	4—13	—	4—12	6—13	6—13
<i>Echium vulgare</i>	5—12	4—13	6—13	4—12	6—13	6—13
<i>Euphorbia seguieriana</i>	7—11	—	6—13	4—12	6—13	6—13
<i>Falcaria vulgaris</i>	6—13	4—13	6—13	6—13	6—13	6—13
<i>Juncus conglomeratus</i>	4—11	4—13	4—13	3—11	5—13	4—12
<i>Koeleria cristata</i>	4—13	5—14	4—13	3—11	6—13	4—13
<i>Mercurialis perennis</i>	6—11	3—13	6—13	3—11	5—13	5—12
<i>Picea abies</i>	5—10	3—12	3—11	4—9	3—10	3—10
<i>Potentilla arenaria</i>	6—11	4—13	6—13	5—13	6—13	6—13
<i>Scirpus sylvatica</i>	4—12	4—13	4—13	3—11	5—13	—
<i>Stachys sylvatica</i>	4—12	4—13	4—13	4—12	—	—
<i>Thypha latifolia</i>	4—13	4—13	4—13	4—12	5—13	5—13
<i>Vicia cracca</i>	3—13	3—13	4—13	3—11	—	—

Найширші (у середньому) амплітуди отримано за шкалами Раменського, складеними на матеріалі досліджень у кількох природних зонах європейської частини Росії, середні — за польськими шкалами Зажицького, найвужчі — за шкалами Франка і Клотца для Східної Німеччини. Відомо, що площа названих територій зменшується в такому самому напрямку. Тому можна припустити, що розмір досить великих територій корелює з амплітудами екологічних умов у їх межах, тоді як положення медіан амплітуд незначно відрізняється (від 0,2 до 0,4 бала) і відповідає 2—5 % середньої величини амплітуди фактора. Це засвідчує, що в інших шкалах вологості ґрунтів порівняно зі шкалою Раменського «відрізані» екстремальні місцезростання без помітного зміщення тієї частини амплітуди, яка залишилась, відносно середніх умов зволоження.

У літературі висловлювались сумніви щодо цінності шкал Циганова, оскільки він не повідомляє, за якими матеріалами вони складені (Самойлов, 1986). Насправді, хоча Д.М. Циганов, згадуючи про критичне використання розробок Л.Г. Раменського, І.А. Паценкіна, Г. Елленберга та інших, для побудови своїх шкал недостатньо зупиняється на методичному боці цього питання, порівняння шкал, яке ми здійснили, показує їх добре узгодження (крім шкали змінності зволоження), що цілком доводить надійність шкал Циганова.

Висловлювались також нічим не аргументовані думки про доцільність перетворення двозначних шкал, зокрема Раменського, на однозначні за

Р о з д і л 1. Основи та методи біоіндикації

Т А Б Л И Ц Я 1.7. Середні відхилення медіан амплітуд толерантності видів щодо базової шкали, бали

Екологічний фактор	Фітоіндикаційна шкала								
	Раменського		Цаценкіна		Зойомі	Ландо-льта	Зажичького	Елленберга	Франка і Клотца
	Можливість, %								
	50	75	50	75	50	50	50	50	50
Терморезим клімату	—	—	—	—	0,7	-0,8	-0,2	0,2	0,3
Вологість ґрунту	-0,2	0,0	-0,4	0,2	-0,1	-0,3	0,1	0,2	0,1
Змінність зволоження ґрунту	0,2	—	—	—	—	—	—	—	—
Узагальнений сольовий режим ґрунту	0,4	—	0,1	—	—	—	—	—	—
Кислотний режим ґрунту	—	—	—	—	—	0,8	0,0	-0,2	0,5
Азотний режим ґрунту	—	—	—	—	—	0,0	0,0	0,0	-0,1

зразком шкал Елленберга (Ипатов, Тархова, 1969; Работнов, 1979). Методика, яку ми описали, дає змогу провести таку операцію, але водночас показує (див. рис. 1.5—1.11), що ніяких переваг однозначні шкали не мають.

Іноді трапляються критичні зауваження про невідповідність екологічних властивостей тих або інших видів їх оцінкам за екологічними таблицями. Ці випадки можна легко виявити й усунути під час порівняння шкал різних авторів після їх доробки і взаємодоповнення.

Отже, порівняння фітоіндикаційних екологічних шкал засвідчує, що незалежно від кількості ступенів їх роздільна здатність досить близька. Доведено *рівноцінність шкал, які дають максимум і мінімум амплітуди толерантності видів (двозначні виміри) або характеристику екоморфи (однозначні виміри)*. Підтверджено цінність складання регіональних шкал, які характеризують вид у тій чи іншій частині його ареалу. Лише на їх основі можлива побудова узагальнювальних фітоіндикаційних шкал за провідними екологічними факторами приведенням регіональних шкал до єдиного масштабу і генералізації інформації, яка в них міститься. Це дасть потужний імпульс розвитку фітоіндикації екологічних режимів місцезростань і ландшафтів, послугує інструментом оцінок екологічної ситуації регіонів складання екологічних карт, типології земель, прогнозування змін екосистем тощо.

Розглянемо один із методів створення уніфікованих шкал.

Під уніфікованою розуміють таку шкалу, до якої можна звести оцінки певного фактора за всіма іншими шкалами. Ця процедура можлива завдяки наявності в різних шкалах багатьох спільних видів. Уніфіковані шкали дають узагальнену оцінку виду, що враховує думки всіх експертів.

На відміну від поширених шкал, в яких для вимірювання використовують числа, що характеризують режим екологічного фактора, розроблені нами уніфіковані фітоіндикаційні шкали ґрунтуються на розподілі ймовірностей, які в цьому разі слугують бальними шкалами.

1.3. Методи і шкали біоіндикації

Нагадаємо, що розподілом ймовірностей на множини $\{1, 2, \dots, n\}$ називають довільну послідовність чисел $\{p_1, p_2, \dots, p_n\}$, за якої $0 \leq p_i \leq 1$ та n ; $\sum p_i = 1$.

Кожне число p_i $\{i = 1, 2, \dots, n\}$, $i = 1$, інтерпретують як ймовірність спостереження події i в деякому експерименті. У фітоіндикаційних дослідженнях p_i буде означати ймовірність того, що величина екологічного фактора, який оцінюється, дорівнює балу i .

Уніфіковану шкалу будували на основі певної існуючої екологічної шкали, яку ми називаємо опорною. Як опорні ми здебільшого брали досить повні й негроміздкі шкали Циганова (1983), за освітленістю — Елленберга (1979), за гумусом — Ландольта (1977), за аерацією ґрунту — Зажицького (1984) (див. табл. 1.2).

Після вибору опорної шкали виникає проблема перетворення балів кожної існуючої фітоіндикаційної шкали на бали уніфікованої. Опишемо суть методики її створення.

Позначимо через R опорну, а через C — перетворювану шкалу. Для того щоб перевести бал K зі шкали C в уніфікований бал, спочатку вибираємо у відповідній базі даних усі види, оцінені балом K за шкалою C або інтервалом, який містить цей бал. Потім послідовно виписуємо всі бали, що відповідають цим видам у шкалі R , в якій деякі бали трапляються багато разів. Щоб знайти шуканий розподіл, підраховуємо, скільки раз кожен бал i зі шкали R трапляється в послідовності, й ділимо це число на кількість членів послідовності. У результаті отримуємо розподіл $\{p_1, p_2, \dots, p_n\}$.

Для прикладу розглянемо ситуацію, наведену в табл. 1.8. Щоб перетворити бал 10 із 20-бальної шкали C на бал уніфікованої шкали, для якої опорною слугує 10-бальна шкала R , вибираємо види 2, 12, 19 і 20, оскільки саме вони оцінені (крім інших балів) балом 10. У шкалі R цим видам, за винятком виду 19, який не оцінений в шкалі R , відповідатимуть такі бали: виду 2 — 3, 4, 5; виду 12 — 4, 5, 6, 7; виду 20 — 4, 5, 6. У цій послідовності бали 1, 2, 8, 9 і 10 відсутні, бали 3 і 7 трапляються 1 раз, 6 — двічі, а 4 і 5 — тричі. Отже, $p_1 = p_2 = p_8 = p_9 = p_{10} = 0$; $p_3 = p_7 = 0,1$; $p_6 = 0,2$; $p_4 = p_5 = 0,3$.

Звичайно, бали із середньої частини шкали перетворюються на доволі симетричні розподіли, а з крайньої — на скошені. Слід підкреслити, що кожен опорну шкалу також треба перетворити на відповідну уніфіковану.

Оскільки уніфіковані бали досить громіздкі, надалі для зручності будемо характеризувати відповідні розподіли октилями $O_1, O_2, O_3, O_4, O_5, O_6, O_7$ (октиль O_4 називаємо медіаною). Для розрахунку октиля O_p , $p = 1,7$, довільної послідовності випадкових чисел, наприклад згаданої вище послідовності (4, 5, 3, 4, 5, 6, 7, 4, 5, 6), слід спочатку розмістити члени цієї послідовності у висхідному порядку (3, 4, 4, 4, 5, 5, 5, 6, 6, 7), підрахувати їх кількість ($m = 10$) і вибрати в цій послідовності член, номер якого дорівнює найменшому цілому числу, більшому чи рівному $pm/8$. Для послідовності, що

Т А Б Л И Ц Я 1.8. Екологічні оцінки видів за перетворюваною 20-бальною шкалою C і опорною 10-бальною шкалою R

Номер виду	Шкала C	Шкала R
2	14—19	4—5
12	8—16	3—7
13	—	1—10
15	1—5	1—3
19	5—12	—
20	7—14	4—6

розглядається, отримуємо $O_1 = O_2 = O_3 = 4$; $O_4 = O_5 = 5$; $O_6 = O_7 = 6$. Далі будемо використовувати лише октилів O_1, O_2, O_4, O_6 і O_7 .

Отже, балу 10 зі шкали C (табл. 1.8) відповідає набір октилів «4, 4, 5, 6, 6».

Для зручності будь-яку послідовність октилів « O_1, O_2, O_4, O_6, O_7 » можна подати у вигляді десяткового дробу, користуючись, наприклад, такою емпіричною формулою:

$$ДК = O_4 + \frac{O_2 - 2O_4 + O_6}{n} + \frac{O_1 - 2O_4 + O_7}{n^2},$$

де n — кількість балів в опорній шкалі.

Зображення послідовності октилів « O_1, O_2, O_4, O_6, O_7 » у запропонованому вигляді називають десятковим кодом (ДК) цієї послідовності.

Уніфікована шкала дає змогу порівняти думки різних дослідників й отримати усереднену оцінку багатьох експертів, а також застосовувати ці дані для екологічних шкал видів.

1.3.4. Методика синфітоіндикації

У біоіндикаційних дослідженнях використовують різні методи, частина яких запозичена з відповідних наук (спорово-пилковий аналіз, ліхенометрія, альгоіндикація). Вони детально описані в літературі, тому немає потреби їх наводити. Зупинимось на трьох специфічних методах (синфітоіндикація, дендроіндикація, дистанційна індикація), що є доволі оригінальними і відображають широту біоіндикаційних досліджень.

Багато дослідників довели, що рослинні угруповання є кращими і точнішими індикаторами, ніж окремі види, які характеризуються ширшою екологічною амплітудою і, як правило, належать до різних типів угруповань. На сьогодні це положення є загально визнаним і не потребує доказів.

Після певної критики і спаду біоіндикаційних досліджень у 70—80-х роках минулого століття з 90-х років розпочався їх інтенсивний розвиток, чому сприяло широке використання персональних ЕОМ (формування відповідних баз даних, методів і програм розрахунків тощо).

До 80-х років ХХ ст. екологічні дослідження флори закінчувались створенням відповідних шкал (Раменський, 1938; Zólyomi et al., 1967; Цаценкин, 1970, 1974; Landolt, 1977; Цыганов, 1983; Zarzycki, 1984 та ін.), з 90-х років шкали стали інструментом для подальших розрахунків (Ellenberg et al., 1992; Дідух, Плюта, 1994) і, використовуючи градієнтний, ординаційний, кластерний аналізи, метод головних компонент, дали змогу встановити важливі екологічні закономірності. Методику фітоіндикації екологічних факторів на основі аналізу рослинних угруповань ми розглядаємо як *синфітоіндикацію*. Оцінка екологічних чинників методами синфітоіндикації виводить екологію на отримання нових знань, які можна застосовувати для моделювання і прогнозування розвитку екосистем.

Методику синфітоіндикації широко використовують і в Західній Європі. Одна з найпопулярніших геоботанічних програм TURBOVEG включає обробку геоботанічних описів і розрахунок екологічних показників за шкалами Елленберга. На сьогодні підготовку видання «Рослинність Чехії» вже

1.3. Методи і шкали біоіндикації

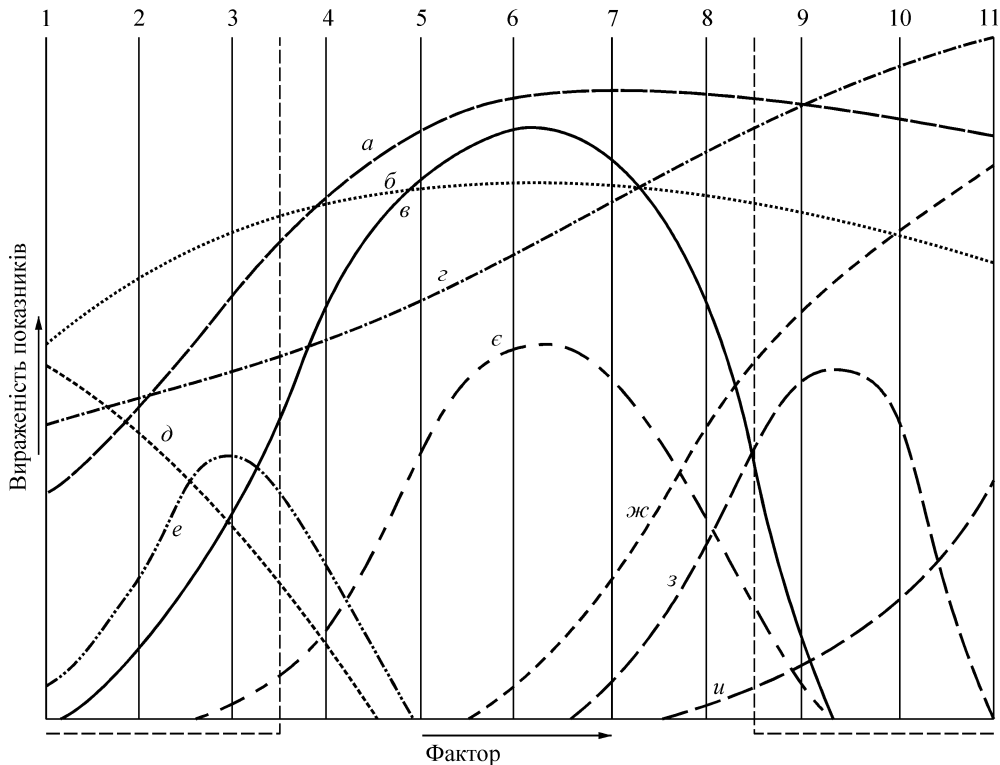


Рис. 1.12. Закономірності розподілу видів рослин стосовно зміни показників певних екологічних факторів:

1—11 — бальні оцінки в умовній шкалі; а—и — типи розподілу амплітуд умовних видів

не обмежують її класифікацією та ботанічною характеристикою, а аналізують екологічні особливості синтаксонів на основі фітоіндикації за шкалами Елленберга. Розрахунок різноманітних індексів, які використовують у гідробіології (наприклад, Пантле—Букка), теж належить до сфери синфітоіндикації, оскільки, як розглянуто нижче, ґрунтується на кількісних показниках (участі) видів у водній екосистемі. Останнє стосується і тих методів ліхеноіндикації, в яких використовують показники кількісних оцінок участі видів лишайників. Отже, методика синфітоіндикації, по суті, одночасно і незалежно застосовують у різних сферах ботаніки.

Методика синфітоіндикації ґрунтується на використанні екологічних шкал, точніше, даних екологічних амплітуд видів відносно різних екологічних факторів. Відомо, що кожен вид характеризується своєю специфічною амплітудою, яка може бути вузькою (стенобіонт) або широкою (еврибіонт). Відповідно до встановленого Л.Г. Раменським (1938) закону це можна зобразити у вигляді схеми (рис. 1.12).

Існують різні методи оцінки режимів екологічних факторів за видовим складом рослинних угруповань. До них належать методи засічок і обмежень, запропоновані Л.Г. Раменським (1956), що фактично є середніми медіаною та модою кривих рясності—покриття (Голуб і др., 1978), а також

визначення показника за середнім арифметичним. Останній полягає у визначенні середньої медіани амплітуд толерантності всіх видів угруповання без урахування їх рясності—покриття (Ellenberg, 1979; Цыганов, 1983).

Очевидно, метод середнього бала коректний у тому разі, коли життєвість виду найвища у центральній частині екологічного ареалу. На градієнті того чи іншого фактора кожен вид займає відрізок (амплітуду толерантності), який характеризується максимальним, мінімальним і оптимальним значенням фактора. Оптимуми в переважній більшості випадків знаходяться поблизу середніх значень зазначеного відрізка, але в літературі немає чітких вказівок щодо їх положення. Іноді під час аналізу деяких публікацій складається навіть враження, що найкращі умови для свого розвитку більшість рослин знаходить не посередині амплітуди толерантності, а ближче до її країв, де умови менш сприятливі. Насправді це не так. Амплітуда зміщується від середини до краю у разі сильної конкуренції в середній частині шкали, де вона найвища, до боків, де вона знижена. Трапляються випадки, коли в середній оптимальній частині шкали вид відсутній.

На сьогодні екологічні особливості багатьох видів у обсязі, необхідному для фітоіндикації, вивчені доволі добре. Запропоновано і кілька критеріїв оптимальності умов зростання, за яких життєвість виду є найвищою. Ці критерії тісно пов'язані між собою і в принципі взаємозамінні.

Звичайно, аналізуючи зв'язок життєвості виду з факторами середовища припускають, що крива регресії рясності виду вздовж градієнта фактора середовища має дзвоноподібну, більш-менш симетричну форму з максимумом, що відповідає оптимальним для виду умовам. Це означає, що оптимум має знаходитись поблизу середини амплітуди толерантності виду. В.І. Василевич (1983) припускав, що це, мабуть, характерно для аутоекологічних оптимумів та амплітуд і потребує доказів для синекологічних. Численні дзвоноподібні криві наводились Л.Г. Раменським та співавт. (1966), багато їх і в працях інших дослідників (Голуб и др., 1978; Уиттекер, 1980; Zarzycki, 1989). Переконливих доказів дзвоноподібності кривих, що вказує на нормальний або близький до нього розподіл, не так уже й багато. Деякі автори уявляли їх такими, виходячи з теоретичних міркувань. Подальші дослідження (Westmann, 1980) показали, що нормальні криві є звичайними для зміни рясності виду вздовж градієнта фактора, але не охоплюють усіх можливих випадків розподілу. Це стає зрозумілим, якщо враховувати відмінності аутоекологічних і синекологічних оптимумів й амплітуд. Менш конкурентоспроможні види витісняються з центра до кінців амплітуди, туди ж зміщуються й їх синекологічні оптимуми. У цій зоні умови зростання для них гірші, але послаблена конкуренція з боку інших рослин.

Отже, дослідженнями встановлено, що оптимальний розвиток рослин за наявності конкуренції (внутрішньовидової чи міжвидової) і без неї може відбуватись в різних екологічних умовах. Найсприятливішою є така ситуація, коли синекологічний і аутоекологічний оптимуми збігаються. Це дає можливість рослинам повністю використовувати закладений в них потенціал розвитку.

Для аналізу закономірностей розподілу оптимумів у межах діапазону толерантності ми використали публікації, які містять відомості щодо зв'язків

1.3. Методи і шкали біоіндикації

проективного покриття (зімкненості) з умовами зростання. Головним джерелом зі значним обсягом інформації на цю тему є фітоіндикаційні екологічні шкали Л.Г. Раменського та співавт. (1956), І.А. Цаценкіна (1970) та ін. У них наведено інформацію як про певну синекологічну амплітуду видів (за рясності—покриття «поодинок»), так і про її оптимальний відрізок (за рясності—покриття «масово»). На рис. 1.13 представлено результати обробки відомостей за всіма видами, що мають ці дві характеристики.

Для обробки було виділено 185 видів зі шкал зволоження Раменського і 187 — Цаценкіна, 109 видів із шкал багатства—засолення ґрунту Раменського і 176 — Цаценкіна. З метою порівняння екологічної амплітуди усіх видів були нормовані. Повна амплітуда (за рясності—покриття «поодинок») була прийнята за 100 % і на неї було спроектовано оптимальні відрізки амплітуд толерантності (за рясності—покриття «масово») усіх видів за певним фактором. Цей прийом дав змогу порівняти повні фактичні (стовпчаста діаграма) і теоретичні (дзвоноподібна крива) відрізки діапазону толерантності всіх видів, які різняться за екологією, нанесених на одну основу. Результати обробки показали, що синекологічний оптимум з найбільшою частотою трапляється в середині діапазону толерантності (з відхиленням від неї ± 10 %): у 41,5 % випадків — для фактора зволоження ґрунту (за шкалами Раменського) для рослин Східної Європи; 36,1 % — для цього самого фактора (за шкалами Цаценкіна) для рослин Карпат і Балкан; 46,1 % — для фактора багатства—засолення ґрунту за шкалами Раменського і 34,6 % — за шкалами Цаценкіна.

Докази нормального розподілу оптимумів уздовж градієнта фактора можна знайти і в багатьох інших джерелах. Великий обсяг даних наведено, наприклад, у праці Е. Гадача та співавт. (Hadač et al., 1988), які вимірювали реакції ґрунту під рослинними угрупованнями Словацьких Карпат і зіставляли потім рН з індикаторними значеннями видів за Г. Елленбергом (Ellenberg, 1979). Так, видів, охарактеризованих Г. Елленбергом балом 7, було виділено 35. Для кожного з них встановлено екстремуми і середні значення кислотності ґрунту (повторність визначення рН від 10 до 71). Нормовані амплітуди толерантності всіх видів ми наклали на одну і побудували діаграму частоти трапляння значень рН для рослин, яким присвоєно бал 7 (рис. 1.14). Отриманий розподіл близький до нормального (критерій λ Колмогорова—Смирнова дорівнює 0,663). Граничні значення амплітуди рН становлять 3,5 і 7,5. Встановлено, що $x = 5,6$, медіана $Me = 5,5$, мода $Mo = 5,7$, тобто три основні характеристики розподілу практично збігаються. Отже, розподіл оптимумів рослин, яким у шкалі кислотності Елленберга присвоєно бал 7, на градієнті фактора підкоряється закону нормальної кривої. Це стосується й інших екологічних груп видів (ацидоморф). Оскільки у фітоценозі співіснують види різних екоморф, кожна з яких характеризується нормальним розподілом оптимумів уздовж градієнта фактора, накладання їх розподілів має підкорятись закону Лапласа—Шарльє.

Важливою властивістю нормальної кривої (коли асиметрія $A = 0$ і ексцес $E = 0$) є те, що середнє (x), серединне (Me — медіана) і таке, яке найчастіше трапляється, значення фактора (Mo — мода) збігаються за величиною. Це означає, що максимум частоти на графіках одночасно відповідає середині амплітуди і середньому значенню фактора. У нашому випадку

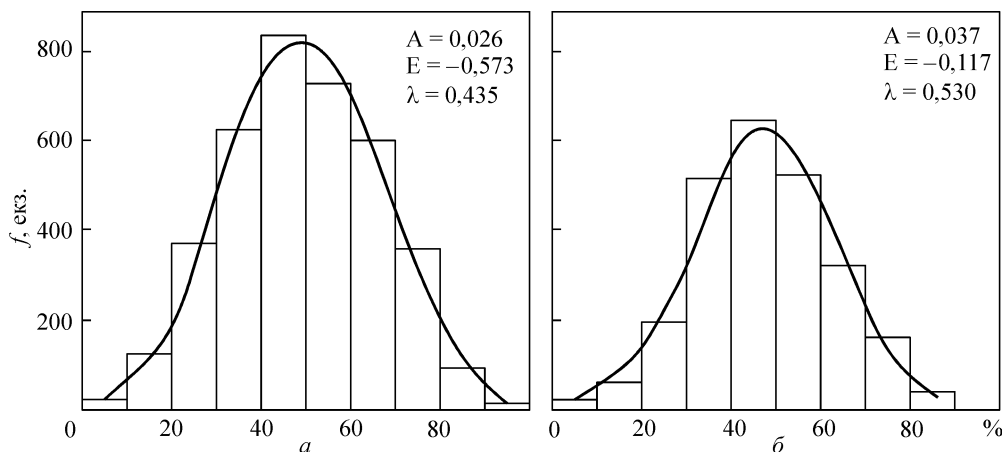


Рис. 1.13. Фактичний (стовпчаста діаграма) і теоретичний (дзвоноподібна крива) розподіли частот трапляння оптимумів видів рослин (екз.) у межах нормованого діапазону толерантності (%) вздовж градієнта факторів:

a — зволоження ґрунтів; *b* — багатства—засолення ґрунту за шкалою Раменського; *статистичні параметри*: *A* — асиметрія; *E* — ексцес; λ — критерій Колмогорова—Смирнова

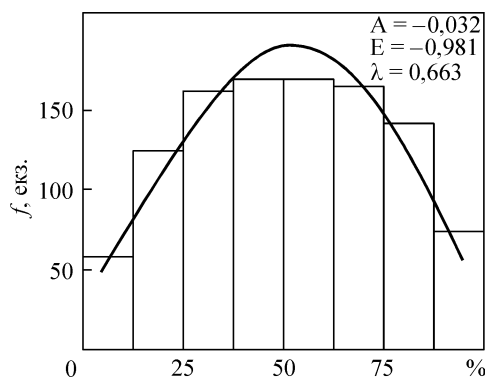


Рис. 1.14. Фактичний (стовпчаста діаграма) і теоретичний (дзвоноподібна крива) розподіли частот трапляння оптимумів видів рослин (екз.), які мають індикаторне значення 7 у шкалі кислотності Елленберга, на градієнті фактора кислотності ґрунту рН. Решту позначень див. на рис. 1.13

(рис. 1.14) крива одновершинна, отже, значення ексцесу не впливає на положення моди.

Нормальний розподіл спостерігається у разі, коли оцінювання проводять за одним фактором, а дію інших не враховують. Встановлений факт нормального розподілу оптимумів має теоретичне і практичне значення, зокрема для обґрунтування методів оцінки екологічних режимів, що застосовують у фітоіндикації.

Як зазначено вище, Л.Г. Раменський (1956) використовував методи засічок і обмежень, Г. Елленберг (Ellenberg, 1979) і Д.М. Циганов (1983) — метод середнього арифметичного. Зупинимось на них детальніше.

Метод засічок полягає в тому, що для кожного виду в одній системі координат креслять криві залежності рясності—покриття від показників фактора, який індикують, виражених у градаціях шкали. Потім на цих кривих засікають точки з тим значенням рясності, яке вказано в описі. У такий спосіб на кожній кривій отримують дві засічки (з боку зростання і спа-

1.3. Методи і шкали біоіндикації

данья) зі своїми координатами. Значення засічок усіх видів ранжуються в ряд, медіана якого і є ступенем зволоження. Метод засічок, по суті, є пошуком медіани в ранговому ряду.

Такий метод дає добрі результати для видів-ценофілів і є основою створення власне шкали, виділення «реперних» показників.

Метод обмежень у графічному вираженні є пошуком тієї екологічної амплітуди (ареалу, координатного простору), яка є спільною для всіх видів угруповання. Тому це числове значення фактично є модою у статистичному ряду чисел, які входять в обмежувальні інтервали шкал.

Нарешті, *метод середнього арифметичного* полягає у визначенні середньої медіани діапазонів усіх видів опису, їх оптимуму. Його можна здійснювати як з урахуванням проективного покриття, так і без нього.

У розробках ми спирались на метод обмежень з певним коригуванням. Це полягало в оцінюванні трьох параметрів (мінімальних, максимальних, оптимальних показників). Мінімальні та максимальні показники розглядали як симетричні щодо оптимуму і визначали їх на основі тієї межі, за якою цей вид зростати не може. Разом з тим за мінімальними і максимальними значеннями коригували положення оптимуму. Отже, екологічну амплітуду визначали залежно від трьох показників, коли два з них відомі, а третій слід відшукати. Проте можлива й складніша ситуація, коли два показники невідомі. У цьому разі амплітуду коригують за показниками інших екологічно близьких видів.

Відповідно до цього підходу, основним об'єктом досліджень є фітоценоз. Будь-який фітоценоз характеризується тим, що складається з видів, амплітуди яких у таких умовах пересікаються. Таким чином, *кожен вид має індикаторне значення, але індикацію не можна здійснити на основі одного виду; вона відображає результуючий розподіл тієї групи видів, які складають цей фітоценоз*. Тому завдання полягає в тому, щоб оцінити точку перетину амплітуд видів і розрахувати відповідний показник. Для цього пропонують методику розрахунків, яка ґрунтується на оцінюванні екологічної амплітуди видів і значущості останніх у структурі ценозу:

$$F_i = k_i m_i,$$

де F_i — фітоіндикаторне значення виду i ; k_i — показник його екологічної амплітуди; m_i — значення (рясність або проективне покриття) виду в фітоценозі. Останнє оцінюється в балах: 1 — <1 %; 2 — 1—5 %; 3 — 6—20 %; 4 — 20—50 %; 5 — >50 %.

Екологічна амплітуда виду має певні обмеження або кардинальні точки (нижня межа — *min*, верхня — *max*), біля яких знаходяться зони песимумів, а ближче до центра розміщені субоптимальні зони і зона оптимуму (рис. 1.15).

Для екологічної оцінки фітоценозу ми використовуємо середні бальні показники всіх видів, які у сукупності відображають середнє значення (γ), яке й приймають для цього фітоценозу. Це виражається у формулі

$$\gamma = \frac{k_1 m_1 + k_2 m_2 + \dots + k_n m_n}{m_1 + m_2 + \dots + m_n}, \text{ або } \frac{\sum_{i=1}^N k_i m_i}{\sum_{i=1}^N m_i},$$

Р о з д і л 1. Основи та методи біоіндикації

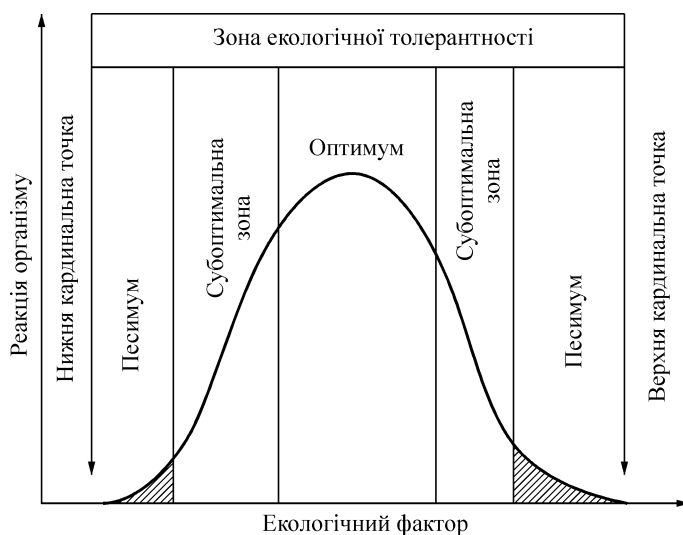


Рис. 1.15. Зони толерантності виду залежно від його реакції на зміну екологічного фактора

де m_1, m_2, \dots, m_n — середнє значення амплітуди толерантності виду в описі; k_1, k_2, \dots, k_n — коефіцієнти рясності чи проективного покриття виду.

Ця формула аналогічна формулі оцінки сапробності води (Pantle, Bussk, 1955)

$$S = \frac{\sum_{i=1}^N (S_i h_i)}{\sum_{i=1}^N h_i},$$

Т А Б Л И Ц Я 1.9. Зведені дані щодо показників екологічних факторів

Номер ділянки	Асоціація (угруповання)	Екологічний			
		<i>Rc</i>	<i>Sl</i>	<i>Nr</i>	<i>Gm</i>
3547	<i>Pinetum cladinosum</i>	5,88	5,13	4,29	3,46
3516	<i>P. callunosum</i>	6,12	5,44	4,80	3,78
3546	<i>P. hylocomiosum</i>	5,96	5,53	5,51	3,51
3531	<i>P. pteridiosum</i>	6,32	5,38	5,13	3,62
3524	<i>P. myrtillosum</i>	5,86	5,36	4,70	3,80
3537	<i>Piceetum oxalidosum</i>	6,08	5,46	5,81	3,66
3559	<i>Carpineto-Quercetum stellariosum</i>	7,13	6,13	5,74	3,47
3536	<i>Caricetum appropinquatae</i>	6,82	5,78	4,75	4,08
3535	Зарості <i>Phragmites australis</i>	7,21	7,50	5,29	3,90
Значення					
	мінімальні	5,76	4,59	4,21	3,22
	максимальні	7,36	7,50	5,89	4,23
	середні (\bar{x})	6,48	5,70	5,04	3,72

Примітка. Середні показники за бажанням можна змінити на амплітудні, побудувавши що збігаються. Показники тих видів, які не перекриваються зі шкалою, означають, що або вид вано раніше, і потребує уточнення. Саме такий спосіб дає змогу уточнювати екологічні амплітуди

1.3. Методи і шкали біоіндикації

де N — кількість вибраних видів-індикаторів; S_i — бал сапробності; h_i — чисельність i -го виду.

Однією з необхідних умов уникнення помилок під час синфітоіндикаційних досліджень є наявність достатньої кількості видів в описі. І.А. Паценкін (1970), спираючись на власні спостереження, вважав, що їх має бути не менше 5, але, з нашого погляду, ця цифра занижена. Наш досвід засвідчує (Дидух, Плюта, 1991; Дидух и др., 1991б—г; Плюта, 1992а, б), що за кількості зафіксованих на ділянці опису видів 15—20 і більше індикація дає цілком адекватну оцінку екологічних режимів місцевостань.

Як показали результати досліджень, за значної кількості видів на певній ділянці (понад 30) врахування коефіцієнтів рясності майже не впливає на кінцевий результат, тоді як у разі низького видового складу він відіграє важливу роль. Загалом на основі порівняння отриманих даних було доведено, що достовірність результатів достатня, коли список інформативних видів перевищує 50 % видового складу угруповань і не нижче 20 видів.

Отримані результати розрахунків виводять з ЕОМ і вносять у зведену таблицю показників екологічних факторів (табл. 1.9), що слугують для подальших операцій, наприклад, застосування градієнтного, ординаційного, кластерного аналізів тощо, які ми детально розглянемо в підрозділах 3.2, 3.3.

Отже, методика синфітоіндикації ґрунтується на сучасних досягненнях досліджень з екології видів, геоботаніки (описові рослинних угруповань з характеристиками їх рясності чи проективного покриття та математичного апарату розрахунків, який дає можливість отримати коректні дані).

профілю Шацького природного національного парку, бали

фактор						
Hd	fH	Tm	Kn	Om	Cr	Lc
12,13	4,60	7,81	7,88	8,31	7,94	3,31
13,39	4,50	7,67	8,39	8,44	7,39	3,94
12,0	4,22	7,56	8,44	8,47	7,41	3,97
13,19	4,55	8,0	8,67	8,44	7,64	4,81
13,50	4,35	7,64	8,36	8,77	7,23	4,27
13,93	5,29	7,71	8,71	8,36	7,50	5,04
13,36	4,93	8,43	8,52	8,21	8,11	4,89
16,74	4,82	7,44	8,68	8,56	6,82	2,76
17,0	6,63	8,17	8,58	7,83	7,0	3,08
11,0	3,17	6,63	7,63	7,83	6,31	2,83
17,56	6,63	8,66	9,15	9,105	8,50	5,33
13,80	4,65	7,74	8,52	8,47	7,34	4,07

відповідні графіки і знайшовши точки, у яких понад 50 чи 75 % видів опису мають бальні значення, помилково чи випадково потрапив до опису, або його екологічна амплітуда ширша, ніж було зафіксовано видів і формувати їх подальшу базу.

1.3.5. Дендроіндикація

У різних напрямках біолого-екологічних досліджень широко застосовують методи дендроіндикації.

Поняття «дендроіндикація» у розумінні М.В. Ловеліуса (Lovelius, 1997) має ширше тлумачення, ніж «дендрохронологія», і набуло статусу наукового напрямку в сучасних дослідженнях. Дендроіндикація зводиться не лише до визначення стану навколишнього середовища та розвитку екосистеми протягом тривалого періоду за спилами і пробками деревини, а й за зовнішніми кількісними та якісними ознаками дерев.

Для визначення впливу антропогенного фактора на розвиток деревини використовують такі методи:

1. Метод динамічного аналізу спектрів деревостану та підросту:

- таксаційні параметри (діаметр, висота, кількість стовбурів тощо), оцінювання яких дає змогу отримати всі основні характеристики деревостану (запас, густина, бонітет та ін.); для різних пробних ділянок під час дослідження можна побудувати ряди розподілу кількості дерев різних порід і вікових категорій за ступенем діаметра та висоти, з чого роблять висновки про структуру, ступінь порушеності й тенденції динаміки деревостану;

- статистичні параметри розподілу.

Для кожної ділянки обчислюють статистичні параметри розподілу, які показують і математично підтверджують напрями й ступінь розвитку процесів у екосистемі. Показовими у цьому разі можуть бути коефіцієнт варіації (Var) та ентропія розподілу (H), які характеризують ступінь структурної складності розподілу (ці параметри мають зростати у міру розвитку деревостану). Крім того, враховують також коефіцієнт ексцесу (E) та коефіцієнт асиметрії (S), що характеризують ступінь відхилення розподілу від нормального. Чим більше значення мають ці коефіцієнти для певної породи дерева, тим більшу «динамічну активність» вона має.

2. Дендрохронологічний метод реконструкції минулих станів ландшафту.

Найпопулярнішим дендроіндикаційним методом є дендрохронологічний аналіз приросту річних кілець дерев, який використовують для оцінки змін ландшафтно-кліматичних умов, коливання стоку річок, рівня озер, динаміки льодовиків та ін. В основі цих змін — більш-менш тісна кореляція між параметрами навколишнього середовища і показниками товщини річних кілець дерев.

Дендрохронологію започаткував американський астроном А.І. Дуглас у 1901 р., який помітив, що дерева є своєрідними біологічними архівами, які зберігають дані щодо опадів, температури повітря та хімічного складу атмосфери в минулому. Найбільший дослідницький календар річних кілець налічує близько 90 століть. Головну роль в його створенні відіграла сосна остиста з г. Уїпер (шт. Невада, США) віком майже 5 тис. років. Однак у 1960-х роках це дерево було знищено нерозбірливим вченим (з метою вивчення кілець), і через це на сьогодні найстарішим деревом вважають сосну остисту (*Pinus aristana* Engelm.) на прізвисько Мафусаїл віком 4,7 тис. років, яка зростає у Білих горах Східної Каліфорнії (США).

1.3. Методи і шкали біоіндикації

Під час вибору дерев-індикаторів виходять з того, що види, які зростають на межі ареалу, є найчутливішими до змін факторів, що лімітують їх ріст.

Також слід вибирати такі дерева, які впродовж усього життя зростали поодинокі поза межами лісу, щоб як можна більше нівелювати загальні впливи (тінь, взаємодія коренів тощо). Найбільший інтерес становлять дерева найстаршого віку, які, як правило, знаходять в регіонах, де відсутня інтенсивна економічна діяльність.

Слід зауважити, що методику дендроіндикації за річними кільцями можна застосовувати не всюди. Як відомо, більшість дерев тропічної зони розвивається цілий рік, а тому не має чітко виражених щорічних шарів приросту, а отже, й видимих річних кілець. Тому об'єктами описуваної методики можуть бути лише дерева, що зростають у кліматичних зонах з чітко вираженим зимовим сезоном.

Суть методу дендрохронології полягає у оцінюванні річних кілець, які отримують у різний спосіб: кернів чи спилів модельних дерев; проб «сектор» і «діаметр». Для дослідження беруть штифти (керни) деревини, висвердлені за допомогою спеціального дреля, або поперечні зрізи стовбурів модельних дерев чи пеньків.

Спосіб отримання річних кілець із кернів «найекологічніший», оскільки не передбачає зрізання дерев. Його широко застосовують під час палеоекологічних реконструкцій історичних епох. Для визначення віку деревостану та побудови рядів приросту в процесі польових робіт проводять буріння дерев різних порід і вікових категорій. Керни зазвичай відбирають за допомогою бура на висоті близько 50 см. Крім того, використовують методи відбору кернів на висоті 10–15 см від кореневої шийки, що дає змогу вивчати деревину за триваліший період.

Керни беруть завдовжки 15, 25, 30 і 40 см, діаметром 3,5; 4,0; 4,5 і 8,0 мм. Бур всередині порожній і має голівку, яку закручують у деревину, і таким чином керн заповнює пустоту. Коли бур закручений до потрібної глибини, вставляють ложечку, що розклинає керн на самому кінці бура, зворотним рухом керн обривають і бур викручують. В отвір стовбура забивають щільний «корок», щоб не витікав сік і не проникали збудники хвороб. Керни зв'язують нитками, обгортають калькою і вкладають у коробку разом із відповідними етикетками.

Отримані матеріали зачищають ножем, бритвою чи іншими інструментами в тому місці, у якому проводять виміри. Для контролю річні кільця розбивають на десятиліття. Виміри проводять під бінокляром (МБС-1), для чого використовують мікрометр, що вставляють в окуляр, а потім розраховують ціну поділу залежно від розміру збільшення, тобто отримані умовні одиниці переводять у міліметри з точністю до 0,01. Виміри ведуть від периферії до центра.

Слід мати на увазі, що можливе випадання окремих річних кілець. Це виявляють у процесі аналізу і зіставлення графіків приросту значної кількості зразків. Як правило, для аналізу беруть вибірку з 10 дерев.

Інший спосіб спилів модельних дерев передбачає отримання зрізів річних кілець у різній частині стовбура, зіставлення їх і отримання статистично достовірних результатів.

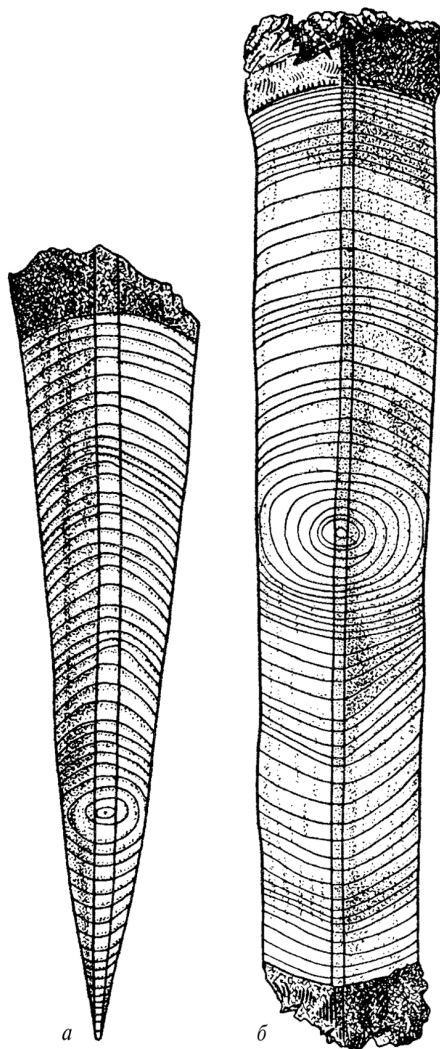


Рис. 1.16. Два типи дендроіндикаційних зразків (Lovelius, 1997):

a — «сектор»; *б* — «діаметр»

Для поперечних зрізів за нульовий приймають зріз одразу над кореневою шийкою, наступні беруть на висоті 0,5; 1,0 або 2,0 м (залежно від висоти дерева). Крім поперечних зрізів запропоновано методику забору зразків відповідно як «сектора» або «діаметра» (Lovelius 1970, 1972). Обидва зразки беруть зі стовбура і включають лінію найбільшого росту. Це лінія найбільшого радіуса стовбура, тобто найбільшої відстані від серцевини до периферії. З обох сторін від цієї лінії на відстані 1,5–2,0 см від неї під кутом до поверхні зрізу роблять два розрізи у стовбурі в напрямку до центра та у глиб стовбура (рис. 1.16). Такий спосіб забору зразків має очевидні переваги: а) простота й висока швидкість підготовки до вимірювання річних кілець; б) можливість диференціації псевдокілець і специфічності меж сезонних частин річного шару; в) зручність транспортування та зберігання зразків (зразки, огорнуті пергаментним папером, добре зберігаються і не дають тріщин у процесі висихання, чого майже неможливо уникнути під час роботи з поперечними зрізами); г) зручність

таких зразків для міжнародного обміну.

Ширину річних кілець вимірюють з використанням мікроскопа та / або біноклярного збільшувального скла. Вимірювання проводять у напрямку від периферії до центра стовбура, вздовж лінії найбільшого росту. Також зазначають величину весняного та літнього приростів у межах кожного річного шару. Для чіткішої видимості кілець зразок змащують водно-гліцериновою сумішшю. Очевидно, що для таких вимірів вкрай небажаною є «втрата» кілець, тобто неврахування їх наявності у місцях мінімального приросту. Як показує практика, такі «втрати» кілець уздовж лінії найбільшого росту трапляються надзвичайно рідко. Помилку можна уникнути, користуючись «скелетними діаграмами» й порівнянням рядів вимірів великої кількості зразків.

1.3. Методи і шкали біоіндикації

Результати вимірювань (у міліметрах або індексах) вносять до таблиці. Для обробки серій вимірів використовують такі методи:

1. Графічний метод — отримані дані відображають у вигляді графіків, які зіставляють, виділяють реперні роки, що слугують основою для контролю.

2. Метод порівняння із середнім значенням — розраховують середні показники і знаходять мінімальні й максимальні відхилення від середнього.

3. Метод модульних коефіцієнтів — показники кожного річного кільця перемножують на сталу для цього виду величину (Шведов, 1892) або такі показники ділять на середній річний приріст (Douglass, 1919).

4. Метод «накладених» епох — накладання графіків з метою пошуку реперних екстремальних значень.

5. Метод «декадної матриці» — групування даних за десятиліттями.

6. Метод матриці 12-річного циклу — групування даних за 12 років, що збігається з коливаннями місячно-сонячних циклів.

Отримані дані обробляють статистично для визначення варіабельності росту та перевірки достовірності зв'язку між певними факторами і темпами приросту (критерій Стьюдента та інші статистичні методи). У вивченні приросту річних кілець головними характеристиками варіабельності є відхилення приросту від середньої поточної довготривалої норми та абсолютні значення приросту. В деяких випадках також враховують значення варіабельності сезонних (весняної і літньої) частин річного кільця.

Дендроіндикація природних явищ. Аналіз річних кілець доводить загальний факт залежності інтенсивності росту дерев від циклів сонячної активності. Як показали дослідження М.В. Ловеліуса (Lovelius, 1997), метод дендроіндикації дає можливість визначати особливості природних кліматичних коливань, що відбувались за останні 100—1000 років і більше, у різних географічних регіонах, у тому числі й таких, де інструментальні метеорологічні вимірювання не проводились. Зокрема, аналіз варіабельності росту хвойних на північній та верхній межах лісів показав 12- і 24-річні цикли варіабельності, що за тривалістю нагадують 11- і 22-річні сонячної та геомагнітної активності.

Дослідження, що проводили з метою визначення загальних тенденцій варіабельності росту дерев за останні 300—500 років у Субарктичній Євразії, на Алясці та в болотистих лісах Західного Сибіру, надзвичайно добре відобразили так звану стадію Фернау (багатовікову фазу наступу льодовиків і відносного похолодання у 1590—1850 рр.). Такі зміни природних умов стали наслідком зниження активності Сонця: у найвищих піках 11-річних циклів активності 1591, 1649, 1693 та 1706 рр. сонячна активність була відповідно на 33, 37, 53 і 37 % нижча за норму. Кульмінацією стадії Фернау став 1693 р., коли сонячна активність була найнижчою за 700-річний період, починаючи від XIII ст. Це спричинило надзвичайно сильні морози в регіоні Крайньої Півночі та активізацію зледеніння.

Крім того, ці дослідження показали, що надалі впродовж першої половини XX ст. приріст дерев інтенсивно збільшувався і це стало реакцією на потепління Арктики, початок якого інструментально зафіксовано у 1918—1920 рр. Наступна стадія представлена різким погіршенням росту, починаючи

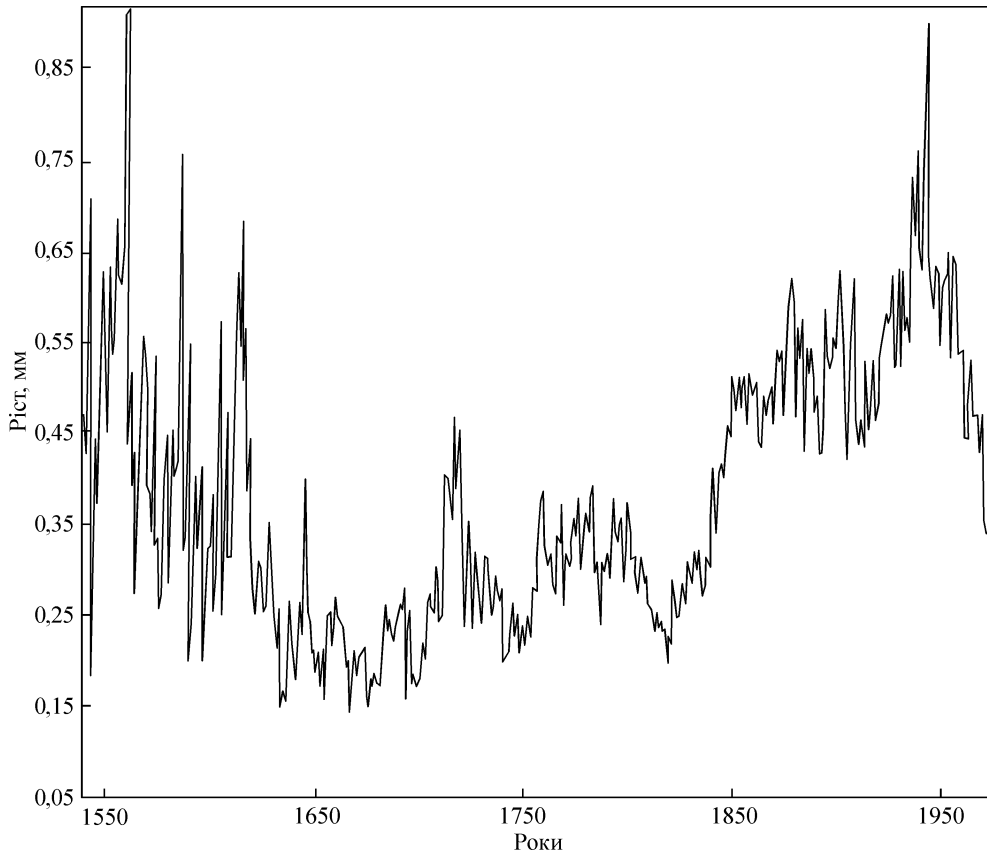


Рис. 1.17. Фрагмент узагальноної дендрограми, створеної на основі середніх значень росту хвойних у 10 північних регіонах Євразії (Lovelius, 1997)

від 1943 р. і до кінця ХХ ст. Спроби пояснити таке зниження привели до появи гіпотези, згідно з якою в ХХ ст. ми пережили стадію похолодання, яка виникла на фоні багатовікової фази зниження вологості, що почалась 100—200 років тому (Шнітніков, 1957, 1979) (рис. 1.17).

Для прикладу можна навести висновки досліджень, які проводили у заказнику «Толвоярві» на території Південної Карелії (Російська Федерація). Матеріалом слугували дерева хвойних порід: сосна звичайна (*Pinus sylvestris* L.), ялина європейська (*Picea abies* L.), модрина сибірська (*Larix sibirica* Ledeb.), ялівець звичайний (*Juniperus communis* L.).

За аналізом зразків було отримано тривалі дендрохронологічні ряди на основі живих соснових деревостанів території Південної Карелії. Тривалість шкали, тобто найстарішого дерева у заказнику, оцінюється 451 роком. При цьому середній вік досліджуваних соснових дерев становить 156 років. У віковій структурі соснових лісів цієї території зазначено зсув у бік старих дерев. Із сосен, які аналізувались, 25 % мають вік понад 200 років, близько 14 % — від 150 до 200 років і 31 % — від 100 до 150 років.

1.3. Методи і шкали біоіндикації

У межах досліджуваного ландшафтного заказника майже всі типи лісів підлягали антропоційному впливу, наприклад суцільним і вибірковим рубкам. Однак у них траплялись соснові деревостани віком від 100 до 300 років і більше. Винятками є лише частина деревостанів, які зростають у заболочених місцевостях.

Середні показники приросту деревини можуть відображати умови місцевості для формування річних кілець. Однак дендрохронологічні дослідження дають змогу визначити найбільш сприятливі та несприятливі періоди для росту тих чи інших деревостанів. Наприклад, один зі зразків мав максимальний вік серед соснових деревостанів — 451 рік. Це дерево росте на мінеральному схилі похилого підвищення, на краю мезотрофного болотного масиву і має міцний стовбур діаметром близько 1 м.

На отриманій кривій ширини річних кілець цього дерева добре помітні позитивні періоди сприятливих і несприятливих умов для росту. Ймовірно, що ці періоди пов'язані з коливанням показників клімату. В пізнішому віці дерево неодноразово зазнавало пірогенної дії, що засвідчує наявність пожежних шрамів на стовбурі. Проте у серії річних кілець не зафіксовані характерні для періодів пожеж оранжеві прошарки, через це датувати їх неможливо. Швидше за все низові пожежі значно не вплинули на ріст дерев.

Крім датування природних змін дендроіндикаційні дослідження дають можливість встановлювати періоди прояву антропоційної дії: сільськогосподарського освоєння території, будівництво доріг та ін.

Можна навести приклад застосування методів дендроіндикації для вивчення структури і динаміки прибережних екотонних груп рослин зони тайги. О.Є. Стьопчкіною та Д.В. Севастьяновим (1999) у котловині оз. Водлозеро (національний парк «Водлозерський») було проведено дослідження стану прибережних екотонів. Вони вивчали особливості сучасного стану груп рослин у різних місцях зростання на межі вода—суша у зв'язку з антропогенною зміною рівня оз. Водлозеро.

У процесі післяльодовикового розвитку ландшафтів цієї території та природної еволюції озера відбувалось тривале пониження його рівня, скорочення площі акваторії й перетворення усєї лімносистеми. Сліди вищого, ніж нині, рівня озера в минулому збереглись у вигляді серії з 4 високих берегових терас. На цьому фоні проявлялись сезонні коливання рівня води в озері, які призвели до утворення біогеоценозів певного типу. Внаслідок цього змінилась структура не лише самої лімносистеми оз. Водлозеро, екосистем його прибережно-водної зони, а й інших наземних екосистем озерної котловини. При цьому саме з використанням кернів, взятих під час коливання приросту річних кілець, вдалось встановити деякі закономірності розвитку прилеглих екосистем.

Цікаві дослідження проведено у районі падіння Тунгуського метеорита. Моніторинг стану дерев, що вижили після катастрофи, показав деяке збільшення інтенсивності приросту, починаючи від моменту вибуху, спричиненого падінням небесного тіла. На основі цього у науковій літературі першої половини ХХ ст. сформульовано гіпотезу «Тунгуського стимулятора росту». Однак недавні дослідження М.В. Ловелюса довели, що рівень щорічного приросту дерев у районі Тунгуської катастрофи повернувся до нор-

ми після 1940 р. Аналіз даних за річними кільцями показав, що ритмічні цикли росту дерев не можуть бути порушені навіть катастрофічно сильними впливами, але на це впливає сонячна активність.

За результатами аналізу річних кілець дерев у Фінляндії визначено, що у сосни звичайної (*Pinus sylvestris* L.) варіації вмісту нукліда ^{14}C найбільше корелює з літньою температурою повітря під час вегетаційного періоду (Філатов, 1997). Коефіцієнти кореляції між значенням середньомісячної температури та концентрацією вуглекислого газу в річних кільцях дерев Північної Фінляндії найвищі для липня та серпня, впродовж періоду максимального росту дерев. Встановлено, що активність росту залежить від зміни температур повітря протягом року.

Крім сонячної активності на ріст дерев також можуть впливати особливості циркуляції атмосфери й характер вітрів. Проведені дослідження росту модрина Гмеліна (*Larix gmelinii*) на масиві Арі-Мас (п-ів Таймир) показали, що структура річних кілець дерев тут не підпадає під загальне правило, згідно з яким ріст стовбура найбільш інтенсивний з південної сторони і найменш — з північної. Річні кільця цих дерев були найширші з північно-східної сторони, а найвужчі — з південної, що повністю збігається з характером розподілу вітрів на цій території. За таким збігом кривих росту розподілу вітрів можна дійти висновку, що «оригінальність» росту стовбура на північній межі поширення дерев може використовуватись для отримання картини розподілу вітрів у період росту для тих областей, де не проводили ніяких метеорологічних спостережень.

Оцінку приросту деревини модрина від виверження вулканів досліджували на Камчатці. Падіння темпів росту деревини спостерігались у зв'язку з наближенням виверження, що, очевидно, пов'язано з інтенсифікацією «куріння» вулкана, погіршенням метеорологічних умов і зниженням доступу сонячної радіації. Крім того, суттєва зміна структури атмосфери, ймовірно, також призводить до пригнічення росту. Найбільше зменшення росту відповідає року виверження і залишається таким ще впродовж 2 років. Лише починаючи з 3-го року після виверження приріст починає збільшуватись, досягаючи норми на 13—14-й рік (Lovelius, 1997).

Крім охарактеризованих явищ за результатами аналізу річних кілець можна індикувати багато інших природних процесів, таких, як коливання рівня ґрунтових і поверхневих вод, варіювання глибини вічної мерзлоти та зледеніння, періодичність посух тощо.

Дендроіндикація антропогенних впливів є порівняно новим напрямом використання інформації про ріст деревних рослин. Методологічна основа цього аспекту дендроіндикації поки що знаходиться на стадії розробки. Однак накопичені дані дають змогу стверджувати, що сильні антропогенні впливи, пов'язані насамперед із забрудненням атмосфери, води та ґрунтів, безумовно, відбиваються на особливостях росту дерев. Дендроіндикаційні дослідження поблизу Новоросійського цементного заводу показали, що різке зменшення росту дерев у зоні пилового забруднення розпочалось з 1950-х років, коли завод почав діяти (рис. 1.18).

Аналогічні дослідження проведено й у санітарних зонах заводів деревообробної промисловості у м. Братськ. Ці комплекси сумно відомі своїми

1.3. Методи і шкали біоіндикації

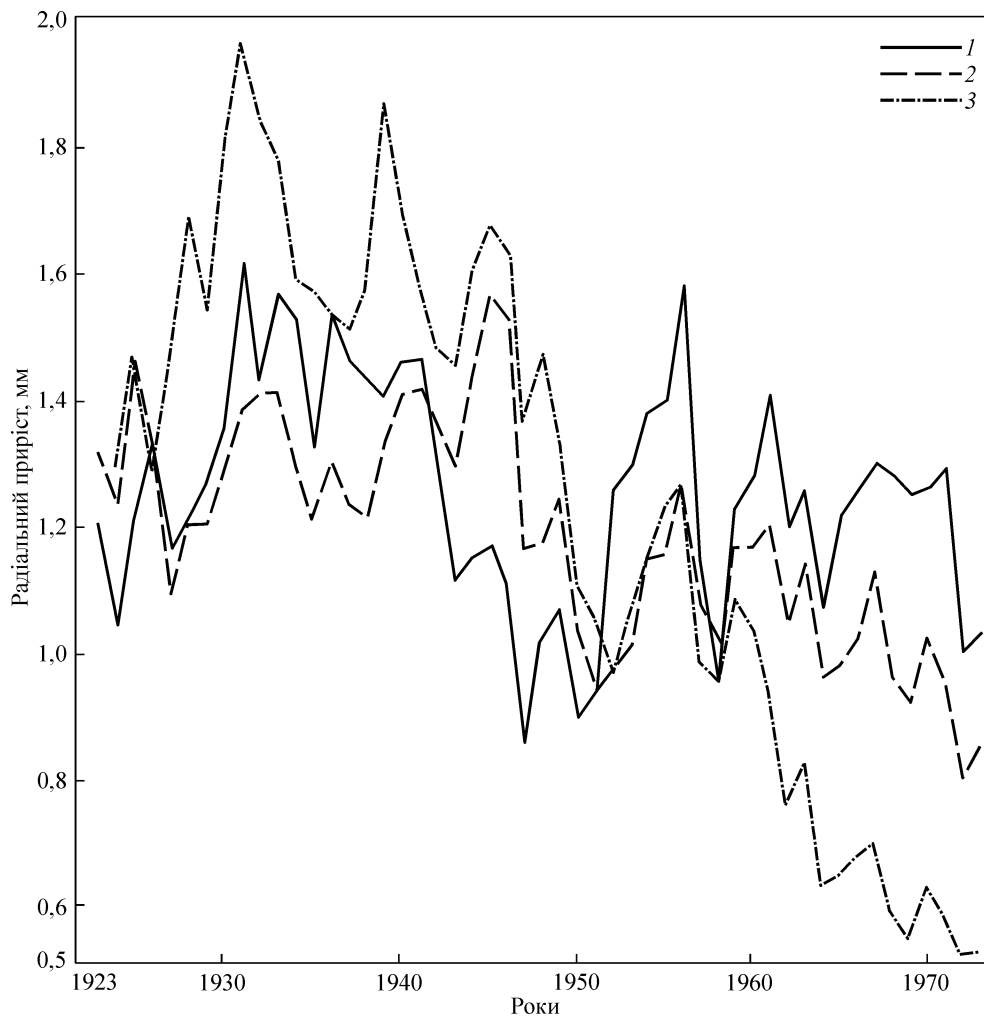


Рис. 1.18. Радіальний приріст *Quercus petraea* поблизу Новоросійського цементного заводу (Lovelius, 1997):

1 — контроль; 2 — перша трансекта; 3 — друга трансекта

величезними викидами в атмосферу цілого спектра агресивних забрудників, серед яких гідрогенфторид, сірчиста кислота, сірководень, метилмеркаптан, хлор тощо. За даними Сибірського Інституту фізіології рослин і біохімії, на 1973 р. площа уражених лісів становила 100 000 га, з яких 9600 га лісу висохло. Аналіз річних кілець 20 модельних дерев показав стрімке зниження приросту дерев аж до повної загибелі від початку функціонування підприємства (рис. 1.19).

Підвищений інтерес вчених різних країн до використання аналізу річних кілець для вирішення прикладних питань став наслідком створення національних і міжнародних банків даних з річних кілець, які застосовують,

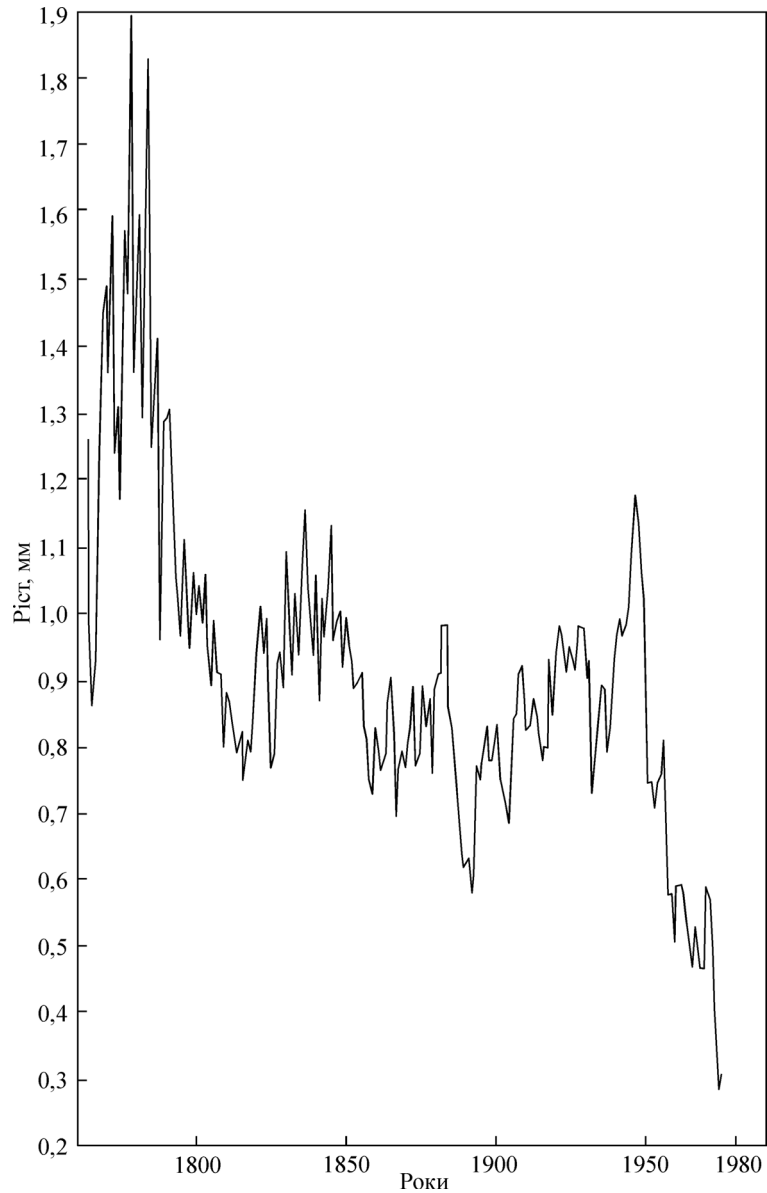


Рис. 1.19. Дендродіаграма росту річних кілець *Pinus sylvestris* у зоні забруднення викидами деревообробних підприємств у м. Братськ (Lovelius, 1997)

зокрема, для збору інформації про зміни клімату в часі, які не були охоплені інструментальними вимірами, тобто для реконструкції клімату. Також ця методика дає змогу досліджувати ріст як індекс поведінки деревних рослин у просторі й часі, як реакцію на зміну природних умов та антропогенні впливи локального, регіонального і глобального рівнів.

1.3.6. Дистанційна біоіндикація

Глобальні зміни, які відбуваються на планеті, створюють проблему їх фіксації на великих територіях у найкоротший час. Ця необхідність зумовила розвиток дистанційної біоіндикації, успіх якої залежав від розвитку авіації, космічної техніки і методів дистанційних досліджень, великих можливостей аерофото- та спектроскопії. Такі дослідження розпочалися у другій половині XIX ст., і, пройшовши значний етап розвитку, удосконалились. Проте слід наголосити, що дистанційна біоіндикація відображає лише певний рівень організації структури екосистем і, таким чином, має верхню і нижню межі. З її використанням можна легко відстежити поширення (площі покриття) певного типу угруповань, продуктивність, фізіологічний стан, навіть вести пошуки місцезнаходжень окремих рідкісних видів, наприклад, видів роду ковила (*Stipa*), азалії понтійської (*Rhododendron flavum*) під час їх квітучості, проте безперспективним було б намагатись знайти локалітети маленьких видів типу вудсія (*Woodsia*), плаун (*Lycopodium*), орхідних (*Orchidaceae*) чи навіть таких, що мають більші розміри, але не вирізняються великими квітами. Труднощі дистанційної (як і прямої) біоіндикації полягають у тому, що реакція індикатора відображає кумулятивний ефект, який може бути спричинений різними чинниками (прямими та опосередкованими, антропогенними, природними). При цьому, з одного боку, накладаються ширші «фонові» фактори, а під час дистанційних досліджень їх розвести набагато складніше, ніж у ході безпосередніх прямих досліджень. З іншого боку, сам індикатор може знаходитись в різному віковому стані, мати різний цикл розвитку.

Знаючи характер кореляції між поширенням певних видів і рослинних угруповань з показниками (факторами) абіотичного середовища (наприклад, водного режиму, засолення тощо), можна вийти на безпосередню їх біоіндикацію. Водночас, якщо раніше використовували безпосередні візуальні ознаки біоти, що фіксувалися за допомогою аерофотозйомки, то нині все ширше застосовують допоміжні пристрої, які активують дію (збудження) тих або інших фізіологічних процесів (флуоресцентне випромінювання тощо).

Отже, біотичні об'єкти та вимірювальна дистанційна апаратура є основними важливими ланцюгами, що стоять між природними абіотичними індикаторами і способом їх оцінювання.

Одним із найважливіших питань дистанційної біоіндикації є так зване дешифрування інформації в широкому сенсі. З одного боку, це може бути виділення ключових типів екосистем на місцевості, до яких прив'язані пункти аерофотозйомки, з іншого — виміри, що дають змогу знайти кореляції між певними показниками біосистеми, структурою чи їх фізіологічним станом та абіотичними факторами, які проводять попередньо в наземних умовах. Саме такий підхід, коли сформульовано чіткі завдання і ведеться цілеспрямований пошук, дає можливість ефективно використовувати результати біоіндикації, а не навпаки: отримання інформації і намагання її дешифрувати, прив'язати до якихось нових структур або процесів, які за період такої прив'язки можуть змінитись. Проте й останній підхід існує (наприклад, використання космічних знімків за попередні роки). Ще в

30-х роках минулого століття під час аналізу картографічних матеріалів Замбії та Заїру було помічено прогалини рослинності «дамбо», пов'язані із надмірною кількістю міді й кобальту в ґрунті, внаслідок чого відкрито вісім великих рудних басейнів, що формують Замбійський мідний пояс.

Якщо під час аерофотозйомок використовували візуальні характеристики рослинних угруповань (характер біоморф, ступінь проективного покриття, проекцію крони, фенологічний розвиток тощо) чи окремих домінуючих видів, то сучасне технічне забезпечення (прилади, датчики) дає змогу застосовувати об'єкти біоіндикації як на цитомолекулярному рівні (електронні переходи, пов'язані з процесами поглинання або випромінювання енергії, які супроводжують фотосинтез, дихання і т. д.), так і на клітинному (їх метаболізм), організмовому (фізіономія, морфометрія, морфологія), популяційно-видовому (фенофаза, ступінь покриття і трапляння), ценотичному (продуктивність, структура ценозу) та біосферному (глобальні співвідношення, зміни) рівнях (Мовчан и др., 1993).

Чутливість біоіндикаторів залежить від їх адаптаційної здатності, реакції на ті чи інші зміни і екосистеми та від впливу абіотичних факторів, наприклад здатності до зміни забарвлення (хлорози, некрози), які легко фіксуються дистанційними методами. З цією метою для біоіндикації застосовують такі показники, як індекс листової поверхні (відношення площі листків до відповідної площі поверхні землі), наземної біомаси, проективного покриття, ступеня трапляння, фотосинтетично активної радіації (ФАР), тобто тієї сонячної радіації, що використовується у процесі фотосинтезу. Оцінка цих ознак потребує попередніх наземних досліджень, які забезпечують надійність дешифрування (Лялько та ін., 2006).

Сучасні методи дають можливість оцінити спектральні характеристики рослин, зокрема вміст і співвідношення хлорофілів *a* та *b*, каротиноїдів, феофітинів, феофорбідів, а причина таких змін співвідношень пов'язана з дією певних чинників. За допомогою зазначених методів оцінюють якість води у водоймах (ступінь їх евтрофікації), а на основі рослин, які квітнуть або використовуються в озелененні, — якість міського середовища.

Дистанційну біоіндикацію широко застосовують для оцінювання стану лісових масивів, їх таксації. На основі замірів температури розроблено програму оцінки ризиків появи пожеж і передбачення способів їх ліквідації. В аридних зонах оцінюють продуктивність і запаси біомаси пасовищ, що важливо для організації випасу протягом сезону у великих масштабах.

Біоіндикаційні дослідження часто використовують у сільському господарстві для прогнозування врожаю певних культур і сортів за індексами листової поверхні, фотосинтезом та евапотранспірацією. Для цього розроблено певні алгоритми, що враховують як показники залежно від відповідних фаз розвитку, так і кореляцію з кліматичними показниками (температурою, рівнем опадів, тривалістю світлового дня) та агрономічними даними (родючістю ґрунту, особливостями агротехніки, ступенем забур'янення) і т. д.

Методом дистанційної біоіндикації оцінюють осередки зараження територій та їх фітосанітарний стан, зокрема такі хвороби, як грибкові захворювання злакових культур, ураження полів картоплі фітофторою, мучнисто-росяними захворюваннями, спричиненими розвитком специфічних грибів-паразитів.

1.3. Методи і шкали біоіндикації

Відповідно до дистанційних рівнів біоіндикації виділяють наземні, маловисотні, висотні та космічні дослідження. Залежно від того, яку апаратуру застосовують, методи поділяють на пасивні й активні. Пасивні методи передбачають оцінку відбитих сонячних (або природних) променів, активні використовують власні джерела випромінювання (лазер тощо).

Ключовими в дистанційній біоіндикації є технічні інструментальні засоби, від яких залежить ефективність методу. Для цього застосовують оптичну апаратуру, робота якої ґрунтується на спектральних каналах у видимій або інфрачервоній ділянках спектра в діапазоні 0,4—14,0 мкм, що збуджує хлорофіл і дає можливість розрізнити домінуючі види рослин, оскільки оптичний діапазон електрохвиль більшої довжини створює перешкоди в атмосфері.

Дистанційну біоіндикацію використовують дуже давно, з кінця XIX ст. Відомо, що в 1897 р. у Німеччині для створення карт лісів застосовували фотознімки, отримані з повітряної кулі (Estes, 1985). З 20-х років XX ст. аерофотознімки використовували для картування лісів, сільськогосподарських угруповань у США та Канаді, але суттєві зрушення сталися після Другої світової війни, оскільки під час війни аерометод застосовували дуже широко, зокрема і на території колишнього СРСР.

З 1960-х років почали використовувати багатоканальні оптико-механічні сканери з цифровим виведенням результатів (радіометри, багатоспектральний сканер — БСС), що суттєво розширило можливості дистанційної біоіндикації у розпізнаванні та ідентифікації сільськогосподарських посівів. Зокрема, в 1972 р. на супутнику «Лендсат» НАСА за допомогою тангометра було здійснено ідентифікацію посівів сільськогосподарських культур і прогнозування їх втрат, а згодом — природних ресурсів Землі, роботи з геологічних пошуків корисних копалин, геодезії, океанографії. Удосконалення апаратури (застосування сканера типу ТМ — «тематичний картограф») забезпечило збільшення кількості каналів прийому (від 4 до 7) та їх звуження, що збільшувало шанси отримувати якісніші результати (підвищувати швидкість передавання отриманих даних, уникати «шумових» ефектів) (табл. 1.10).

Наступним етапом стала заміна оптико-механічних систем багатоканальними радіометрами з лінійною матрицею фотоприймача (модульний оптико-електронний багатоканальний сканер — МОБС), що був застосований в 1983 р. на борту корабля багаторазового використання «Шатл». Він мав два, але дуже вузьких спектральних канали, що дало змогу досягти високого рівня (роздільна здатність): $0,6 \pm 0,025$ та $0,9 \pm 0,075$ мкм. Якщо зображення на БСС давало можливість отримувати відображення поверхні до 80 м, на сканері ТМ — 30 м, то на основі МОБС — з висоти 30 км отримували розмір відображення на поверхні Землі 20×20 м. При цьому широта відображення дорівнювала 140 км.

Один із методів аерофотозйомки полягає у реєстрації теплового сигналу оптичним механічним сканером, в якому енергія перетворюється на електричний сигнал, на основі чого отримується зображення. З використанням таких досліджень добре індикуються торф'яники, що мають нижчу температуру, ніж інші типи еконіш (Talvitl et al., 1981; Брукс, 1986).

Р о з д і л 1. Основи та методи біоіндикації

Т А Б Л И Ц Я 1.10. Характеристика спектральних каналів на сканері типу ТМ супутника «Лендсат» (Кронберг, 1988)

Номер каналу	Спектральний діапазон, мкм	Призначення
1	0,45—0,52 (синьо-зелений)	Вивчення прибережних вод океанів, морів, озер; розпізнавання хвойних і листяних порід дерев, відкритих ґрунтів і рослинності
2	0,52—0,60 (зелено-жовтий; включає максимум відбиття зеленню 0,55 мкм)	Визначення стану рослинності
3	0,63—0,69 (червоний; має смугу поглинання хлорофілу)	Діагностика стану рослинності в комбінаціях з іншими каналами
4	0,76—0,90 (ближній інфрачервоний)	Визначення складу біомаси в прибережних водах, конфігурації берегових ліній природних водойм; у комбінації з каналом № 3 використовується для діагностики стану, розпізнавання сільгоспугідь та інших культурних елементів ландшафту, площ лісової і чагарникової рослинності
5	1,55—1,75 (інфрачервоний)	Визначення складу води в рослинах і ґрунтах; розмежування хмарного і снігового покривів; геологічне картування
6	10,40—12,50 (тепловий інфрачервоний)	Діагностика стресів рослинних об'єктів; розмежування ґрунтів за вологістю, теплової зйомки
7	2,08—2,35 (середній інфрачервоний)	Розпізнавання гірських порід; складання прогнозних карт мінеральної сировини

Для аеробіоіндикації широко застосовують відеоспектрометри типу AIS та AVIRIS, у яких дифракційні решітки або призми слугують для отримання певних спектрів відображення з високим ступенем розділення у широких спектральних діапазонах. Якщо перший дає можливість отримувати інформацію в 128 спектральних каналах у діапазоні спектра 1,2—1,4 мкм з мінімальним полем огляду 7,5 м, шириною 240 м з висоти 3 км, то другий характеризується збільшенням кількості каналів до 224 у діапазоні 0,4—2,4 мкм з полем огляду 20 × 20 м, шириною смуг 11 км з висоти 20 км, що реєструє тонкі деталі на поверхні Землі.

Таким чином, технічні можливості удосконалюються в напрямі більшого охоплення території в найкоротший час, деталізації якості зображення, точності відтворення, що збільшує ефективність біоіндикації.

Згідно з узагальненнями Дж. Естеса (Estes, 1985), внаслідок зміни в технічному оснащенні, застосуванні супутникових багатоканальних сканувальних радіометрів, комп'ютерної техніки сталися якісні зміни в біоіндикації:

- фотографічні методи замінилися електронними системами;
- аналогова реєстрація — цифровою;
- ручна обробка даних — комп'ютерною;
- авіазйомки — космічними зйомками;
- проста ідентифікація рослин — розпізнаванням образів з використанням складних алгоритмів;
- надходження від одного джерела зйомки — системою обробки даних;
- перехід від локальних до глобальних масштабів дослідження.

1.3. Методи і шкали біоіндикації

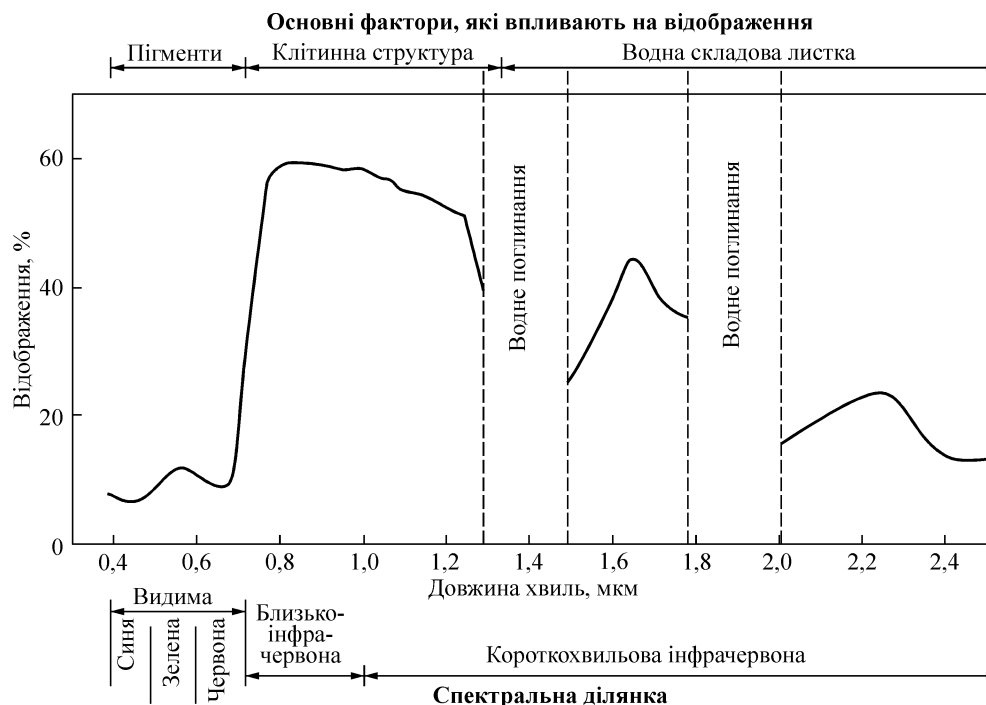


Рис. 1.20. Хід оптичного відображення для «середнього зеленого листка»

Вважають, що таке вдосконалення технічного забезпечення в перспективі дасть змогу проводити картування екосистем та їх складових, оцінювати роль абіотичних факторів (накопичення біомаси, трансформація енергії залежно від регіональних зональних особливостей і часових зрізів), тобто характер енергетичних потоків, зокрема і біогеохімічних процесів залежно від впливу антропогенного фактора (кризових процесів).

Важливим аспектом у методичному відношенні є правильний вибір спектральних каналів, що дає можливість отримати достовірні дані та уникати «шумів».

Під час оцінювання стану природних фітоценозів використовують вегетаційні спектральні індекси, які відображають кількісні зміни фотосинтетично активної біомаси (а отже, пов'язані з індексом листової поверхні, вмістом хлорофілу, наземною біомасою, проективним покриттям). Проте тут виявилось чимало проблем, оскільки ці показники залежать від домінуючих порід, структури ценозів, сезонності (фенології), температури, вологості повітря і т. д., що слід враховувати. Пошук кореляції між зазначеними показниками потребує проведення попередніх наземних експериментів на спеціальних тестових полігонах. За результатами проведених експериментів було отримано усереднені оптичні показники «середнього зеленого листка» (рис. 1.20).

Відображення променів різних частин спектра дає змогу отримувати відповідні характеристики фотосинтезуючих органів рослин. На основі ви-

димой частини спектра (0,4—0,7 мкм) аналізують стан пігментного комплексу. Видова специфіка рослин, що мають різну структуру листової пластинки, найкраще виявляється в ближньому інфрачервоному діапазоні спектра (0,7—10,0 мкм). Середня інфрачервона ділянка (1,3—2,6 мкм) характеризує водну компоненту в мезофілі листків. У ході росту листків їх відображувальна здатність знижується у видимій частині, а зростає в інфрачервоній, що пов'язано із накопиченням пігментів і збільшенням кількості міжклітинників у мезофілі. Під час старіння листків спостерігають зворотну картину.

Отже, спектральні характеристики суттєво змінюються залежно від фізіологічних процесів, фенофази, впливу зовнішніх факторів (Уфимцева, Терехина, 2005).

Іншим аспектом є оцінка різноманітних змін, стресів (хвороб, недостатнього живлення, дефіциту води) на підставі дистанційної біоіндикації, яку теж проводять порівнянням відповідних спектрів з типовими спектрами досліджуваного виду.

Наприклад, за нестачі азоту зростає відображення у видимій частині спектра і знижується в ближній інфрачервоній. Аналогічну картину спостерігають у разі забруднення листків важкими металами та їх старіння (Кочубей и др., 1984).

Дефіцит певного фактора може проявитись у різних формах і процесах функціонування біосистеми.

З метою оцінки функціонального стану рослинності використовують індекси, пов'язані з особливостями відображення рослинами світлового потоку на різній довжині хвиль. Найінформативнішими є видима (канал R_1), ближня інфрачервона (R_2) та середня інфрачервона (R_3) ділянки спектра. Застосування таких індексів (відношення R_2/R_1 , R_3/R_1 і т. д.) дає відповідну інформацію і знижує вплив шумів (Уфимцева, Терехина, 2005).

У разі пошкодження рослинності промисловими викидами спочатку відбувається водний стрес, що фіксується в середній інфрачервоній ділянці спектра (R_3), а потім, у разі дії SO_2 , — зміни клітинної структури, деструкція хлорофілу і знищення пігментів, яке відображається у змінах ближньої інфрачервоної (R_2) та видимої (R_1) ділянок спектра (Rabe, Kreeb, 1980). Тому для оцінки фотосинтетичної активності і величини фітомаси використовують вегетаційний індекс (normalized difference vegetation index — *NDVI*), який визначають за формулою

$$NDVI = \frac{I_n - I_v}{I_n + I_v},$$

де I_n — відображення в ближній інфрачервоній ділянці спектра; I_v — у видимій.

Добрі результати функціонального стану рослин дає індекс віталітета (V), що характеризує відношення величини відображення на каналі R_1 до величини відображення на каналі R_3 : $V = (R_1/R_3) \cdot 10^2$.

З використанням цього індексу було проведено екологічну оцінку рослинності мегаполіса Санкт-Петербург (Уфимцева, Терехина, 2005).

1.3. Методи і шкали біоіндикації

Флуоресцентна спектроскопія. Це явище відкрив в 1852 р. Д. Стокс. Його суть полягає у тому, що в процесі фотосинтезу частина енергії світла перетворюється на хімічну, а частина йде на збудження молекул і висвічується в ультрафіолетовій та видимій частинах спектра. У складі останньої це проявляється в різних частинах спектра: червоній (дві ділянки: 680—690 і 720—740 нм), синьо-зеленій (440—480 і 510—540 нм). Найдослідженішою є червона ділянка, що пов'язано з неактивними формами хлорофілу, які відображують функціонування фотосинтетичних пігмент-білкових комплексів і засвідчують потенційні властивості фотосинтетичного апарату, зміну рівня фотосинтезу.

Це явище характеризується високою чутливістю і сьогодні його можна оцінювати на значній відстані відповідними приладами, що є основою дистанційної флуоресцентної спектроскопії як одного з методів біоіндикації.

Перед дистанційною флуоресцентною біоіндикацією ставлять такі завдання:

- діагностика стресових станів біотичних об'єктів і факторів, які їх викликають;
- розпізнавання біотичних об'єктів на певному рівні;
- оцінка визначення певних параметрів екосистеми (продуктивності, біомаси, інтенсивного фотосинтезу, дихання тощо).

Спектральні флуоресцентні характеристики виявились добрим індикатором обмінних процесів, а отже, й впливу на них різних зовнішніх чинників. У 70-х роках ХХ ст. у США, а в 80-х у колишньому СРСР розпочали дослідження цих процесів методами дистанційної діагностики. Нині їх проводять в межах інтернаціональної програми, вони викликають значний інтерес, оскільки відкривають великі перспективи. Наприклад, LIFT (Laser Induced Fluorescence of Tress) — моніторинг стану лісів на основі реєстрації флуоресценції хлорофілу (Мелешко, 1976) та IGARSS (International Geoscience Remote Sensing Symposium) — дистанційні зондування земної поверхні.

Найефективнішою для дистанційної біоіндикації є червона частина спектра (600—800 нм), яка відображає флуоресценцію хлорофілу *a*. Детально досліджено зв'язки цього процесу з фотосинтезом і специфіку останнього. Цінність фотосинтетичного потенціалу полягає в тому, що він не залежить від інтенсивності освітлення, а відображає фізіологічні процеси, однак недоліком методу є те, що він реагує на концентрацію хлорофілу і добре «стрибає» за показників менше 4 мг/дм², тобто зниженій концентрації, коли листки жовтіють.

При цьому встановлено, що чим більше енергії йде на фотосинтез, тим менше — на флуоресценцію, яка не перевищує 3—6 %, тобто між цими показниками існує зворотна залежність (Юденфренд, 1965; Клейтон, 1984; Lichtenthaler, Rinderle, 1988; Мовчан и др., 1993).

Завдання флуоресцентної біоіндикації полягає у встановленні зв'язку між видимими фізичними параметрами чи дослідженими змінами рослинних організмів і показниками флуоресценції, які фіксують приладами.

Такі дослідження розвиваються в двох напрямках: удосконалення технічної апаратури, її чутливості та розробки методики й інтерпретації отрима-

них даних. Стосовно апаратури, то її асортимент залежить від того, яким способом оцінюють флуоресценцію.

Залежно від джерела випромінювання виділяють пасивне й активне флуоресцентне зондування. У разі першого енергетичним джерелом є Сонце, оцінку інтенсивності природної флуоресценції проводять з використанням дискримінаторів (ФЛД), які фіксують інтенсивність природної флуоресценції на лінії 546,3 нм. Перевага методу полягає в тому, що оцінюється природна флуоресценція, а недолік — в її залежності від погодних умов, які суттєво впливають на показники, бо величина флуоресценції залежить від інтенсивності освітлення та інших погодних умов.

Фотосинтез досить чутливий до впливу різних факторів, що відображається на показниках флуоресценції (Lichtenthaler, Rinderle, 1988), тому такі дослідження проводять в ясну погоду. Цим вченим вдалось встановити залежність між зміною флуоресценції в ділянці червоного спектра у зв'язку з сильним і тривалим водним стресом, який відбивається в концентрації пігментів, зокрема хлорофілу. Дослідження зірваних листків кленів показало, що через 3—4 год у червоній частині спектра (420—490 нм) збільшується флуоресценція, яка потім спадає, натомість посилюється в синій та ультрафіолетовій (300—350 нм), що свідчить про необхідність аналізу всього спектра.

Встановлено, що відсутність N, P, Fe і K призводить до зниження флуоресценції хлорофілу, тоді як зміна кількості Ca, Mg і S на це не реагує. Поки що не вдається отримати чітких залежностей зміни спектра від забруднення повітря, рідіоактивних викидів тощо.

Хоча метод флуоресценції і дає можливість визначити стресовий стан за специфікою спектра, однак останній залежить від специфіки виду, онтогенезу, добових і сезонних періодів і тому це суттєво ускладнює застосування такого підходу.

З урахуванням цього, намагаються встановити спектр флуоресценції для кожного таксона і застосувати ці характеристики для видової ідентифікації, але такий підхід супроводжується багатьма труднощами, оскільки хід фізіологічних процесів характеризується такою варіабельністю, що зміна показників перебиває встановлені діагностичні показники для видів.

Отже, хоча спектр флуоресценції залежить від морфолого-біологічних ознак і фізіологічних процесів, проте використовувати їх в дистанційній біоіндикації складно, тому що не завжди вдається ідентифікувати з певною ознакою.

Метод активної флуоресценції полягає у штучному опроміненні об'єктів з використанням лазера, що викликає флуоресценцію хлорофілу. Основою дослідження слугує аналіз спектрів випромінювання або визначення їх тривалості після збудження. Останнє свідчить про ефективність процесу передачі енергії в фотосинтетичних системах (Bertolini et al., 1988). Однак труднощі застосування цього методу полягають у видовій специфічності спектрів, тому найкращий ефект можна очікувати під час оцінювання моновидових ценозів (Мовчан и др., 1993).

Лазерна томографія дає змогу отримати об'єктивні тримірні зображення, що давно використовують в медицині. Йдеться про отримання такого

1.3. Методи і шкали біоіндикації

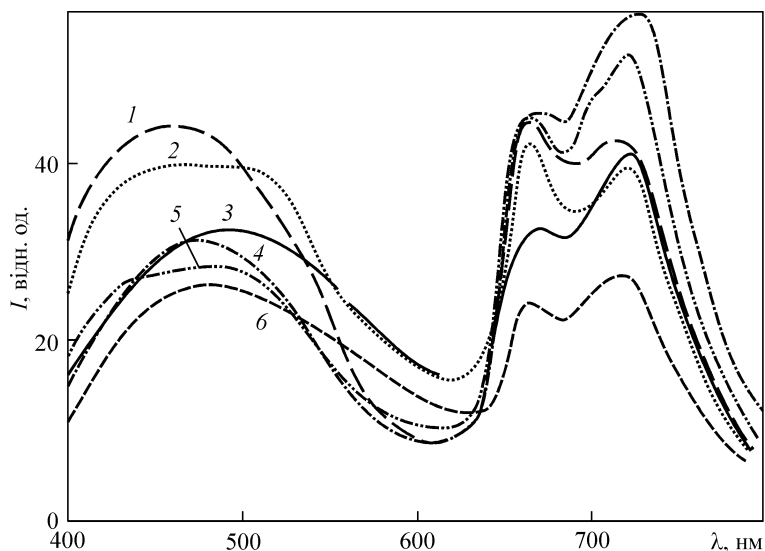


Рис. 1.21. Спектри флуоресценції здорових (1, 4, 5) і уражених борошнистою росою (2, 3, 6) листків пшениці (Мовчан та ін., 1993)

зображення біологічних об'єктів (рослинності), шляхи аналізу різних зрізів просторових структур, поєднання яких дає об'ємність.

Для отримання такого зображення об'єкт освічують променем лазера, а відображений промінь потрапляє до фотоприймача, який формує відповідне зображення. При цьому Я.І. Мовчан та співавт. (1998) виділили два аспекти цього процесу: 1) аналіз віддзеркалення світла від об'єктів (лазерна томографія у відбитому світлі); 2) аналіз флуоресцентного відображення, утвореного завдяки збудженню в процесі функціонування пігментів (хлорофілу) під час лазерного випромінювання певної довжини хвиль (флуоресцентна лазерна томографія). Якщо перший підхід відбиває морфологічну структуру, архітектоніку будь-якого (не обов'язково живого) об'єкта, то другий пов'язаний з фізіологічним процесом фотосинтезу, тобто продуцентами (автотрофами).

Разом з тим, як ми неодноразово підкреслювали, вміст хлорофілу та інтенсивність фотосинтезу суттєво змінюються залежно як від дії локальних факторів, так і від онтогенетичного розвитку рослин, тому цей показник є доволі чутливим, що знижує його індикаторне значення. Проте є певні сфери, у яких такий метод має великі перспективи. Наприклад, визначення проективного покриття, вертикальної структури рослинного покриву, оцінка розподілу хлорофілу по ярусах, співвідношення поверхні між площею зелених і жовтих листків, що свідчить про хід онтогенезу рослин і характер дозрівання певних сільськогосподарських культур. Крім того, ефективним є оцінювання ураженості культури різними захворюваннями (борошнистою росою, іржастими грибами), що мають дещо інший спектр флуоресценції порівняно зі здоровими організмами (рис. 1.21), некрозами, клорозами тощо.

РОЗДІЛ 2

ІНДИКАЦІЯ СТАНУ ЕКОСИСТЕМ ТА ЇХ ЗАБРУДНЕННЯ

2.1. БІОІНДИКАЦІЯ СТАНУ АТМОСФЕРИ

2.1.1. Хімічний склад повітря і характер його забруднення

Проблема забруднення атмосфери — одна із глобальних проблем сучасності. У багатьох випадках дані біоіндикаційних спостережень дають можливість отримати об'єктивніші відомості про стан навколишнього середовища, ніж фізичні чи хімічні дослідження, тому що тварини й рослини, перебуваючи у забрудненому середовищі, змінюють певним чином ознаки, а фізико-хімічні дослідження проводять періодично і далеко не за всіма параметрами, які мають значення у житті організмів.

Чисте повітря як передумова для нормального розвитку живих істот містить низку речовин, які скрізь на Землі представлені в рівних об'ємних частках (азот (N_2) — 78,08 %, кисень (O_2) — 20,95 %, аргон (Ar) — 0,93 %, вуглекислий газ (CO_2) — 0,03 %, водень (H_2) — 0,01 %, неон (Ne) — 0,0018 %, гелій (He) — 0,00052 %, криптон (Kr) — 0,0001 %, ксенон (Xe) — 0,00001 %). Ці компоненти відбивають власне хімічний стан повітря, в якому є сліди чадного газу (CO), озону (O_3), метану (CH_4), оксидів азоту (NO_x), аміаку (NH_3) і т. д. Вони проникають в атмосферу з вищих її шарів унаслідок погодних явищ (блискавок) або з надземних шарів під час розкладання й гниття відмерлих організмів чи інших процесів. Тому зміни складу повітря, які відзначаються на великих просторах, не завжди спричинені діями людини; вони можуть бути результатом природних процесів у місцях, що не зазнали антропогенного впливу. Так, над величезними площами, зайнятими хвойними лісами, відбувається концентрування терпенів й ізопренів, над болотами накопичується метан (CH_4), над осередками гнильних процесів — сірководень (H_2S) й аміак (NH_3), над морями й океанами — аміни, чадний газ (CO), галогеніди, оксид азоту (N_2O), сульфати і нітрати. Вулкани викидають великі кількості діоксиду сірки (SO_2), водню (H_2), чадного газу (CO) і сірководню (H_2S).

Те саме можна сказати про пил і аерозолі, що містять спори, пилок, органічні й мінеральні часточки, які піднімаються курними піщаними бурями, а також представлені викидами вулканічного походження. Нарешті, варто нагадати про сажу і попіл від великих пожеж. Усе це міститься у чистому повітрі у вигляді його непостійних складових, які з'явилися без втручання людини. Втім унаслідок людської діяльності також підвищується концентрація перелічених забруднювальних речовин.

2.1. Біоіндикація стану атмосфери

На атмосферу суттєво впливають антропогенні чинники (діяльність заводів, фабрик, транспорту), в місцях скупчення та функціонування яких спостерігається постійно висока концентрація тих або інших газів. Вони поширюються на значні відстані, розчиняються в опадах і проникають у ґрунт настільки, що можуть змінювати ґрунтоутворні процеси, адсорбуються організмами. Крім газів суттєвими є дрібні механічні домішки у вигляді пилу, що поширюються в атмосфері. За темпами надходження до атмосфери і токсичності найнебезпечнішими порівняно з іншими інгредієнтами промислових викидів є важкі метали, які за значущістю щодо забруднення посідають перше місце (Никитин, Новиков, 1980). Хоча фонове забруднення в багатьох районах ще не помітне, проте негативні тенденції поширюються, поглиблюються, тому для своєчасного попередження досить важливою є розробка системи раннього виявлення таких змін. У цьому велику роль відіграють методи біоіндикації.

Розміщення промислових підприємств на території міста, характер викидів (висота джерела забруднення) і умови їх розсіювання впливають на сезонні зміни цих показників у атмосфері.

У містах, де рівень забруднення повітря формується переважно внаслідок впливу викидів від низьких джерел (наприклад, від автотранспорту), відзначають порівняно плавні зміни концентрацій забруднювальних речовин від місця до місця. У містах зі значною кількістю низьких і високих джерел викидів розсіювання забруднювальних речовин залежно від типу джерел за тих самих метеорологічних умов відбувається по-різному, тому річний хід їх концентрацій в атмосфері є досить складним.

Отже, провести чітку межу між антропогенним і природним забрудненням повітря часто неможливо. Проте залишається непорушним той факт, що забруднення атмосфери речовинами індустріалізації, які були зовсім відсутні або наявні лише в незначних кількостях, за останні десятиліття набуло загрозливих масштабів.

Антропогенне забруднення повітря виявляли ще в середні віки: вже тоді використання кам'яного вугілля як палива призводило до утворення шкідливих газів. Унаслідок розширення й концентрування промислових об'єктів і житлових комплексів, а також із розвитком транспорту забруднення повітря на всіх ділянках промислово розвинених країн досягло таких масштабів, які потребують вживання заходів протидії забрудненню та контролю за станом атмосфери.

Виділяють глобальне фонове забруднення атмосфери, обумовлене сукупністю світових викидів (або викидів окремих країн), і локальне забруднення атмосфери, обумовлене викидами джерел у певному місці. Характерною рисою фонових забруднень є одночасність зміни його над великими територіями під впливом атмосферних процесів. Кількісну оцінку рівня забруднення повітря виражають через концентрацію забруднювальної речовини. Як відомо, в атмосфері вона дуже мінлива у часі та просторі, і значення в одному й тому самому місці в різні моменти часу або в той самий момент у різних місцях суттєво відрізняються. Тому як рівень фонових забруднень атмосфери зазвичай приймають концентрацію забрудню-

вальної речовини, отриману усередненням значень на великій площі або за тривалий період (місяць, рік).

У зв'язку з цим необхідно визначати й постійно контролювати рівень забруднення атмосфери поза зоною безпосередньої дії промислових джерел і тенденції подальших змін. Всесвітня метеорологічна організація (ВМО) у 60-ті роки ХХ ст. утворила світову мережу станцій моніторингу фонових забруднень атмосфери, мета якої — отримання інформації щодо фонових рівнів концентрації атмосферних складових, їх варіації й довготривалі періодичні зміни, за якими можна судити про вплив людської діяльності на стан атмосфери. Організація такої служби дає змогу накопичити матеріал для оцінювання атмосферної частини біологічних циклів, можливих змін клімату, пересування й випадіння шкідливих речовин.

Зростаюча гострота проблеми забруднення навколишнього середовища у глобальному масштабі зумовила створення у 70-ті роки ХХ ст. комітету ООН з проблем навколишнього середовища (ЮНЕП). Комітетом було прийнято рішення про утворення глобальної системи моніторингу навколишнього середовища (ГСМНС), що призначена головним чином для спостереження за фоновим станом біосфери загалом і насамперед за процесами її забруднення.

Крім того, такі дослідження проводять на регіональному рівні, зокрема у великих містах, за наявності потужних заводів, фабрик, діяльність яких впливає на стан повітряних мас.

Атмосфера забруднена тоді, коли одна чи кілька забруднювальних речовин або їх суміші містяться в повітрі у таких кількостях і так довго, що створюють небезпеку для людини, тварин, рослин або майна, завдають збитки або у той чи інший спосіб негативно позначаються на самопочутті людини й стані її майна.

Ступінь забруднення повітря оцінюють порівнянням концентрації в ньому тих або інших забруднювальних речовин із гігієнічними нормативами. Гігієнічними нормативами допустимої концентрації шкідливих речовин в атмосфері є гранично допустимі концентрації (ГДК). Максимальну разову ГДК установлюють для попередження рефлекторних реакцій людини (відчуття запаху, зміна біоелектричної активності головного мозку, світлової чутливості очей тощо) під час короткотривалого впливу (до 20 хв), а середньодобову — для попередження їх резорбтивного (загальнотоксичного, канцерогенного, мутагенного тощо) стану. ГДК розроблені відповідно до припущення, що на організм людини впливає лише одна забруднювальна речовина.

Для деяких речовин встановлено ГДК нетривалого (до 30 хв) і тривалого (24 год) забруднення. Набір речовин, які забруднюють повітря, дуже широкий. Варто назвати насамперед діоксид сірки (SO_2), фтороводень (HF), тетрафторид силіцію (SiF_4), хлороводень (HCl), хлор (Cl), сполуки свинцю (Pb) та ін.

Поширення шкідливих речовин залежить від багатьох факторів, зокрема, метеорологічних умов (напряму, умов перенесення й поширення домішок в атмосфері, інтенсивності сонячної радіації, що обумовлює фотохімічні перетворення домішок і виникнення вторинних продуктів забруд-

2.1. Біоіндикація стану атмосфери

нення повітря, кількості й тривалості атмосферних опадів, які призводять до вимивання домішок з атмосфери), орографічних бар'єрів, рослинності, едафічних (грунтових) факторів тощо.

Здатність атмосфери до розсіювання залежить від вертикального розподілу температури й швидкості вітру. Якщо температура з висотою знижується, то виникають умови інтенсивного турбулентного обміну. Найчастіше нестійкий стан атмосфери спостерігають влітку в денний час. За таких умов на поверхні землі фіксують великі концентрації домішок й можливі значні коливання їх з часом. У разі підвищення у приземному шарі повітря температури з висотою (інверсія температури), розсіювання домішок слабшає.

Під час піднесених інверсій приземні концентрації домішок залежать від висоти розміщення джерела забруднення відносно їх нижньої межі. Якщо джерело розміщено вище шару піднесеної інверсії, то домішка до поверхні землі надходить у незначних кількостях, якщо нижче — то основна частина домішок концентрується біля поверхні землі.

Швидкість вітру сприяє перенесенню й розсіюванню домішок, оскільки з підсиленням вітру зростає інтенсивність перемішування повітряних мас. Під час слабого вітру в ділянці високих джерел викиду концентрації біля поверхні землі зменшуються внаслідок збільшення підймання факела й віднесення домішок догори. З підвищенням температури викиди підіймаються вище в атмосферу. Під час сильного вітру початкове підймання домішок знижується, але спостерігається зростання швидкості їх перенесення на значну відстань. Максимальні концентрації домішок зазвичай спостерігають за певної швидкості, яку називають небезпечною, вона залежить також від параметрів викиду.

Нестійкість напрямку вітру сприяє підсиленню розсіювання домішок по горизонталі, а при цьому концентрація біля поверхні ґрунту зменшується. Сонячна радіація зумовлює фотохімічні реакції в атмосфері й формування різних вторинних продуктів, що часто мають токсичніші властивості, ніж речовини, які надходять від джерел викидів. Унаслідок фотохімічного ефекту в ясні сонячні дні у забрудненому повітрі формується фотохімічний смог.

Під час туманів концентрація домішок може сильно збільшитись. З туманами пов'язані смоги, за яких протягом тривалого часу утримуються високі концентрації шкідливих домішок.

На поширення домішок впливає також рельєф місцевості. В умовах пересічної місцевості на схилах, що продуваються вітром, та у прибережних районах вони підіймаються вгору, на підвітряних і понад водоймами опускаються донизу. Якщо потоки повітря сходять донизу, приземні концентрації збільшуються, якщо догори — зменшуються. У деяких формах рельєфу, наприклад улоговинах, повітря застоюється, що призводить до накопичення шкідливих речовин поблизу підстильної поверхні, а особливо біля низьких джерел викидів. У гористій місцевості максимуми приземної концентрації домішок зазвичай вищі, ніж за відсутності нерівностей рельєфу.

На розсіювання домішок в умовах міста значно впливають планування вулиць (їх ширина, напрямок, висота будівель), зелені масиви та водні

об'єкти, які створюють різні форми наземних перешкод повітряному потоку й спричинюють виникнення особливих метеорологічних умов у місті.

Спостереження показують, що навіть за постійних об'ємів і складів промислових й транспортних викидів унаслідок впливу метеорологічних умов рівень забруднення повітря може відрізнятись у декілька разів. Урахування цього впливу важливо під час підготовки документів про якість повітря, розробки заходів щодо охорони атмосфери, планування розміщення міст і промислових об'єктів, прогнозування рівня забруднення.

Коливання рівня забруднення повітря обумовлено розмірами викидів промислових об'єктів і метеорологічними умовами, що також мають значну часову мінливість. Унаслідок впливу вищезазначених чинників установлюється визначений добовий та річний хід концентрацій домішок в атмосфері, тоді як викиди мають три цикли — добовий, тижневий і річний. Вивчення добового і річного ходу концентрації забруднювальної речовини в атмосфері має суттєве значення для ефективного обліку метеорологічних чинників під час планування режиму роботи промислових підприємств.

Добові зміни концентрації забруднювальної речовини за різних швидкостей та напрямків вітру, температурних стратифікацій, хмарності тощо можуть істотно розрізнятись. У багатьох країнах максимум спостерігають у ранкові години, мінімум — після полудня. Іноді для холодного періоду характерний добовий хід з яскраво вираженим максимумом у ранкові та вечірні години. Це пояснюється тим, що зимою добовий хід характеризується меншою амплітудою коливань, ніж в інші сезони, крім того, поява значного вечірнього максимуму може бути обумовлена посиленням стабільності нижніх шарів атмосфери.

Ранковий максимум спричинений тим, що вночі внаслідок радіаційного вихолодження зазвичай формуються приземні інверсії, які зберігаються до сходу сонця, при цьому швидкість вітру незначна. Забруднювальні речовини, що надходять в атмосферу міста протягом ночі від низьких джерел холодних викидів, майже не розсіюються через стійкість атмосфери. Вранці кількість викидів забруднювальних речовин від джерел збільшується у зв'язку з початком їх роботи на повну потужність, тому максимальні концентрації забруднювальних речовин в атмосфері спостерігають у ранкові години. Після сходу сонця руйнується межа інверсії, швидкість вітру збільшується. Хоча викиди від низьких джерел зберігаються, проте вони поступово розсіюються через збільшення об'єму повітря, що рухається, а це призводить до зменшення забруднення повітря до мінімуму в наступні години.

На характер річного ходу деяких забруднювальних речовин впливає також режим роботи опалювальних систем і промислових підприємств, паливо, яке використовують, та інші чинники, від яких залежить зміна складу викидів. Унаслідок цього, в одних містах сезонні зміни виявляються чітко, а в інших — на добре помітні коливання накладаються пульсації, пов'язані зі зміною складу викидів. При цьому між концентрацією цих речовин в атмосфері (емісією) та їх поглинанням ґрунтом чи організмами існує складна залежність. Біоіндикація шкідливих речовин в атмосфері відображує їх проникнення в організми, а не концентрацію в атмосфері.

2.1. Біоіндикація стану атмосфери

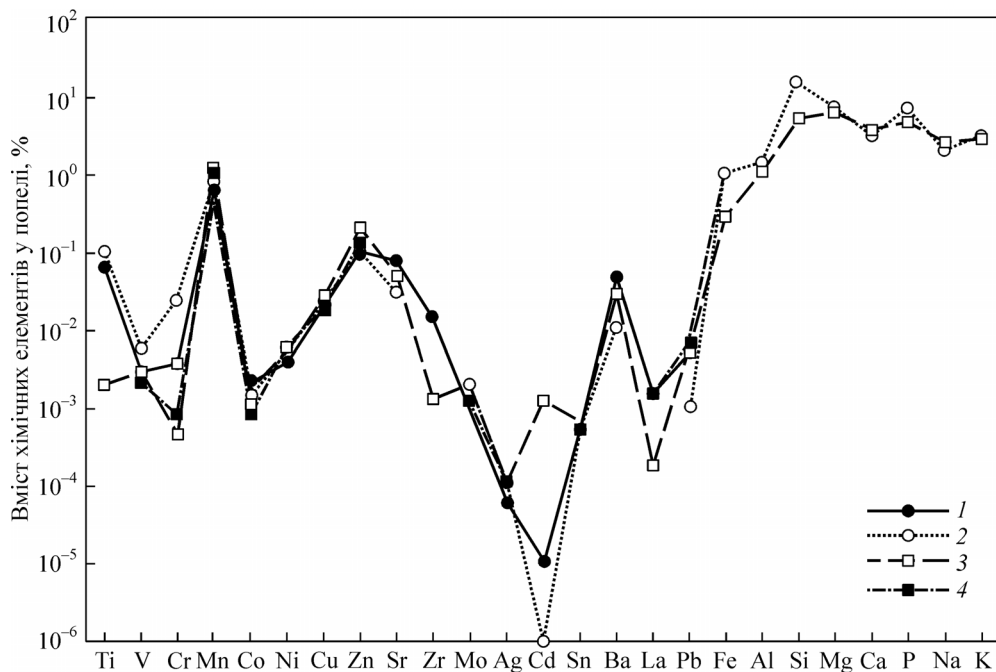


Рис. 2.1. Кларки низки хімічних елементів для літосфери

За літературними джерелами: 1 — В.В. Добровольський, 1983; 2 — Д.П. Малюга, 1963; 3 — Н. Wopen, 1966; 4 — Н. Cannon, 1960. Вісь ординат логарифмічна

Для оцінення ступеня забруднення використовують показники «біогеохімічного фону» як норми вмісту різних хімічних елементів у певному компоненті середовища, зокрема рослинності. На основі складних і численних розрахунків розроблено відповідні показники (кларки), що відбивають ідеальну ситуацію (рис. 2.1).

Відхилення показників від цієї ситуації свідчать про ступінь забруднення, який залежить від типу окисно-відновних, лужно-кислотних реакцій, особливостей літології, ґрунтів, водного режиму і специфічності видів рослин, що реагують на весь комплекс факторів, а не лише на забруднення.

2.1.2. Реакція рослин як індикаторів на забруднення атмосфери

Від забруднення повітря страждають усі живі організми: рослини, тварини, люди, хоч і різною мірою. Якщо тварини і людина адаптовані до кисню атмосфери, вміст якого становить близько 21 %, то рослинам потрібен вуглекислий газ, концентрація якого значно менша — 0,03 %. Тому рослини чутливіші до концентрації шкідливих речовин, що виявляється в фізіолого-біохімічних асиміляційних процесах і врешті-решт у функціонуванні й структурі окремих органів. Це виявляється на субклітинному та клітинному рівнях і впливає на тканини, органи і організм загалом,

тому рослини є добрими індикаторами забруднення повітря вже на початкових його стадіях.

Занадто високий чи незначний вміст звичайних складових частин, що містяться в «чистому» повітрі, призводить до вповільнення або навіть зупинки певних процесів обміну речовин і тим самим до затримки росту (наприклад, занадто високий вміст CO, наявність у повітрі чужорідних речовин, токсичних вже в малих дозах (гербіциди, пестициди, HF, SO₂), швидко викликають біохімічні та фізіологічні порушення, ушкодження цитоплазми або відмирання клітин, органів, а іноді й усього організму). Проте ступінь поглинання цих речовин у різних видів рослин неоднаковий і відхилення від біогеохімічного фону може становити 50—100 разів.

За характером накопичення важких металів відносно їх концентрації в навколишньому середовищі всі види рослин можна поділити на три групи: індиферентні, індикатори, акумулятори.

Індиферентні слабо реагують на концентрацію важких металів і не поглинають їх до певної межі, тому концентрація вмісту цих речовин у біомасі загалом низька, хоча може суттєво коливатись. У індикаторних видів концентрація важких металів змінюється пропорційно до зміни їх у навколишньому середовищі. При цьому зміни спостерігаються не лише в хімічному складі біомаси, а й у фізіологічних процесах, функціях і будові окремих клітин, органів й організму загалом (Бессонова, 1999).

Індикатори — види, у яких можуть з'являтися явні симптоми впливу і свідчити про наявність у повітрі однієї чи кількох забруднювальних речовин. Ці симптоми можуть бути деякою мірою специфічними, що дає змогу проводити кількісні вимірювання рівня забруднення, але більшість з них не забезпечує вірогідної ідентифікації, тому забруднення в атмосфері можна визначити іншими методами. Індикаторні рослини використовують для виявлення і розпізнавання впливу забруднювальних речовин, ефекти впливу яких можуть також бути визначені кількісно під час проведення систематичних спостережень. Для контролю якості повітря інтенсивність впливу визначають безперервно, щоб виявити можливий вплив забруднення на рослинність.

Акумулятори характеризуються підвищеним вмістом важких металів у біомасі порівняно з навколишнім середовищем. Вони легко накопичують забруднювальні сполуки. Через деякий час ці сполуки можна проаналізувати у пробах рослин фізико-хімічними методами. Отже, можна кількісно визначити навантаження забруднення (загальну кількість забруднювальних речовин, накопичених у рослині за цей проміжок часу). Зважаючи на те що кількість виведених із атмосфери забруднювальних речовин визначають у процесі їх екстракції із зразків рослин, акумулювальні їх види можна використовувати для моніторингу впливу забруднення на рослинність. Загальне навантаження забруднення на рослинність визначають вимірюванням загального вмісту забруднювальних речовин у зразках рослин, а ці параметри, в свою чергу, можуть бути також предметом моніторингу (Глухов та ін., 2008).

Для такого моніторингу надзвичайно важливим є дотримання таких вимог:

2.1. Біоіндикація стану атмосфери

- впливи мають приводити до помітної реакції рослини на забруднення повітря;

- ефекти впливу мають добре відтворюватись за умов використання рослин генетично подібних популяцій, що гарантує репрезентативність результатів, та характеризуватись специфічними симптомами, які властиві впливу індивідуальних забруднювальних речовин;

- рослини мають бути чутливими навіть до дуже низьких концентрацій речовин, що забруднюють повітря і добре рости й бути стійкими до захворювань, впливу комах та інших зовнішніх чинників.

Проведений аналіз опублікованих даних засвідчує, що специфічність акумуляції хімічних елементів залежить не стільки від видової специфіки, скільки від специфіки їх життєвої форми (Уфимцева, Терехина, 2005). Ці вчені пропонують для проведення аналізів на рівні зон обирати рослини типових життєвих форм (екобіоморфи).

Однак у літературі наведено багато даних щодо тестових рослин, із яких найчастіше використовують такі, що легко культивувати.

Іноді ті самі види рослин можуть бути як індикаторами, так і акумуляторами певних забруднювальних сполук, наприклад тюльпан і гладіолус для фтороводню. Ці самі види мають характерну реакцію на гострий та хронічний вплив фтороводню, яка залежить від його концентрації і часу експозиції. Під час довготривалого впливу в тканинах рослини накопичується фтор, що викликає гостре ураження.

У табл. 2.1 наведено приклади індикаторних і акумулювальних видів рослин з різною чутливістю до впливу забруднювальних речовин, які використовують в системі моніторингу впливів забруднення повітря на рослинність.

Стандартизація індикаторних і акумулювальних видів рослин є надзвичайно важливим етапом, необхідним для зменшення впливу побічних ефектів на результати дослідження впливу забруднення повітря на рослини. Оскільки ці ефекти залежать не лише від концентрації забруднювальних речовин і тривалості впливу, а й від виду чи сорту рослини, стадії її розвит-

Т А Б Л И Ц Я 2.1. Види рослин та їх симптоми на вплив різних забруднювальних речовин (за Э. Вайнертом и др., 1988)

Вид і сорт рослини	Забруднювальна речовина	Симптом / ефект
Гладиолус	Фтороводень	Некроз верхівки і країв листка
Тюльпан	Фтороводень	У сухій речовині міститься фтор
Тютюн, шпинат	Озон	Некротичні плями на верхній частині листка
Кропива жалка	Пероксиацетилнітрат	Плями некрозу круглої форми на нижній частині листка
Люцерна, гречка	Діоксид сірки	Хлороз, некроз між прожилками листка
Петунія	Етилен	Зменшуються розміри пагонів, не розвиваються бруньки квіток
Італійська житня трава	Іони металів і фтору (Cd, Mn, Pb, Zn, F)	У сухій речовині містяться метали і фтор

ку, фізіологічних умов середовища, особливого значення набуває питання вибору певного виду рослини й умов її росту. Насіння має бути генетично однорідним. Умови росту рослин мусять бути оптимальними і близькими в усіх районах, де проводять моніторинг.

Існує декілька типів ефектів впливу забруднення повітря на рослини, які умовно можна поділити на ефекти гострого впливу високих концентрацій забруднювальних речовин за короткий проміжок часу і хронічного впливу низьких концентрацій цих речовин протягом тривалого часу. Прикладами ефектів гострого впливу є яскраво виражений хлороз або некроз тканин листків, їх скручування, викривлення стебел, опадання листя, плодів, пелюсток квітів. Ефекти хронічного впливу — це уповільнення чи зупинка нормального росту і розвитку рослин (що зумовлює, зокрема, зменшення об'єму біомаси, зниження врожаю сільськогосподарських культур), хлороз або некроз верхівок листків, повільне в'янення рослини чи її органів. Іноді прояви хронічного або гострого впливу можуть бути специфічними для окремих забруднювальних речовин або їх сполук.

Для того щоб виявити дію забруднювачів на живі організми, можна використовувати *активний* або *пасивний* моніторинг. Під час активного моніторингу вибрані тест-об'єкти розміщують у заданих умовах і в контролі. Для цього в тест-камери вміщують особливо чутливі до забруднень повітря рослини або тварин (наприклад, до озону (O_3) — тютюн (*Nicotiana tabacum*), до діоксиду сірки (SO_2) — горох (*Pisum sativum*) та ін.). У контрольній та експериментальній камерах протягом певного експериментального періоду підтримують стандартизовані умови. Тоді як у контрольній камері відбувається постійна фільтрація шкідливих речовин, в експериментальну надходить невідфільтроване повітря. Циркуляцію повітря забезпечують роботою насоса.

Подібно до цього діє так званий бріометр (від слова «*bryo*» — мох), у якому як тест-об'єкти використовують виводкові тільця («бруньки») моху печіночника (*Marchantia polymorpha*) (див. підрозд. 2.1.4).

Якщо немає в розпорядженні тест-камер, то метод застосовують у спрощеному вигляді. Відібрані біоіндикатори розміщують з дотриманням якнайбільш подібних умов у експериментальному приміщенні й через деякий час досліджують вплив на них забруднення.

Для проведення активного моніторингу рекомендують цілу низку організмів, наприклад, індикаторами хлору (Cl) є личинки мухи синьої, шпинат, квасоля, салат; етилену (C_2H_4) — петунія, салат, томат; фтороводню (HF) — гладіолус, тюльпан, петрушка кучерява тощо (Вайнерт и др., 1988).

Під час пасивного моніторингу для вивчення наслідків забруднення використовують індикаторні властивості тих організмів, які залишаються в місцях постійного природного перебування, і за ними ведуть спостереження. Незважаючи на те що на рівні біохімічних, фізіологічних і морфологічних процесів виявляються специфічні реакції на певні шкідливі речовини, під дією яких перебувають організми, це призводить до неспецифічної біоіндикації, тобто такої реакції, яка зумовлена всім комплексом забруднювачів за цих умов.

2.1. Біоіндикація стану атмосфери

Щоб довести вплив промислових викидів під час пасивного моніторингу, часто проводять дослідження на окремих організмах, специфічні або неспецифічні реакції яких є основою біоіндикації атмосферного забруднення. Часто йдеться про організми, які використовують і під час активного моніторингу в стандартизованих умовах. Так, попередньо досліджених тварин помічають і випускають у природу, а через деякий час знову відловлюють й оцінюють відповідні параметри. Інтерпретація зібраних даних здебільшого неможлива без знання конкретних екологічних умов. Накопичення й розкладання шкідливих речовин у окремих особин, популяцій і харчових ланцюгів відбувається по-різному залежно від видових, статевих і вікових розходжень, що звичайно має велике значення для порівняння даних. Ці чинники варто враховувати й у разі застосування акумулювальних біоіндикаторів рослинного походження під час пасивного моніторингу. Чим вищий трофічний рівень виду в харчовому ланцюзі, тим складніше відстежити вплив дії певного фактора. Наприклад, визначення концентрації бензопірену в атмосфері у процесі акумуляції цієї речовини у бджолиному воску в стільниках без обліку наявності його похідних у харчовому ланцюзі призводить до недостатньо повної оцінки щодо забруднення ним повітря.

Для реальної оцінки просторового впливу промислових викидів під час пасивного моніторингу все більшого значення набуває кадастрове знімання обраних особливо чутливих біоіндикаторів на певній території, насамперед дослідження автотрофного блока, тобто рослинних угруповань. Позитиви й негативи такої біоіндикації закладено в її комплексному характері, що, з одного боку, дає змогу врахувати взаємодію параметрів середовища, а з іншого — практично виключає можливість специфічної біоіндикації, оскільки регулятори реагують на характер забруднення загалом.

Велика концентрація шкідливих речовин, що містяться у повітрі, за різної тривалості по-різному впливає на рослинні угруповання. Спочатку вона викликає розрідження зімкнутого рослинного покриву внаслідок пошкодження окремих найчутливіших екземплярів певних видів. При цьому цілком можливе поліпшення розвитку рослин інших видів, які залишились через послаблення конкуренції, що викликає позитивний ефект. Однак протягом тривалішого впливу відбувається зменшення видової різноманітності, змінюється флористичний склад і зменшується висота рослин. Ще триваліша дія забруднювачів за їх високої концентрації може зрештою призвести до значного відмирання рослинності. Деградація фітоценозів проходить із швидкістю, що залежить як від ступеня токсичності й тривалості дії викидів, так і від загальних умов цього місцезнаходження.

Під час зміни середовища первинних продуцентів змінюються також видовий склад і структура наступних трофічних рівнів. Часто спостерігається різниця в інтенсивності й щільності паразитарного пошкодження, яке в умовах забрудненості посилюється і спричинює захворювання.

Для помірних широт видом фонового ландшафту є сосна (*Pinus sylvestris*), що формує рослинні угруповання плакорних умов і на ній проводять багато досліджень.

На прикладі дослідження соснових лісів встановлено, що внаслідок впливу сірчистого газу, вапняного пилу й надмірної кількості азотних доб-

рив відбуваються зміни трав'яного покриву, гумусу, що відображується на структурі мікоценозів. За таких умов зафіксовано помітне зменшення кількості плодових тіл мікоризних грибів, а копрофільні переходять на лісовий ґрунт, збагачений азотними сполуками. Кількість окремо зростаючих ґрунтових грибів-сапрофітів залишилась приблизно тією самою, але кількість видів в уражених соснових лісах значно зросла. Якщо внаслідок промислового забруднення страждають мікоризні гриби, то можна з упевненістю очікувати і зниження продуктивності лісів.

У процесі забруднення повітря знижується якість пилку деяких рослин, він стає стерильним, знижується насіннева продуктивність, якість і проростання насіння, зміна росту, складу пігментів, фенольних з'єднань, амінокислот. Встановлено, що антиоксидантна активність асиміляційних тканин залежить від виду (липа < дуб < ялина) і корелює із забрудненням повітря. Вміст хлорофілів *a* і *b*, суми каротиноїдів у берези, ясени, дуба і липи в забруднених районах нижчі, ніж у природних умовах. Навпаки, товщина кутикули збільшується, наприклад, у липи на 25–75 %, а товщина епідермісу зменшується на 8–10 %, збільшується кількість продохів. Проникаючи в тканини листка, токсичні сполуки спричиняють певні зміни фізіолого-біохімічних процесів обміну речовин, що відбивається на будові фотосинтезуючої тканини — мезофілу. Це призводить до послаблення процесів фотосинтезу, процеси метаболізму випереджають процеси асиміляції, листки швидше жовтіють і опадають. Саме тому в містах уздовж трас листки дерев жовкнуть раніше, ніж у природних ценозах.

Індикація забруднення повітря з використанням тест-об'єкта (вміст хлорофілів *a* і *b*, каротиноїдів) у нормальних і змінених (тератних) листках, показала, що в тератних листках хлорофілу *a* менше, ніж у звичайних, в 2,2 раза, хлорофілу *b* — в 10,4, каротиноїдів — в 1,8 раза. Тобто вплив забруднення визначається наявністю тератів, які виступають індикатором (Стасенко та ін., 1998).

Аналіз вмісту важких металів у хвої сосни (*Pinus sylvestris*) вказує на інтенсивність забруднення. Встановлено (Сергейчик и др., 1998), що хвоя адсорбує метали у такому порядку: Fe > Mn > Zn > Pb > Ni > Cu > Co > Cr > Cd і характеризується певним коефіцієнтом накопичення окремих металів. Для Mn він становить 0,94, тобто хвоя накопичує практично весь манган, Zn — 0,50 — половину, Cu та Pb — 0,13–0,14. За цими показниками можна розрахувати ступінь аеротехногенного впливу і такий аналіз опадів хвої є добрим індикатором забруднення повітря. Так, за аналогічними розрахунками встановлено, що накопичення сірки в хвої дерев для Гірського Криму підвищується від верхнього гірського поясу рослинності (яйли) (10 мкг/м³) до нижнього поясу (10–50 мкг/м³), а на селітебних територіях становить 30–50 мкг/м³. Виявлено, що внаслідок накопичення сірки в дворічній хвої сосни порушується асиміляційний апарат, а це призводить до зниження рівня каротиноїдних пігментів, активізації пероксидазної активності тканин, інгібування первинних світлових реакцій фотосинтезу (активності реакції Хілла), циклічного й нециклічного фотофосфорилування тощо і виявляється раніше, ніж видимі симптоми деградації лісів.

2.1. Біоіндикація стану атмосфери

Мікроскопічні зміни позначаються на розмірах клітин (збільшення клітин смоляних ходів у сосни під дією SO₂, зменшення клітин епідермісу листків унаслідок забруднення газами), зміні субклітинних структур, плазмолізі (відділенні плазми від стінки клітини під дією кислоти чи SO₂), зміні ступеня ксероморфізму листків як результату впливу загазованості (збільшенні кількості продихів, товщини кутикули), зміні структури деревини (випадання річних кілець під дією SO₂ або NaCl). Хоча мікроскопічні методи з метою біоіндикації практично не використовують, оскільки зміни одночасно виявляються і на макроскопічному рівні, проте їх дослідження допомагає зрозуміти причину змін. Під час аналізу морфологічних змін хвої *Pinus sylvestris*, *P. pallasiana* встановлено, що найінформативнішою ознакою аеротехногенного забруднення є тривалість життя хвої цих видів: дуже сильне забруднення — опадає хвоя першого року, сильне — першого—другого, середнє — першого—третього, слабке — першого—четвертого років (Анохіна, Блэкберн, 1998).

На сьогодні вже підібрано індикатори морфологічних ознак, за допомогою яких можлива коротко- і довготривала індикація як за низьких, так і високих доз дії певних речовин. У деяких країнах, зокрема Нідерландах, морфологічні індикатори використовують у національній системі моніторингу. При цьому ведуть дослідження як макроскопічних, так і мікроскопічних змін (Вайнерт и др., 1988).

До перших належать мікроскопічні зміни листків рослин, що відбуваються за дії різних стресорів.

1. *Хлорози* — зміна забарвлення:

- блідий колір між жилками — результат впливу різних шкідливих газів;
- пожовтіння краю чи певних ділянок листка — за дії хлоридів;
- почервоніння (накопичення антоціану у вигляді плям на листках смородини або гортензії) — під дією SO₂;
- побуріння або поява бронзового забарвлення у листяних та хвойних (ялин і сосен) дерев як початкова стадія важкого некрозу — вплив диму.

2. *Некрози* — відмирання певних ділянок тканин:

- крапкові або плямисті — за дії O₃;
- міжжилкові (між боковими жилками першого порядку) — під дією SO₂;
- крайові (у липи) — вплив NaCl під час посипання льоду взимку;
- верхівкові (у однодольних і хвойних), темно-бурі, різко відмежовані некрози кінчиків хвої у модрина чи сосни — за дії SO₂ або побіління верхівок листків у гладіолуса — вплив HF;
- некрози біля плідника — внаслідок дії SO₂.

У процесі розвитку некрозів спочатку спостерігається зміна забарвлення (під дією O₃ — плями металевого блиску, хлоридів — хлорози). Після того як клітини гинуть, ушкоджені ділянки осідають, висихають і внаслідок виділення дубильних речовин забарвлюються в бурий колір (дерева) або вицвітають до блілого кольору (однодольні) (рис. 2.2, див. вклейку).

Подальші дослідження полягають у кількісному оцінюванні некрозів співвідношенням відсоткової частки ушкоджених листків до нормальних, для чого використовують відповідні таблиці або бальну систему.

3. В'янення рослин відбувається під впливом дії етилену в теплицях.

4. Опадання листків (дефоліація) є наступним етапом після хлорозів і некрозів.

5. Зміна розмірів окремих органів (під дією нітратів спостерігається видовження хвої у сосни, а за дії SO_2 — вкорочення; за наявності NaCl з'являються великі листки на пеньках дерев, які відмирають).

6. Зміна форми, положення органів, їх кількості спостерігається за підвищеного впливу радіації або гербіцидів (аномальна конфігурація листків, зрощення чи розщеплення окремих органів, збільшення або зменшення частин квітки тощо).

У Західній Європі на практиці з метою біоіндикації використовують такі тестові рослини: тютюн Bel W3 як біоіндикатор для моніторингу озону, кресс-салат — для оцінювання забруднення повітря й ґрунту (NaCl , свинець, вихлопні гази), липа — для індикації засолення ґрунту NaCl .

Особливо токсичний для рослин діоксид сірки (SO_2). Деякі види, наприклад, люцерна, бавовна, пшениця, ячмінь, овес, ревінь, шпинат, тютюн, женьшень, редька посівна, дуже чутливі до цього забрудника. Молекули діоксиду сірки потрапляють у рослини внаслідок дифузії здебільшого через продиhi. Чим опушеніше листя, тим менше воно поглинає сірчистий газ. Наприклад, слабку поглинальну здатність мають липа повстяна (*Tilia tomentosa*) і клен цукристий (*Acer saccharicum*), а інтенсивну — акація жовта (*Gleditsia triacanthos*). Потрапивши всередину листка, газ розчиняється в рідкій фазі клітин, через це швидкість надходження фітотоксиканта дуже залежить від вологості повітря і насиченості листків водою.

Вологі листки поглинають сірчистий газ у декілька разів швидше, ніж сухі. Так, рослини квасолі за відносної вологості повітря 75 % поглинають діоксид сірки в 2—3 рази швидше, ніж за вологості 35 %, і це призводить до накопичення в тканинах сірки і значного ушкодження листків. Спочатку на них з'являються опіки, потім листкові пластини зморщуються, відмирають і опадають. За концентрації газу порядку 1 : 1 000 000 хвоя сосни опадає. Молоді листки інтенсивніше поглинають сірчистий газ і сильніше ушкоджуються, ніж старі.

Під впливом діоксиду сірки у рослин різко знижується вміст хлорофілу, суттєво порушується структура хлоропластів. Усе це відбивається на інтенсивності фотосинтезу, він уповільнюється, що призводить до гальмування росту рослин, зниження врожайності, послаблення стійкості рослин до збудників хвороб і несприятливих факторів середовища.

У однодольних рослин загальною ознакою гострого пошкодження є слабкий жовтувато-білий колір або некроз кольору слонової кістки, що починається біля кінчика листка і потім поширюється по всій листковій пластинці (Вайнерт и др., 1988).

Фтор, який викидають в атмосферу заводи і підприємства, що виробляють алюміній, кріоліти, фосфорні добрива, а також емальовані й керамічні вироби, негативно впливає на розвиток окремих видів рослин, які можна використовувати як індикатори. Досліди показали, що проникнення фтору крізь кутикулу листка обмежене, і він здатний потрапляти в листки крізь продиhi, молоду або ушкоджену кутикулу. Особливо чутливі до фто-

2.1. Біоіндикація стану атмосфери

ру цибуля, гладіолуси, ялина, квасоля, сорго. Ці рослини страждають вже за концентрації фтороводню близько $0,5 \text{ мкг/м}^3$ повітря.

Спочатку під дією фтору та його сполук з'являється хлороз, що супроводжується відмиранням листків цитрусових, хвойних, рису, яблуні, груші. Найхарактерніша ознака ушкодження хвойних порід — це побіління, а згодом і потемніння кінчиків хвої. У разі відмирання $0,3\text{—}0,5$ частини хвоїнок вони опадають. Нове листя, що з'являється на рослині, менше за розміром від того, яке зеленіло до ушкодження. Наприклад, після двомісячної обробки фтором на апельсинових деревах відзначено зменшення площі листків на $25\text{—}35\%$.

Найстійкішим до сполук фтору і фтороводню виявились нижні, старіші листки бобових рослин. Нині у США і Канаді як надійний біоіндикатор для виявлення ступеня забруднення повітря фтором та його сполуками широко використовують гладіолуси.

Типовим симптомом ураження фтороводнем у дводольних трав'янистих рослин і широколистяних дерев є некроз кінчиків і країв листків. Спочатку їх поверхня здається ніби змочена водою та її колір змінюється на зелений, а згодом — на різні відтінки коричневого. Некротична тканина може відділятися від неушкодженої вузькою червонувато-коричневою смужкою, утвореною відкладенням смоли й танінів. Некротичні тканини часто ламаються та опадають. Від країв листка некроз зазвичай поширюється між жилками і до середньої жилки. Хлороз і некроз можуть виникнути одночасно, і їх колір відрізняється залежно від виду рослин (Вайнерт и др., 1988).

Одним із компонентів геохімічного смогу є **озон**. Він потрапляє у довкілля під час дезінфікації та дезодорації газів і рідин, очищення стоків, вибілювання тканин. У підвищених дозах озон токсичний для живих організмів. Його дифузія в листки рослин відбувається переважно крізь продири, поглинання рослинами збільшується за умов підвищення вологості повітря. Найчутливішими до озону є виноград, тютюн, цитрусові, шпинат, редиска, квасоля, картопля, томати, люцерна, стійкими — морква, цукровий буряк, суніця, тис, ялівець.

Ушкодження озоном виноградників супроводжується появою темно-коричневих плям на поверхні листків. У районах, де його концентрація сягає $0,1 \text{ мкг/дм}^3$, листки винограду втрачають зелене забарвлення і передчасно опадають. У конюшини під впливом підвищених доз озону поверхня листка зменшується на 50% , в райграсу — на 35% . Первинними мішенями дії озону на рослини є клітинні мембрани, проникність яких різко порушується під впливом токсиканта. Однією з характерних ознак впливу озону на рослини є інгібування проростання пилку в процесі запліднення. У зв'язку з цим пилком, який проростає, можна використовувати як біотест на озон. У різних сортів тютюну пилкові трубки ростуть з різною швидкістю за наявності озону.

У процесі різних промислових операцій чи транспортування іноді відбуваються випадкові викиди **хлору** в атмосферу. Це призводить до локального збільшення його концентрації, внаслідок чого з'являються некротичні або хлоротичні ураження і знебарвлюється поверхня листків. Високі концентрації хлору можуть стимулювати швидке утворення зон скидання лис-

тків у багатьох видів дерев, що призводить до сильної, а іноді й повної дефоліації, яка може відбутись упродовж декількох годин.

Симптоми ураження, які виникають за дії хлору і хлороводню, різноманітні — від крайових некрозів до біфасійних міжжилкових некротичних уражень чи некротичних плям різного типу. З'являються різноманітні хлоротичні синдроми. Під впливом низьких концентрацій хлору на нижній поверхні листків латунка (*Lactuca sativa*) з'являються знебарвлені ділянки, які мають глянцево-сірий або бронзовий відтінок. Подібні симптоми внаслідок дії хлороводню виникають на абаксіальній поверхні листків квасолі, що можна використовувати як індикацію (Вайнерт и др., 1988).

Етилен — газоподібний вуглеводень, побічний продукт процесів горіння та деяких типів промислових операцій, діє як гормон росту. Він може спричинювати руйнування певних частин рослини, знижувати домінування апікального росту, стимулювати ріст апікальних бруньок і утворення зон скидання листків. Крім того, він посилює процеси старіння у рослин. Етилен продукується ендогенно в достатніх кількостях. У відповідь на стресову ситуацію та фізіологічне ушкодження листків у рослинах утворюється надлишкова кількість етилену. В значних концентраціях він накопичується у процесі дозрівання плодів. Під дією етилену відбувається скидання листків, бруньок та інших частин рослини, він також перешкоджає нормальному розкриттю квіток. Симптоми хронічного ураження етиленом — це різний ступінь епінастії, значне викривлення й деформація листків, хлорози листової поверхні.

Вплив **сірчистого газу**, який вже за концентрації 0,08—0,10 мг/м³ спричинює порушення фотосинтезу, виникнення бурих плям у хлоропластах лишайникових водоростей, деградацію хлорофілу, може індукуватись за наявними симптомами у рослин.

За результатами біоіндикаційних досліджень можна розробити низку заходів, спрямованих на зменшення шкоди, яку завдають біосфері промислові викиди.

На лісових ділянках, що прилягають до промислових об'єктів, необхідно проводити висадку придатних для цієї місцевості порід дерев, стійких до відповідного типу забруднення. Якщо неможливо поновити насадження введенням стійких порід на великій площі, то потрібно принаймні спробувати створити з них захисний пояс й у такий спосіб стабілізувати стан пошкоджених лісів. У процесі заміни дерев першочергове значення варто надавати їх життєздатності, а не якості деревини. Замість чутливих до промислових викидів ялини (*Picea abies*), ялиці (*Abies alba*) і сосни звичайної (*Pinus sylvestris*) в районах із відносно невеликим забрудненням можна використати модрина європейську (*Larix decidua*), м. японську (*L. leptolepus*), сосну веймутову (*Pinus strobus*), с. чорну (*P. nigra*), причому зрозуміло, що робити це потрібно з урахуванням факторів конкретного екотопу, який обумовлює успіх розвитку насадження. На ділянці з сильним забрудненням повітря варто вводити стійкі листяні породи дерев.

Внаслідок продуманого озеленення промислові підприємства можуть значно знизити забруднення прилеглої території в результаті затримки й фільтрації приземних промислових викидів. Особливо добрими пиловлов-

2.1. Біоіндикація стану атмосфери

лювачами є вільха клейка (*Alnus glutinosa*), липа широколиста (*Tilia platyphyllos*), ліщина (*Corylus avellana*), калина гнучка (гордовина) (*Viburnum lantana*) та інші види.

Для перехоплення приземних викидів, таких, як HF, HCl та інших, пов'язаних з діяльністю цинкових, гальванічних і глазурувальних підприємств, а також наявних у вихлопних газах, слід використовувати посадки тополі.

2.1.3. Ліхеноіндикація

Перший Європейський конгрес, присвячений проблемам забруднення повітря поллютантами, рекомендував використовувати як біологічні індикатори криптогамні епіфіти, до яких належать лишайники та мохи (Gilbert, 1969).

Лишайники є симбіотичними організмами гетеротрофного гриба й автотрофної водорості, їх давно використовують як біоіндикатори навколишнього середовища. Цей науковий напрям відомий як *ліхеноіндикація*. Пояснюється це якісними змінами функцій симбіонта, який здатний засвоювати мінеральні форми азоту та інші речовини з повітря. Саме це зумовлює високу чутливість лишайників до забруднення повітря, і така реакція виявляється в концентрації хлорофілу, що впливає на зміну фотосинтезу та метаболізму, тому вони значною мірою страждають від забруднення. Низька концентрація хлорофілу не дає можливості забезпечити процеси функціонування організму і він гине. У лишайників немає воскової кутикули або іншого зовнішнього шару для захисту від впливу середовища чи зниження водних втрат, немає в них і отворів, крізь які проходять гази. Уся їх поверхня протягом доби відкрита для дифузії будь-якої хімічної речовини, що є в повітрі чи у субстраті. Хімічні речовини, які мають доступ у слань лишайника, можуть акумулюватись у ньому. Інгібування активності ферментів і деградація найважливіших для метаболізму молекул під впливом поллютантів призводить до пригнічення основних фізіологічних процесів у лишайників: фотосинтезу, дихання й азотфіксації. Під впливом поллютантів знижуються швидкість росту слані й утворення апотеціїв. Забруднення середовища призводить до зменшення вмісту в слані клітин фотобіонту, особливо в молодих її частинах. Кількість відмерлих клітин фотобіонту збільшується, відбуваються зниження частоти поділу клітин водоростей, зменшення їх розмірів і контактів із грибним партнером. Таким чином, будь-яка хімічна речовина, до якої клітини лишайника не можуть пристосуватись, може стати небезпечною, якщо її концентрація досягає високого рівня. Крім того, якщо судинні рослини скидають уражені токсичними речовинами листки, то лишайники не мають можливості це зробити. У листоватих і куцистних лишайників шари водорості й гриба відокремлені одне від одного. Шар водорості має найбільшу метаболічну активність, тому є найчутливішим до ураження атмосферним забрудненням.

Отже, лишайники, на відміну від судинних рослин, тісніше пов'язані з атмосферою і менше з ґрунтами, саме тому вони чутливіші до вмісту в повітрі таких хімічних сполук, як сірчистий ангідрид, діоксид нітрогену, озон, фториди, мікроелементи. Встановлено, що за підвищення ступеня забруд-

неності повітря спочатку зникають кущисті, потім листуваті і, нарешті, накипні форми лишайників.

У багатьох публікаціях наголошено, що обмін цих організмів із субстратом, на якому вони ростуть, відсутній. Проте П. Шілайт і С. Отт (Schieleit, Ott, 1996) зазначають, що ті організми, які ростуть на різних видах дерев, відрізняються за вмістом важких металів. Вони вважають, що різниця накопичення металів тісно пов'язана з різною кислотністю субстратів. Зокрема, кислотність кори сосни чи ялини (рН 3,1–3,4) істотно відрізняється від кислотності кори листяних порід (рН 5,1–6,2). Зі збільшенням кислотності субстрату зростає рухливість хімічних сполук і вони краще асимілюються. Залежність відносної чутливості ліхенобіоти від типу субстрату підкреслював О. Гілберт (Gilbert, 1968), який довів, що діоксид сірки значно менше впливає на флору лишайників у тому разі, коли субстрат має лужну реакцію. Однак І. Бродо (Brodo, 1966) у своїй праці відзначав, що у Нью-Йорку найтолерантніші до міських умов види лишайників ростуть на бетоні й будівельному розчині.

На цій основі засновано методику ліхеноіндикації — оцінку ступеня забруднення повітря в містах і лісових масивах з використанням лишайників.

Про лишайники як потенційні біоіндикатори забруднення атмосфери було відомо ще у 1860-х роках. Л. Гріндон (Grindon, 1859) у праці «Флора Манчестера» один із перших помітив, що кількість лишайників «значно скоротилась за останні роки через вирубку старих лісів і приток заводського диму». У 1866 р. W. Nylander звернув увагу на зникнення лишайників у Люксембурзькому саду в Парижі і пояснював це використанням нових видів палива й газу для освітлення вулиць. Уже після 1866 р. в Америці та Європі почали проводити численні дослідження, присвячені розподілу, поширенню й вивченню умов життя різних видів лишайників залежно від ступеня забруднення повітря. Зникнення лишайників у містах було широко визнаним наприкінці ХІХ ст. і отримало назву «міський ефект». Р. Сернандер (Sernander, 1926) виділив у місті ліхеноіндикаційні зони: пустелі, боротьби та слабого впливу (Кондратюк, 2008). Проте докладні, повні та інформативні публікації, присвячені цій темі, разом із вагомими результатами експериментальних праць було отримано лише в 50-х роках ХХ ст., коли розпочались інструментальні дослідження. У 1958 р. американський вчений Г. Жак у своєму довіднику охарактеризував лишайники як найстійкіші рослини у світі, що не мають рівних у витривалості й стійкості до несприятливих умов. Того самого року вперше було здійснено дослідження лишайників поблизу окремих промислових джерел. Встановлено, що з появою перших плавильних заводів та електростанцій, які викидали у повітря величезну кількість SO_2 , пов'язане значне скорочення кількості й видового складу лишайників.

Американський вчений В. Ахмаджян (Ahmadjian, 1993) разом зі своїми колегами здійснив низку експериментальних робіт щодо стійкості й витривалості лишайників у несприятливих умовах. Доведено, що лишайники здатні зберігати ознаки життя і підтримувати дихання за температури $-183\text{ }^{\circ}\text{C}$, перебуваючи 18 год у рідкому кисні. Крім того, *Xanthoria parietina* витримує не лише таку низьку температуру, а й зберігає свою життєздат-

2.1. Біоіндикація стану атмосфери

ність у вакуумі протягом 6 років. Схожу надзвичайну стійкість до пошкодження лишайники виявляють за підвищеної температури, висушування, нестачі мінеральних і поживних речовин, екстремально низької та високої інтенсивності освітлення й інших несприятливих факторів середовища. Та попри їх стійкість виявлено, що вони погано витримують забруднення атмосфери міських і промислових районів.

Кореляції між скороченням кількості видів лишайників і збільшенням атмосферного забруднення присвячена велика кількість публікацій (Gilbert, 1969; Андерсон, Трешоу, 1988; Jovan, McCune, 2005 та ін.). У 1968 р. розроблено біоіндикаційну шкалу, яка відображає ступінь забруднення повітря SO₂ від 30 до 170 мг/м³ (Hawksworth, Rose, 1970).

Експериментально підтверджено здатність лишайників накопичувати важкі метали, сполуки сірки і радіоактивні елементи (Ahmadjian, 1993; Stolte et al., 1993). Упродовж періоду з 1973 по 1988 р. в Америці опубліковано близько 1500 праць, присвячених впливу забруднення атмосфери на лишайники (Richardson, 1992), та низку загальних матеріалів оглядового характеру про лишайники і атмосферне забруднення (Ahmadjian, 1993). З 1990-х років стан повітря з використанням лишайників почали оцінювати і в Україні (Кондратюк, 2008).

Під впливом токсичних речовин (діоксид сірки, оксиди азоту, важкі метали, озон, органічні оксиданти тощо) відбуваються зміни біохімічного складу, фізіологічних процесів, анатомічних і морфологічних ознак, структури популяцій, видового складу й структури угруповань лишайників. Найвивченішими є біохімічні реакції лишайників і зміни видового складу епіфітних ліхеносинузій в умовах атмосферного забруднення. Останній підхід через його простоту і швидкість став найпопулярнішим серед методів ліхеноіндикації. Для дослідження лишайників використовують такі методи:

- 1) визначення видового складу і відносної чисельності лишайників, що дає змогу скласти карту їх поширення;
- 2) дослідження угруповань лишайників, відсотка покриття й інших екологічних параметрів, а також видової різноманітності;
- 3) імплантування лишайників з незабруднених територій в район, що досліджується;
- 4) перенесення й дослідження лишайників у лабораторії і вплив на них різними концентраціями забруднювальних речовин.

Перші два методи належать до пасивного моніторингу, решта — до активного.

З метою індикації стану довкілля використовують спеціальні карти, які визначають частоту виявлених лишайників і ступінь покриття ними деревних стовбурів. Вони майже повністю збігаються з картами, складеними за показниками приладів, що реєструють забруднення повітря. Цей метод є одним із найдавніших і найпоширеніших методів ліхеноіндикації. У 1958 р. вперше досліджено лишайники поблизу окремих промислових джерел. За допомогою створених карт у міських і промислових районах вдалось встановити й проілюструвати кореляцію між поширенням лишайників і концентрацією SO₂ в атмосфері. Перевагою карт є також можливість порівняння результатів нинішніх спостережень з наступними або попередніми

на тій самій ділянці, що дає можливість виявити періодичні зміни. Е. Скай (Skue, 1979) запропонував замість складання схеми або карти поширення всіх видів лишайників у районі вивчати лише репрезентативну кількість найчутливіших індикаторних видів. Він використовував види *Evernia prunastri*, *Ramalina farinacea*, *Xanthoria parietina*, *Parmelia acetabulum* і *Anaptychia ciliaris*.

Методи ліхеноіндикації, засновані на вивченні зміни структури угруповань лишайників і складу ліхенобіоти під впливом забруднення, можна поділити на такі групи:

- 1) аналіз історичних даних, порівняння сучасних результатів і наступних спостережень за складом лишайників у тому самому місці;
- 2) зміна структури угруповань лишайників уздовж градієнта джерела забруднення;
- 3) зонування території, засноване на визначенні змін у багатстві й загальній кількості видів під впливом забруднення;
- 4) картування поширення індикаторних видів і їх характеристик;
- 5) використання індексів для кількісної оцінки ступеня забруднення середовища, наприклад індексів атмосферної чистоти.

Підґрунтям зміни видового складу угруповань лишайників під впливом забруднення є диференціальна чутливість різних видів до впливу поллютантів. На основі значної кількості даних щодо поширення видів і тривалого моніторингу за поллютантами в місцях їх скупчення можна скласти точні кількісні шкали чутливості видів до різних забруднень.

Проаналізувавши наявну інформацію щодо накопичення хімічних сполук епіфітними лишайниками, Д. Хауксворс і Ф. Роуз (Hawksworth, Rose, 1978) розробили 11-бальну шкалу оцінки забруднення повітря SO₂, до впливу якого лишайники особливо чутливі. Ця сполука починає діяти як стресор за концентрації SO₂ 80–100 мкг/м³:

- 0 — лишайників немає (>300 мкг/м³);
- 1 — з'являється *Pleurococcus viridis* біля основи стовбурів дерев (170 мкг/м³);
- 2 — *P. viridis* піднімається вище, а внизу з'являється *Lecanora conizaeoides* (150 мкг/м³);
- 3 — *L. conizaeoides* піднімається вище, а внизу з'являється *Lepraria incana* (125 мкг/м³);
- 4 — поява лишайників *Hypogymnia physodes*, *Xantoria parietina*, *Parmelia saxatilis*, *P. sulcata* (70 мкг/м³);
- 5 — поширення видів *Parmelia saxatilis*, *P. sulcata* по стовбуру, з'являється *Ramalina farinacea* (60 мкг/м³);
- 6 — поява *Parmelia caperata* та видів родів *Pertusaria*, *Graphis* (50 мкг/м³);
- 7 — наявність *Parmelia caperata*, з'являються *P. revoluta*, *P. tiliacea*, *Anaptychia ciliaris* (40 мкг/м³);
- 8 — поява *Usnea ceratina*, *Parmelia perlata*, *Rinodina roboris* (35 мкг/м³);
- 9 — з'являється до 25 видів лишайників, зокрема, *Lobaria pulmonaria*, *L. amplissima*, *Ramalina fraxinea* (30 мкг/м³);
- 10 — наявність *Lobaria amplissima*, *L. scrobiculata*, *Sticta limbata*, *Pannaria*, *Usnea*, *Teloschistes flavicans*.

На основі цих даних можна виділити зони забруднення повітря.

2.1. Біоіндикація стану атмосфери

1. Зона повного руйнування лишайникового покриву — «лишайникова пустеля». Свідчить про високий рівень забруднення повітря. Частота трапляння дерев без лишайників біля основи стовбура понад 70 %, середня величина загального проективного покриття лишайників менше 0,1 %, $\text{SO}_2 > 300$ мкг/м³.

2. Зона часткового руйнування лишайникового покриву. Вказує на помірне забруднення повітря. Лишайники на висоті 1,3 м практично відсутні. Біля основи дерева частота трапляння лишайників менше 50 %, середня величина загального проективного покриття від 3 до 10 %, SO_2 — 50—200 мкг/м³;

3. Зона неушкодженої лишайникової рослинності. Свідчить про чистоту повітря. Лишайники рясні, трапляються на висоті понад 1 м від поверхні землі. Реєструється велика кількість видів роду *Bryoria*. Проективне покриття на стовбурах сосен з північного боку на висоті 1,3 м понад 10 %, $\text{SO}_2 < 50$ мкг/м³.

Особливо чутливими виявились лишайники до зимової концентрації SO_2 . Встановлено, що за концентрації $\text{SO}_2 > 170$ мкг/м³ в гумідних регіонах Західної Європи епіфітні лишайники відсутні. У континентальніших регіонах, як, наприклад, Україна, лімітувальні показники будуть нижчими. Концентрація SO_2 500 мкг/м³ згубно впливає на усі види лишайників.

Дослідження, проведені на території рівнинної частини України, показали, що найчутливішими до умов атмосферного забруднення є кущисті лишайники роду *Ramalina* (*R. fraxinea*, *R. farinacea*, *R. pollinaria*, *R. dilacerata*) та види *Evernia prunastri*, *E. mesomorpha*, *Pseudevernia furfuracea*. Середньочутливими є листоваті лишайники *Parmelia sulcata*, *Hypogymnia physodes*, а також види родини Parmeliaceae (*Pleurosticta acetabulum*, *Parmelina tiliacea*, *Melanelia exasperata*, *M. glabrata*). Найстійкішими до кислотного забруднення є *Scoliosporum chlorococcum* та *Lecanora conizaeoides*, а до пилового — *Xanthoria porietina*, *X. polycarpa*, *Physcia stellaris*, *Ph. ascendens*, *Ph. tenella*, *Phaeophyscia orbicularis* (Kondratyuk, 1994).

На життєдіяльність біоти лишайників також впливає тип субстрату. Встановлено, що вплив SO_2 обмежений, якщо субстрат має лужну реакцію (тобто під час взаємодії із субстратом нейтралізується його дія). У процесі подальших досліджень виявлено, що в містах найпоширенішими субстратами лишайників є азбест і бетон. У інших дослідженнях, в яких вивчали поширення епіфітів на різних породах дерев і на різних відстанях від міст, виявлено, що найдовше лишайники живуть на ясенях (*Fraxinus* ssp.) та в'язях (*Ulmus* ssp.), які мають найвищу лужну реакцію. На лужному субстраті лишайники можуть виживати за вищої концентрації SO_2 . Також слід зазначити, що на рівень адсорбції SO_2 лишайниками впливає рівень вологості повітря, оскільки у вологому стані вони набрякають і готові до інтенсивного поглинання, а в сухому стані пасивніші.

У цьому аспекті багато публікацій присвячено *Hypogymnia physodes* (рис. 2.3, див. вклейку). Зокрема, під час тривалого впливу досить низьких концентрацій поллютантів, що ушкоджують лише найчутливіші вищі рослини, цей вид гине. Разом з тим він виявився достатньо чутливим індикатором оцінки атмосферного забруднення важкими металами, бо майже не

накопичує їх із субстрату, його метаболізм слабо залежить від зміни вологості субстрату. З його використанням проведено детальне картування забруднення території важкими металами, виявлені ділянки з високою концентрацією забруднення і напрямки його поширення (Gailey et al., 1985; Jeran et al., 2007).

Існує багато ліхеноіндикаційних методів визначення рівня забруднення повітря, які можна звести у дві групи. Перша ґрунтується на методиці розрахунку індексу полеотолерантності (*IP*) Х.Х. Трасса (1987) як зваженого арифметичного середніх ступенів полеотолерантності видів, що налічує до 90 модифікацій, друга — на методі використання індикаторних видів.

Оцінку індексу полеотолерантності можна розглядати як застосування синфітоіндикаційного підходу в ліхенології. Методика полягає у закладанні пробних квадратів 1×1 км або, якщо рельєф пересічений, — 500×500 м. Лишайники збирають на різних видах дерев (по 20 екз. кожного виду), що стоять далеко одне від одного і добре освітлені. Отримані дані використовують для розрахунку зазначеного індексу (*IP*) (Trass, 1968):

$$IP = \sum_{i=1}^n \frac{AiCi}{Cn},$$

де Ai — клас толерантності виду, який визначають за експертними оцінками; Ci — рангова величина покриття i -го виду, бали; Cn — ступінь загального покриття всіх видів, бали; n — кількість видів.

Дж. де Слугер і Ф. ле Бланк (De Sloover, Le Blanc, 1968) запропонували розрахунок індексу чистоти повітря (*IAP* або *ІЧП*):

$$IAP = \frac{Q_1f_1 + Q_2f_2 + \dots + Q_nf_n}{N},$$

де Q — екологічний індекс (середнє значення кількості видів у цьому місцевості від 1 до 30); f — ступінь трапляння або покриття (1–5 балів); N — кількість видів у описі.

Для кількісної оцінки залежності структури угруповань лишайників від впливу полютантів застосовують різноманітні індекси, головним чином різні модифікації індексу чистоти повітря (*IAP*):

$IAP = (1/n)SQ_i$, де n — кількість видів; Q_i — індекс полеофобності, розрахований як середнє число супровідних видів для i -го виду; S — показник пошкодження виду;

$IAP = SPH_i$, де PH_i — індекс полеофобності Хоффмана для i -го виду;

$IAP = S(a_iC_i)/C_{in}$, де a_i — клас полеотолерантності i -го виду; C_i — покриття i -го виду; C_{in} — сумарне покриття видів лишайників;

$IAP = SF_i$, де F_i — частота трапляння i -го виду.

Методика використання індикаторних видів, хоча і передбачає розрахунок індексів чистоти повітря (*ІЧП*), але значна увага приділена ліхенологічним індикаторам з подальшим картуванням їх поширення та виділення відповідних зон.

Такі дані навіть з використанням стійких до промислового забруднення лишайників дають під час картографування по дрібних квадратах доволі виразну картину якісного стану повітря й точно вказують на джерела вики-

2.1. Біоіндикація стану атмосфери

дів. У такий спосіб у містах можна виявити зони з різним забрудненням повітря, зокрема ізотоксичні зони. Так, у процесі дослідження Калуського ВО «Хлорвініл» Івано-Франківської обл. С.Я. Кондратюк (2008) виділив чотири зони концентрування лишайників (рис. 2.4), які корелювали з концентрацією повітряного забруднення:

- **зона низької представленості** епіфітів (0—2 види);
- **зона наявності токсикотолерантних видів** (3—4 види). Характерними є *Phaeophyscia orbicularis*, *Lecanora hagenii*, *Physcia stellaris*, *P. caesia*, *Xanthria parietina*, види кислотного забруднення *Lecanora conizaeoides* і *Scoliciosporum chlorococcum*, які трапляються і поза зоною;
- **зона середньої представленості** епіфітів (5—10 видів) і наявності середньочутливих до забруднення видів. Типовими видами, які найчіткіше характеризують зону, є *Parmelia sulcata*, *Hypogymnia physodes*, рідше трапляються *Parmeliha quercina*, *P. tiliacea*, *Parmelia glabrata*, *P. exasperata*, *P. exasperatula*, *P. subargentifera*. Цю зону можна поділити на дві, що включають відповідно 3—4 і 5—10 видів;
- **зона високої представленості** епіфітів (11—23 види) і наявності найчутливіших видів: кущисті — *Ramalina dilacerata*, *R. fraxinea*, *Cetrelia cetrarioides*, *Evernia prunastri*, *E. mesomorpha* та листуваті — *Pseudevernia furfuracea*, *Cetrelia cetrarioides*, *Parmelia subrudecta*, *P. caperata*.

Виявлено осередки забруднення та їх розміщення відносно заводів і комбінатів, що також залежить від рози вітрів, рельєфу місцевості, інших факторів й відбиває середній багаторічний стан повітряного простору. В улоговинах, де спостерігаються застій повітря та погана аерація, шкідливих речовин концентрується більше, ніж на підвищеннях рельєфу.

На прикладі Львова встановлено вплив «міського ефекту» (рис. 2.5). Також було досліджено: Івано-Франківськ, Тернопіль, Луцьк і Рівне, які не мають зелених зон й оточені відкритими територіями.

Найбільше лишайників виявлено в Івано-Франківську (45 видів), а в пробному квадраті — 19 видів. Відносно чистим виявився і Тернопіль (45 видів), а в окремих квадратах було 3—17 видів. Більша частина цих міст належить до другої зони (5—10 видів), а перша зона (1—4 види) поширена фрагментарно. У Луцьку зафіксовано зростання 38 видів лишайників, а в пробних квадратах ця кількість коливалась від 1 до 13 видів. У Рівному найгірша ситуація, там зросло 22 види лишайників, а в пробних квадратах — від 1 до 12 видів. Квадрати з 5—10 видами траплялись рідше, а більшість території належить до першої зони забруднення (1—4 види). Якщо в Івано-Франківську було виявлено багато чутливих до забруднення видів (*Usnea hirta*, *Ramalina fraxinea*, *Evernia prunastri*, *E. mesomorpha* та чимало видів роду *Parmelia*), то в Рівному (на західній та східній околицях міста) лише 3 види (*Ramalina fraxinea*, *Anartychia ciliaris* та *Parmelia sulcata*). Якщо за мікрокліматом ці території ідентичні, то в Рівному наявність 50%-го видового складу пояснюється впливом ВО «Азот», що крім азотних добрив продукує сірчистий ангідрид і сірчану кислоту.

Отже, осередок сильно забрудненої зони було виявлено у Львові поблизу заводу «Карпатпресмаш» і комбінату хлібопродуктів. Середнє забруднення: у Львові — в західній, північній та південно-західній частинах міста;

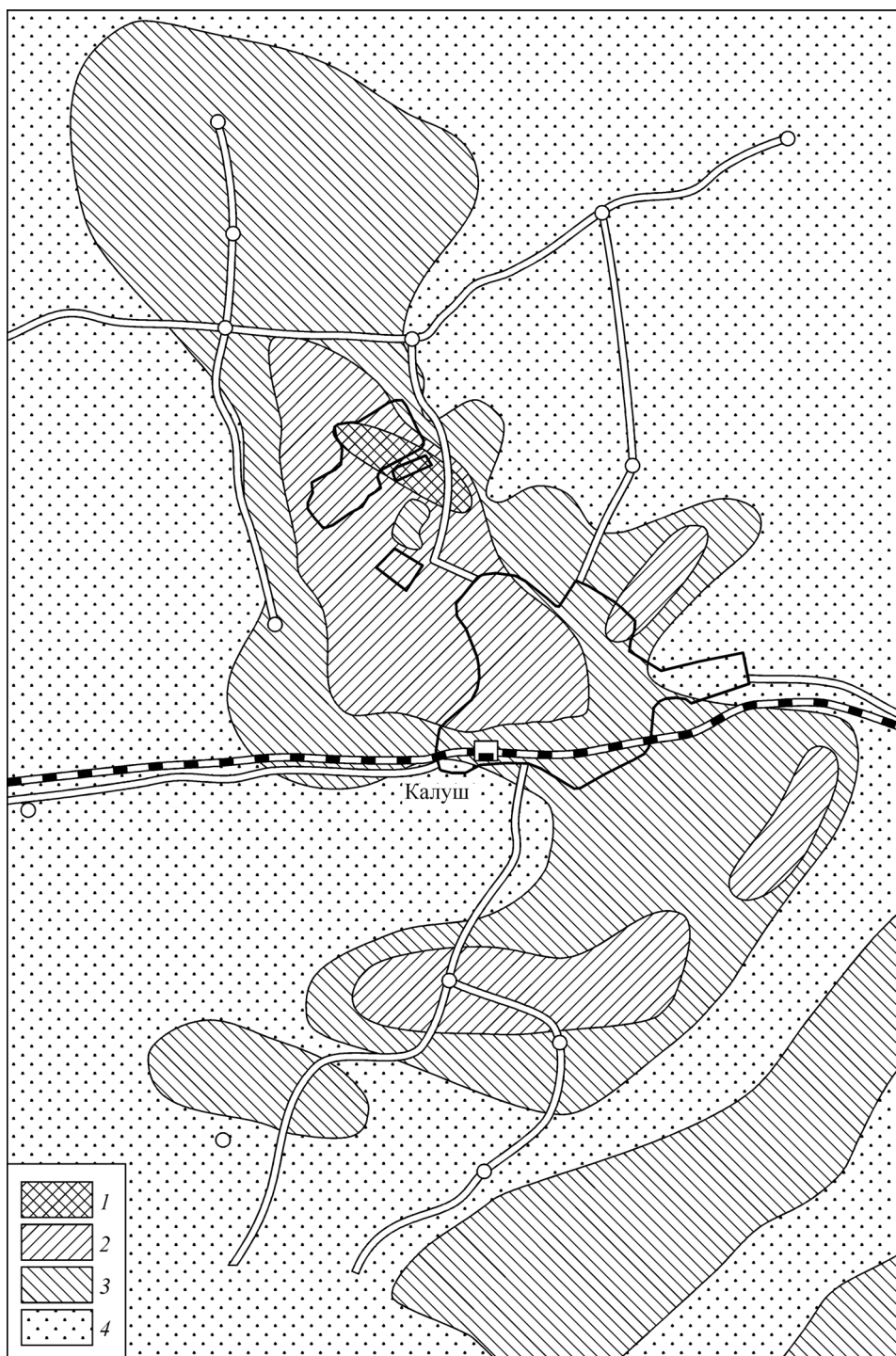


Рис. 2.4. Зони концентрування епіфітних лишайників на території Калуського ВО «Хлорвініл» (Кондратюк, 2008):
 1 – 0–2 види; 2 – 3–4; 3 – 3–5; 4 – понад 10 видів

2.1. Біоіндикація стану атмосфери

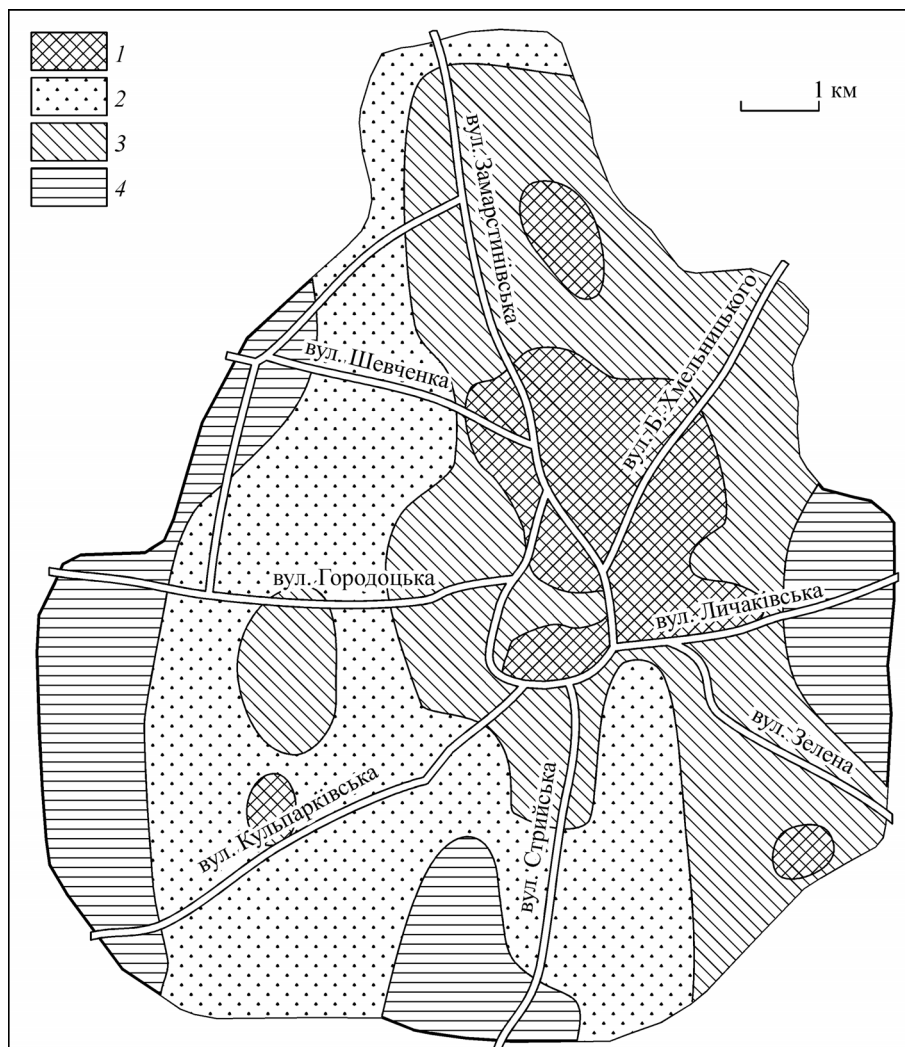


Рис. 2.5. Ізотоксичні ліхеноіндикаційні зони Львова, визначені за індексом чистоти повітря (Кондратюк, 2008):

1 — сильнозабруднена — представлена епіфітними лишайниками (*Lecanora hagenii*, *Phaeophyscia orbicularis*, *Xanthoria parietina*), вони стійкі до забруднення, характерні для евтрофікованої кори дерев, ростуть по всій території міста і є індикаторами забруднення пилом (із чутливих 0—1 вид); 2 — помірнозабруднена — представлена токсикотолерантними видами *Lecanora conizaeoides* та *Scoliciosporum chlorococcum* — це індикатори кислотного забруднення, трапляються в центральній частині міста і по периферії; їх поширення корелює з високою концентрацією сірчистого ангідриду (SO_2) та фтороводною (HF) в атмосфері (із чутливих 1—5 видів); 3 — слабозабруднена — представлена сильно- та середньочутливими епіфітними листоватими лишайниками родини Parmeliaceae (*Pleurosticta acetabulum*, *Parmelina quercina*, *P. tiliacea*, *Tuckermannopsis* (*Cetraria*) *chlorophylla*, *Hypogymnia physodes*), які є типовими для природних лісів зеленої зони міста (із чутливих 5—10 видів); 4 — незабруднена — представлена кушистими лишайниками (*Ramalina*, *Evernia* і *Pseudevernia*), які виявлені на околицях міста (із чутливих видів > 10)

Івано-Франківську, Тернополі, Луцьку — локальне; Рівному — забруднене майже все місто. Осередки слабого забруднення зафіксовано у східній частині Львова, більшості територій Івано-Франківська, центральній частині Тернополя, західній частині Луцька, локальні ділянки в Рівному. На підставі цих даних було складено відповідні карти.

Коефіцієнт токсикотолерантності лишайників може відрізнятися в різних ландшафтах і під час його розрахунку мають враховуватися й накопні лишайники. Для оцінювання ступеня покриття доцільно вибирати лише окремо зростаючі, вертикальні, дорослі дерева, у яких на висоті 30—150 см слід проводити облік лишайників на найзарослішій ними частині кори. Під час вибору дерев рекомендують орієнтуватися на різні їх види й розраховувати потім середній ступінь покриття для кожного квадрата знімання. Лише у такому разі можна отримати достатньо репрезентативні дані.

Методами ліхеноіндикації не можна розрізнити конкретні шкідливі речовини, що забруднюють повітря, однак можна виділити території, які знаходяться під впливом забруднення. Для виділення таких територій іноді досить буває навіть ідентифікації не всіх видів лишайників, а тих, що мають індикаторне значення.

Коли для індикації забруднення немає можливості використати лишайники природного середовища, наприклад через відсутність посадок дерев певного виду в цьому районі, то застосовують метод трансплантації ліхенобіоти (Schoenbeck, 1969. — Цит. за: V. Ahmadjian, 1993). *Трансплантацією* називають перенесення організму з його місцеперебування в місце, де він необхідний для якої-небудь мети, наприклад для моніторингу забруднення навколишнього середовища. Спостереження за станом трансплантованих лишайників з метою ліхеноіндикації належить до активного моніторингу. Для цього їх зрізують разом із корою дерева в чистих районах, розміщують на спеціальних стендах і встановлюють у досліджуваних місцях. Швидкість відмирання слані реєструють фотографуванням, яке виконують через певні проміжки часу. Крім того, мікроскопічним дослідженням визначають відсоток ушкоджених клітин водоростей лишайників. Якщо необхідно, то визначають ще й вміст хлорофілу. Такий спосіб контролю за станом навколишнього середовища і виявлення меж забрудненої території є досить ефективним.

Основними перевагами використання трансплантантів для моніторингу якості повітря вважають:

- можливість розміщення сланей лишайників у всіх місцях, у яких бажаний моніторинг якості повітря, зокрема і там, де лишайники з тих або інших причин відсутні;
- можливість використання в кожній місцевості достатньої кількості зразків масових видів лишайників для забезпечення необхідної точності дослідження і повноти охоплення території;
- можливість розміщення в ділянки, які тестуються, порівняно однорідного матеріалу, зібраного в місцях з відомими умовами існування, що полегшує інтерпретацію результатів;
- можливість вибору конкретних представників тих або інших видів лишайників з визначених місцеперебувань;

2.1. Біоіндикація стану атмосфери

- можливість визначення темпів росту забруднень, що пошкоджують лишайники.

Недоліками пересадження є, з одного боку, часті випадки знищення трансплантатів місцевим населенням, з іншого — переміщення організмів зі звичного для них середовища в нові умови. Це призводить до того, що реакція трансплантатів на забруднення може не збігатись з реакцією особин того самого виду, які постійно тут зростають.

Для трансплантації найчастіше застосовують епіфітні лишайники, слань яких легко зібрати і за якими просто спостерігати. В Європі зазвичай використовують слані *Hypogymnia physodes*, *Evernia prunastri*, *Parmelia sulcata*. Їх разом із субстратом відокремлюють від дерев спеціальними бурами у вигляді дисків. Потім ці диски у той чи інший спосіб розміщують на обстежуваній території. Якщо передбачають оцінку забруднення важкими металами, то під час добору зразків для пересаджування і їх підготовки до трансплантації не рекомендують користуватись металевими предметами.

Трансплантацію лишайників використовували не лише для індикації забруднень. Так, види роду *Lobaria*, чутливі до забруднення повітря, пересаджували з метою відновлення їх популяцій на територіях, на яких вони зникли. Пересаджували лишайники і для встановлення впливу різних факторів на показники їхньої життєдіяльності під час адаптації до незвичних умов.

Проведення досліджень у цих напрямках дасть змогу побудувати повну і математично обґрунтовану теорію полеофобності лишайників, яка описуватиме і пояснюватиме механізми реакцій цих унікальних організмів у відповідь на вплив токсичних речовин на всіх рівнях їх організації — від молекулярного до екосистемного. Така теорія уможливить розроблення методологічно суворої стратегії індикації стану навколишнього середовища з використанням лишайників.

Лишайники застосовують як індикатор дії кислотних дощів, зокрема пов'язаного з ними впливу азотного забруднення (Crittenden, 2000), а також у зв'язку з глобальним потеплінням клімату (Artroot, van Herk, 2007; Jovan, Sarah, 2008). За минуле століття концентрація нітратів у дощовій воді на території Північно-Західної Європи збільшилась приблизно втричі. Це зумовлено тим, що оксиди азоту, які утворюються у великих кількостях у результаті підвищення рівня хімічної промисловості, спалювання або інших процесів, призводять до підвищення концентрації нітратів в опадах. Проблема зміни концентрації аміаку в атмосфері пов'язана також із його інтенсивним переміщенням (викиди відбуваються через високі труби, вони піднімаються у верхні шари атмосфери і переміщуються з повітряними масами на значні відстані, навіть через континенти), зокрема в місцевості зі зниженим рівнем азоту, такі, як пустелі, північна тундра або гірський альпійський пояс. Велика частка азотних сполук випадає разом зі снігом, і вивільнення азоту відбувається у відносно короткий проміжок часу, під час весняного танення.

Лишайники чутливі до такого виду повітряного забруднення. Дослідження, проведені в Геттінгенському університеті (Німеччина), виявили, що скупчення («подушки»), сформовані видами роду *Cladonia* ssp., є індикаторами впливу кислотних дощів. Типовий для пустелі лишайник *Cladonia portenosa*

розмістили на ділянках біля станцій дощового моніторингу Великої Британії для подальшого виявлення співвідношення між хімічним складом води та слані лишайника. У ході експериментів, проведених на Субарктичній дослідницькій станції «Кево» у Фінляндії, види *Cladonia stellaris* та *Stereocaulon paschale* піддали впливу штучного кислотного дощу. Внаслідок цього виявили, що потрапляння кислоти призвело до підвищення K^+ та двовалентних катіонів у верхівках слані. Аналогічну зміну зафіксовано також у дослідженнях із *Cladonia portentosa*, які проводили у Великій Британії, коли виявили тісний взаємозв'язок між концентрацією кислоти в дощовій воді та співвідношенням $K^+ : Mg^+$. Крім того, концентрація азоту в слані лишайника виявилась взаємопов'язаною із надходженням його з повітря (Ellis et al., 2003).

Отже, ліхеноіндикація — це різновекторний напрям біоіндикації стану навколишнього середовища. Крім оцінки стану забруднення атмосфери його застосовують для оцінювання зон ризику, зокрема пов'язаних із сейсмічною та льодовиковою активністю, глобальних змін клімату.

2.1.4. Бріоіндикація

Для індикації навколишнього середовища також використовують мохоподібні (Bryophyta), хоча і меншою мірою ніж лишайники. Фахівці вважають, що цій групі організмів властиві не менш цінні індикаторні ознаки. У деяких випадках мохоподібні мають певні переваги, бо в місцях із сильним забрудненням лишайники стають настільки рідкісними, що їх досить складно використовувати для біоіндикації, тоді як окремі види мохів добре почувують себе в таких умовах (Мамчур, 2005; Chopra, Kumra, 2005; Sabovljević, Grdović, 2009).

Одним із напрямів бріоіндикації є оцінка забруднення повітря. Пояснюється це тим, що мохи, не маючи кореневої системи (у них наявні ризоїди), значною мірою залежать від атмосферного живлення, зокрема отримання мінеральних елементів. У будові їхніх листків відсутній постійний шар епідермісу, і тому вода, а разом з нею різні мінеральні речовини та іони металів легко проникають у тканини крізь поверхню тіла. Це сприяє поглинанню катіонів і їх зв'язуванню, тому що тканини мохів збагачені негативно зарядженими аніонами (Glime, 2007; Sahu et al., 2007). Такі властивості мохів є підставою розглядати їх як сорбентів певних сполук чи елементів, вміст яких може перевищувати той, що є нині у довкіллі, але і цю властивість використовують як біоіндикаційну ознаку, оскільки вона свідчить про тривалість процесів забруднення.

Для бріоіндикації забруднення атмосфери суттєвіше значення мають епіфітні мохоподібні, що зростають на корі дерев, оскільки вони більшою мірою залежать від атмосферних умов, ніж епігейні, які ростуть на ґрунті й можуть отримувати розчинені у воді мінеральні речовини завдяки поглинанню її ризоїдами із ґрунту. На відміну від судинних рослин, мохи адсорбують шкідливі речовини протягом року, зокрема під час танення снігу.

Дослідження стану забруднення повітря, зокрема важкими металами, на основі бріологічних об'єктів розпочалось в 1960-х роках. Високий вміст

2.1. Біоіндикація стану атмосфери

накопичення металів (Zn, Cu, Pb, Ni, Cr, Cd) доведено під час порівняльного хімічного аналізу гербарних зразків мохів, зібраних у м. Монреаль (Канада) у 1905 та 1971 рр. (Rao et al., 1977). Нині біомоніторинг забруднення довкілля важкими металами є традиційним. На підставі проведених багаторічних досліджень встановлено накопичення окремими видами різних груп металів: Pb — *Phylonotis fontana*, *Hypnum cupressiforme*, *Hydrogonium gracilentum*; Pb, Zn — *Bryum pseudotriquetrum*, *Dicranella*; Pb, Zn, Cu — *Plagiothecium denticulatum*, *Physcomitrium pyriforme*; Zn — *Fontinalis antipyretica*; Cu — *Pohlia nutans*; Cu, Fe — *Merceya ligulata*; Cu, S — *M. gedeanana* (Glime, 2007; Sahu et al., 2007).

Крім забруднення атмосфери важкими металами біоіндикацію використовують також для оцінки газових викидів (Adams, Preston, 1992; Brown, 1995 та ін.).

У зв'язку зі зміною складу атмосфери під впливом кислотних дощів і збільшенням сполук азоту виникає потреба індикації мохів. Встановлено, що оліготрофні види роду *Sphagnum* доволі чутливі до сполук SO₂ і їх можна використовувати як індикатори (Potter et al., 1996). Є дані й про те, що звичайні види бореальних лісів (*Pleurozium schreberi*, *Dicranum pysetum*) чутливі до сполук сірки та азоту, накопичують їх, а біомаса бріофітів у ценозах знижується до 60 % (Mäkipää, 1995). Меншою мірою мохи реагують на сполуки фтору та зміну концентрації озону. Найчутливішим до впливу останнього виявився *Sphagnum recurvum* (Potter et al., 1996; Williams et al., 1999).

За останні десятиліття методи біоіндикації, як і ліхеноіндикації, використовують для зонування території, з метою оцінювання градієнта забруднення повітря (Gilbert, 1968; Hummer-Hochwimmer, Zechmeister, 2001; Solga et al., 2006 та ін.). Як правило, такі зони відбивають кумулятивний ефект різних поллютантів, а не окремих сполук, тому що для цього використовують показники наявності всього видового складу мохів, а не їх хімічний склад. На основі такої оцінки визначають вплив урбанізації загалом, і такі дослідження набувають широкого розмаху. Як приклад можна навести оцінювання урбанізації за допомогою бріофітів міст Центральної Європи (Берлін, Бранденбург, Брюссель, Відень, Белград) і країн Середземномор'я: Іспанія, Португалія, Італія (Sabovljević, Sabovljević, 2009).

Методика аналізу і картування аналогічна ліхеноіндикаційній, використовують ті самі ІЧП, тому в перспективі можна очікувати, що біо- та ліхеноіндикацію будуть застосовувати як взаємодопоміжні методи.

Виділені зони відбивають концентрацію викидів в атмосферу відносно джерела забруднення, хоча їх форма і розміри змінюються залежно від сили й напрямку вітру, орографічних особливостей тощо.

Як приклад можна навести дослідження у Львові, проведені З. Мамчур (2005). На основі аналізу 64 видів мохоподібних розраховано показники ІЧП і виділено чотири зони забруднення (табл. 2.2) (рис. 2.6).

У сильнозабрудненій зоні було зафіксовано лише *Leskea polycarpa*, *Pylaisia polyantha*. Зазначимо, що ці види мають широку екологічну амплітуду й трапляються у всіх чотирьох зонах, тобто вони не є облігатними урбанофілами як серед мохів, так і лишайників, на відміну від квіткових рослин чи тварин, яких практично не існує. У середньозабрудненій зоні трап-

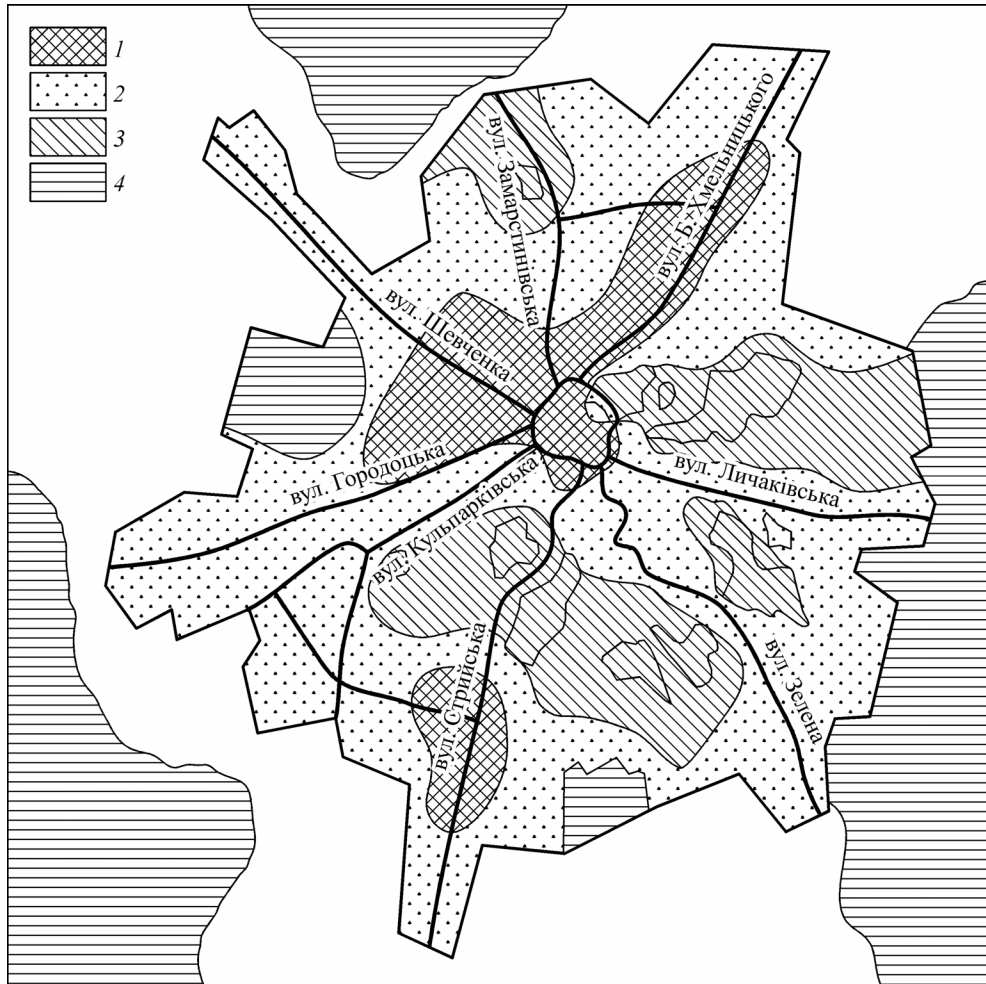


Рис. 2.6. Ізотоксичні бріоіндикаційні зони на території Львова та його околиць (Мамчур, 2005):

1 — сильнозабруднена; 2 — середньозабруднена; 3 — слабозабруднена; 4 — незабруднена

лялось 28 видів, слабозабрудненій — 38, а незабрудненій — 53 види. До середньочутливих видів належать *Bryum capillare*, *Brachythecium velutinum*, *Hypnum cupressiforme*, *Orthotrichum pumilum*, *O. affine*. Високочутливими видами є *Homalia trichomanoides*, *Anomodon viticulosus*, *A. attenuates*, які з'явилися в останній зоні. Для кожної із зон було виділено види-індикатори.

Встановлено, що у найчистішій зоні зростають *Ulota crispa* var. *crispa*, *Ornithotrichum schimperi*, *O. spurei*, *O. tenellum*, *O. striatum*, *Antitrichia curtispindula*, а в найзабрудненішій — *Lophocolea heterophylla*, *Ceratodon purpureus*. Під час забруднення повітря SO_2 у мохів відзначаються хлорози, некрози, недорозвиненість гіалінового волоска листків, зменшення розмірів пагонів і листків, потовщення клітинних стінок, кутикули тощо.

2.1. Біоіндикація стану атмосфери

Т А Б Л И Ц Я 2.2. Характеристика біоіндикаційних зон забруднення повітря Львова (Мамчур, 2005)

Ізотоксична біоіндикаційна зона	Характеристика зони	Мохи-індикатори	ІЧП
Сильно-забруднена I	Високий ступінь антропогенного впливу, умови відповідають полігемеробним ступеням окультуреності; поодинокі трапляються токсикотолерантні види	<i>Leskea polycarpa</i> , <i>Pylaisia polyantha</i>	0—0,9
Середньо-забруднена II	Умови, які відповідають полі-, евмезогемеробним ступеням; наявні токсикотолерантні види, немає високочутливих видів. Виділяють: а) насаджень вздовж автотрас — 3—5 видів; б) насаджень скверів — 4—9 видів	<i>Amblystegium serpens</i> , <i>A. varium</i> , <i>Platygyrium repens</i> <i>Orthotrichum affine</i> , <i>O. pumilum</i> , <i>Brachythecium salebrosum</i> , <i>Hypnum cupressiforme</i>	1,2—2,9 1,6—4,8
Слабо-забруднена III	Умови ев-, мезо-, інколи олігогемеробних ступенів; значна кількість середньочутливих видів	<i>Brachythecium velutinum</i> , <i>Orthotrichum diaphanum</i> , <i>O. anomalum</i> , <i>Plagiothecium curvifolium</i> , <i>P. nemorale</i> , <i>Hypnum pallescens</i>	5,3—9,8
Незабруднена IV	Умови мезо-, олігогемеробних ступенів; наявні чутливі до забруднення види	<i>Homalia trichomanoides</i> , <i>Anomodon viticulosus</i>	11,4—25,6

Мохи, які перебували під безпосереднім впливом забруднення від автомобільного транспорту часто втрачають зелене забарвлення листків і стебел (*Amblystegium serpens*, *Platygyrium repens*), у них зменшується кількість генеративних органів й дещо збільшується кількість органів вегетативного розмноження (листородні виводкові тільця у *Orthotrichum diaphanum* та *O. pumilum*, виводкові гілочки у *Platygyrium repens*).

За останні роки з мохами проводять все більше експериментальних досліджень, що значно розширює можливості біоіндикації (Bharali, Bates, 2002). Ще з 1970-х років поряд із пасивними методами почали використовувати й активні методи моніторингу. Для оцінки забруднення повітря в Японії був розроблений бріометр (Taoda, 1973). Він є двокамерною скринькою, в кожну камеру якої вміщують однакові види мохів. Найчастіше як тест-об'єкт у бріометрі застосовують виводкові бруньки *Marchantia polymorpha*, що в природі часто трапляється на порушених зволжених субстратах. Одну камеру з мохом, яка знаходилась в умовах чистого повітря, щільно закривають і використовують як контроль, а іншу розміщують у місці дослідження. За допомогою аналізу хімічного складу органів мохів обох камер і характеру їх розвитку, можна оцінити наслідки впливу забруднювальних речовин.

Дослідження мохів у природі та експерименти важливі не лише для оцінки стану забруднення довкілля, а й для охорони та збереження біотичного різноманіття.

2.2. БІОІНДИКАЦІЯ ГІДРОСФЕРИ

2.2.1. Гідросфера та її хімічний склад

Вода — найпоширеніша сполука у природі, яка вкриває понад 70 % території планети і характеризується сумарними запасами 1,5 млрд км³. Середня глибина океанів становить 3800 м, максимальна — понад 11 000 м, а об'єм води в них сягає 1371,8 млн км³. Великі запаси води (35,3 млн км³) зберігаються у твердому стані біля полюсів та на вершинах гір. Значна частина цих запасів знаходиться під поверхнею землі (60 млн км³) і живить річки й озера, запаси води в яких становлять 0,5 млн м³. Сумарний річковий стік в океан дорівнює 38,8 тис. км³ за рік, а зміна води в річках відбувається протягом 16 діб. В атмосфері міститься 0,013 млн км³ води (Реймерс, 1990). Отже, нас оточує вода, яка, формуючи потужну гідросферу, перебуває у динаміці, забезпечуючи функціонування екосистем, біосфери загалом і розвиток життя на планеті, оскільки всі живі організми на 2/3 складаються з води, без якої існувати не можуть. Це означає, що вся еволюція живого пов'язана з водою: для одних організмів вода є безпосереднім середовищем життя, інші адаптовані до її споживання та запасання. Проте наявність води зовсім не свідчить про її доступність для організмів, що пов'язано з її фізичним станом і хімічними властивостями. Вода є розчинником хімічних сполук. Це може перешкоджати засвоєнню її одними організмами, а для інших — є необхідним середовищем існування. Із загальних запасів води лише 2,53 % є прісною.

Вода не буває абсолютно чистою, вона містить різні компоненти: розчинні (солі, кислоти, луги, гази) і нерозчинні (складні відходи промисловості, штучні хімічні речовини, часточки органічного походження тощо), що визначає її властивості. Найчистішою є вода, яка містить до 50 мг/л розчинних речовин. Прісні й слабосолонуваті води придатні для споживання, за показників розчинних сполук до 3 г/л, солонуваті придатні у рідкісних випадках (3—12 г/л), солоні є непридатними (>12 г/л). Розсоли характеризуються мінералізацією понад 50 г/л (табл. 2.3). При цьому в морській воді міститься 10—20 г/л солей, в океанській — 35 г/л, у солоних озерах — понад 200 г/л. Така зміна концентрації солей впливає на склад і різноманітність біоти. У найсолонішому озері — Мертвому морі — живуть лише віруси, архебактерії, плісняві гриби (*Aspergillum*), трапляється джгутикова водорість *Dunaiella parva*.

З урахуванням тісного зв'язку живих організмів з водним середовищем біота є добрим індикатором фізичних властивостей і хімічного складу води.

Т А Б Л И Ц Я 2.3. Класифікація підземних вод за ступенем мінералізації

Вид	Вміст сухого залишку, г/л	Приблизний вміст іонів, мг/100 г	Тип води, що переважає
Прісна	0—1	0—3	Гідрокарбонатно-кальцієвий
Слабомінералізована	1—3	3—9	Сульфатний, рідше хлоридний
Середньомінералізована	3—10	9—30	Сульфатно-хлоридний
Мінералізована	10—50	30—150	Хлоридно-сульфатний
Розсіл	>50	>150	Хлоридно-натрієвий

2.2.2. Фітоіндикація поверхневих і підземних вод

Основними напрямками гідроіндикації є: пошуки запасів вод, оцінка їх природних характеристик, характеру і ступеня забруднення. Особливого розмаху такі дослідження набули в пустельних районах Близького й Середнього Сходу, Центральної Азії, півдня Північної Америки, саме там, де вода є визначальною для забезпечення життя людей.

З давніх часів у посушливих районах вміння знаходити прісну воду було дуже важливим. Накопичувались й передавались від покоління до покоління відомості про зв'язок між наявністю певних рослин і заляганням у цих місцях питної води. Науковий розвиток біоіндикації ґрунтувався на систематичних дослідженнях з виявлення рослин-гідроіндикаторів. Основні публікації з цієї теми припадають на 50–60-ті роки ХХ ст., коли відбувалось інтенсивне освоєння нових незайманих господарською діяльністю степових і пустельних територій. Знання про наявність підземних вод, які залягають близько до поверхні ґрунту, та про їх якість важливе для сільського господарства (вибір ділянок, придатних для вирощування певних культур), організації пасовищ, забезпечення водою мешканців посушливих територій (Востокова, 1961).

Гідроіндикаційні дослідження важливі також для проведення гідрогеологічних і геолого-інженерних робіт. Із використанням рослин-індикаторів можна значно скоротити кількість буринь, необхідних для цих робіт, а відтак, зберегти деякі ділянки від втручання людини й заощадити кошти.

Підземні води, як і будь-які інші, мають певні фізичні та хімічні властивості, які обумовлюють можливість їх використання для потреб людини. До фізичних властивостей належать: температура, прозорість, запах, смак, кількість завислих речовин, електропровідність та радіоактивність. До хімічних — домішки, що наявні у воді в розчиненому стані. Застосовуючи гідроіндикатори, визначають ступінь мінералізації вод і, відповідно, її твердість, смак, сухий залишок під час випаровування, вміст характерних іонів. Проте гідроіндикатори допомагають визначити звісно не всі властивості підземних вод. Температура підземних вод зазвичай холодна, якщо води залягають не глибше 20–25 м, то спостерігаються сезонні коливання температури.

Для оцінювання підземних вод як індикатори застосовують рослини, оскільки вони дуже залежать від наявності води у ґрунті та не здатні пересуватись у її пошуках. Для цього використовують їх флористичні, фітоценотичні, фізіологічні, морфологічні та фенологічні ознаки.

Флористичні індикаторні ознаки. За характером взаємозв'язку з ґрунтовими водами виділяють постійні, змінні й негативні гідроіндикатори. Здебільшого гідроіндикатори функціонально пов'язані з наявністю ґрунтових вод.

Постійні індикатори включають гігрофіти та фреатофіти, коренева система яких досягає капілярної смуги та дзеркала ґрунтових вод, а іноді й глибше — під їх рівень.

Гігрофіти мають поверхневу кореневу систему, розміщену в надлишково зволжених горизонтах. Це рослини прибережних і часто болотистих місцезростань. Для них характерні:

- соковиті стебла і пагони, гладенькі, блискучі листки, часто з широкою листовою пластинкою;
- зелень листків й усієї рослини яскрава, свіжа;
- ритми розвитку незалежні від сезонності атмосферних опадів (вегетують усе літо).

Цим рослинам властива велика інтенсивність транспірації, яка може бути більшою у 6—7 разів за інтенсивність транспірації у видів інших груп. Так, зокрема, наявність гігрофітів зумовлена близькими ґрунтовими водами з капілярним зволоженням ґрунтів. Гігрофіти переважно поширені у гумідних ландшафтах. Такими є гігрофітні мохи й трави боліт: лепеха (*Acorus calamus*), півники болотні (*Iris pseudoacorus*), рогози (*Typha* sp.) та ін.

Угруповання гігрофітів є показниками ґрунтових вод, які залягають лише дуже близько 0—2 м (оптимально 0—1 м). У процесі зниження рівня ґрунтових вод угруповання гігрофітів змінюються іншими, менш вологолюбними, зокрема фреатофітів.

Фреатофіти мають потужну кореневу систему, яка проникає досить глибоко і досягає дзеркала або капілярної смуги ґрунтових вод. Фреатофіти мають різноманітний вигляд: листки вузьколінійні (чий) або широкі (лох, солодка); рослини інколи не мають листків або їх пластинки редуковані (саксаул, сарсазан, тамарикс). Для всіх фреатофітів характерно:

- глибока коренева система, яка досягає постійно зволених горизонтів;
- незалежність ритмів розвитку від випадання атмосферних опадів (фреатофіти завжди виділяються зеленим забарвленням на фоні вигорілої, пожовтілої рослинності);
- цвітіння та утворення плодів у спекотний час вегетаційного періоду, коли атмосферні опади не випадають.

Фреатофіти поділяють на підгрупи:

- 1) власне фреатофіти — досягають кореневою системою рівня ґрунтових вод;
- 2) факультативні фреатофіти — можуть досягати рівня ґрунтових вод або капілярної смуги (розвиваються добре), а також використовувати конденсаційну вологу (пригнічені). Це переважно рослини пісків, такі, як полин пісковий (*Artemisia arenaria*) у напівпустелі, саксаул безлистий (*Haloхylon aphyllum*) у пустелі та ін.

- 3) трихогідрофреатофіти — досягають капілярної смуги ґрунтових вод;

Відносно глибини залягання ґрунтових вод кожен вид фреатофітів характеризується:

- оптимальною глибиною залягання ґрунтових вод, коли розвиток рослини сягає свого максимуму;
- нижньою межею глибини залягання ґрунтових вод, заглиблення якої викликає зменшення чисельності цього виду від нестачі вологи;
- верхньою межею, коли деякі види починають страждати від надмірного зволоження.

Для кожного окремого виду межі залягання ґрунтових вод різні (табл. 2.4).

2.2. Біоіндикація гідросфери

Т А Б Л И Ц Я 2.4. Оптимальні й максимальні глибини залягання ґрунтових вод, яких досягає коренева систем фреатофітів (Викторов и др., 1962)

Вид	Глибина залягання ґрунтових вод, м	
	оптимальна	максимальна
<i>Anabasis aphylla</i> — анабаз безлистий	5—10	30
<i>Halostrachys caspica</i> — карабарак каспійський	10—15	20
<i>Halocnemum strobilaceum</i> — сарсазан шишкуватий	1—3	10
<i>Haloxylon aphyllum</i> — саксаул безлистий	5—10	40
<i>Kalidium foliatum</i> — поташник листуватий	5—10	15
<i>Phragmites australis</i> — очерет південний	0—15	3
<i>Tamarix</i> — тамарикси	3—10	15—20

Для фреатофітів, на відміну від гідрофітів, важливі два показники: верхня й нижня межі залягання ґрунтових вод. Зниження заглиблення нижньої межі ґрунтових вод у фреатофітів пригнічує рослини, що пов'язано з недостатньою зволоженістю. Перевищення екологічного оптимуму розміщення верхньої межі ґрунтових вод призводить до перенасичення рослин вологою. Оптимум глибини завжди знаходиться значно ближче до верхньої межі залягання ґрунтових вод.

Із фреатофітів виділяють глікофільні та галофільні види. Перші включають деревні породи (*Populus hybrida*, *P. alba*, *P. nigra*, *Salix angustifolia*, *Elaeagnus angustifolia*), кущі (*Lagonychium farctum*, *Lycium turcomanicum*) й трав'янисті багаторічники (*Glycyrrhiza glabra*, *Alhagi pseudoalhagi*, *Melilotus polonicus*), поширені на прісних і слабосолонуватих водах аридних зон. До глікофільних аридних зон належать: *Cyperus rotundus*, *Bolboschoenus maritimus*, *Phragmites australis* (рис. 2.7, див. вклейку), *Cynodon dactylon*. Для мінералізованих ґрунтових вод характерні галофільні види: *Salsola dendroides*, *Suaeda mircophylla*, *S. altissima*, *S. confusa*, *Kalidium caspicum*, *Petrosimonia brachiata*, *Salicornia herbacea* та ін.

Змінні гідроіндикатори пов'язані з різними формами непостійного ґрунтового зволоження (верховодка, міжпластове зволоження, капілярна смуга тощо). Однак на відміну від постійних гідроіндикаторів, вони можуть свідчити про глибше залягання ґрунтових вод. Зокрема, якщо максимально можлива фітоіндикація для постійних гідроіндикаторів становить 7—10 м, то для змінних — до 25 м верхньої глибини залягання ґрунтових вод. Такі значні глибини залягання ґрунтових вод можливо індукувати переважно на пористих породах (пісках і черепашниках) у пустелях. Гідроіндикація у цьому разі можлива завдяки існуванню такого явища, як конденсація атмосферної та внутрішньогрунтової вологи, де відбувається внутрішньогрунтове випаровування вологи над глибоким рівнем залягання ґрунтових вод, недоступних для рослинності. Це випаровування супроводжується конденсацією вологи у верхніх прошарках ґрунту, доступних кореневій системі рослин-індикаторів змінного типу.

Негативні гідроіндикатори — категорія рослин, головною екологічною потребою яких є наявність значної аерації ґрунтів, яка, як правило, є антагоністом з факторами зволоження. Більшість з негативних гідроіндикато-

рів (псамофіти) зростає на пісках, де за умов позитивної аерації вони використовують мінімальні запаси гігроскопічної вологи.

Фітоценотичні індикаторні ознаки. У 50—60 роках ХХ ст. інтенсивно дискутувалось питання стосовно того, що краще застосовувати для індикації: окремі види рослин або рослинні угруповання (певні фітоценози). Є підстави вважати фітоценоз точнішим показником гідрогеологічних умов, оскільки це відносно постійна, доволі чітко виражена в ландшафті комбінація різних видів рослин, зазвичай тісно пов'язаних з певними умовами навколишнього середовища. До того ж фітоценоз завжди має вужчу амплітуду екологічних умов, ніж окремі види, які входять до його складу.

Використання фітоценозу як гідроіндикатора має практичну перевагу: фітоценоз зазвичай помітніший, ніж окремих вид, і на місцевості, і на аерофотознімку, що полегшує його виявлення, а також дешифрування знімків (Викторов и др., 1962).

Фітоценотичні індикаторні ознаки ґрунтуються на морфометричних особливостях рослинного покриву (багатства флористичного складу, способу поєднання видів, їх проективного покриття, форми, розмірів угруповань).

Оскільки один окремо взятий вид рослини-індикатора може бути пристосований до життя за різних значень мінералізації води, то часто констатують наявність близьких вод, проте судити про їх мінералізацію не можна. Аналіз усього флористичного складу угруповань дає можливість оцінити не лише глибину залягання вод, а їх якість та хімічні властивості. Наприклад, коли поряд із очеретом (*Phragmites australis*) ростуть види, типові для незасолених територій (глікофіти), то мінералізація води під такими угрупованнями коливається від 200 до 1000 мг/л, а коли в угрупованнях наявні галофіти — від 1000 до 5000 мг/л і більше (Востокова, 1961).

Аналогічно очерету можна привести як приклад чий (*Lasiagrostis splendens*). Він широко поширений у напівпустелях і пустелях північного типу й обов'язково пов'язаний з близькими ґрунтовими водами, проте глибина залягання цих вод коливається від 1,5 до 5,0 і навіть 8,0 м. Під окремими екземплярами чия інколи знаходять лише слабозволожений пісок. Засолення ґрунтових вод під чием коливається від дуже слабкого (сухий залишок менше 1 г/л) до сильного (сухий залишок до 12 г/л). Беручи до уваги «сусідів» цієї рослини, можна зробити точніші висновки (Востокова, 1961).

Одним із найважливіших індикаційних показників є проективне покриття гідроіндикаторів, що корелює із забезпеченням рослин водою. Форми і розміри угруповань вказують на характер виклинювання та локалізації ґрунтових вод. Прямолінійні форми розміщення угруповань спричинені виклинюванням ґрунтових вод уздовж тектонічних порушень і зсувів. Криволінійне розміщення у вигляді вигнутих вузьких смуг характеризує виходи ґрунтових вод, спричинені контактами залягання різних гірських порід, які мають різні фізичні властивості, що формує відповідну лінію водотривкого шару. Руслоподібні вигнуті й витягнуті ланцюги угруповань пов'язані з сухими руслами, під якими фільтрується вода. Дельтоподібну форму з максимально вологолюбною рослинністю біля вершини конуса мають угруповання рослин, приурочені до джерел. Округлі пояси угруповання гідроіндикаторів з максимально вологолюбною рослинністю у центрі спостері-

2.2. Біоіндикація гідросфери

гаються у западинах, лиманах та інших заглибленнях, що формують лінзи ґрунтових вод унаслідок інфільтрації вод поверхневого стоку.

Під час використання рослинного покриву як індикатора ґрунтових вод угруповання поділяють на прямі та непрямі гідроіндикатори.

До **прямих гідроіндикаторів** належать ті рослинні угруповання, за наявності яких можна безпосередньо робити висновки щодо глибини залягання і ступеня засолення ґрунтових вод. Ця група включає угруповання, утворені рослинами, які тісно пов'язані своїми кореневими системами з ґрунтовим зволоженням (*гігрофіти* й *фреатофіти*). Угруповання як одних, так й інших є прямими індикаторами наявності близьких підземних вод (Викторов и др., 1962).

Застосування геоботанічного методу в гідроіндикації має певні обмеження. Кореневі системи фреатофітів досягають у середньому глибини 15—20 м, якщо ж ґрунтові води залягають глибше, то живлення рослин може відбуватись за рахунок вологи внутрішньоґрунтової конденсації. Встановлено, що у разі залягання ґрунтових вод глибше 40 м дифузія пари у верхні шари ґрунту відсутня. Цей показник можна вважати природною межею застосування прямих гідроіндикаторів, тому що води, які залягають глибше, не впливають на вологість поверхневих горизонтів ґрунту і, відповідно, рослини на них не реагують (Востокова, 1961). Глибина 40 м — це теоретична межа. Практично ж рослинний покрив широко використовують як показник залягання ґрунтових вод не глибше 10—25 м.

За рослинними угрупованнями — прямими гідроіндикаторами — можна судити не лише про наявність близьких ґрунтових вод, а й доволі точно про глибину їх залягання і хімічний склад.

Гідроіндикаційні дослідження, які ґрунтуються переважно на вивченні прямих гідроіндикаторів та утворених ними угруповань є досить перспективними і ефективними, завдяки тому, що між прямими гідроіндикаторами та ґрунтовими водами існує безпосередній зв'язок.

Значно більші площі займають рослинні угруповання, що живляться атмосферними опадами. У деяких випадках їх також можна використовувати як **непрямі гідроіндикатори** гідрогеологічних умов цієї місцевості. Це пояснюється тим, що такі рослини приурочені до літологічних відкладів, які характеризуються певними гідрогеологічними особливостями. Відповідно, рослинність, що є індикатором цих літологічних порід, можна одночасно розглядати як непрямий індикатор гідрогеологічних умов. Наприклад, рослинні угруповання, що індикують гіпсоносні палеогенові глини, можна одночасно вважати непрямыми індикаторами відсутності близьких ґрунтових вод, тому що ці глини безводні, а нижній їх горизонт формує водотривкий шар.

Отже, рослинні угруповання, які не мають безпосереднього зв'язку з ґрунтовими водами, але за розподілом яких можна робити висновки стосовно літолого-геохімічних умов і відповідно гідрологічного режиму певної ділянки, вважають непрямыми гідроіндикаторами.

Відмінність між прямими і непрямыми гідроіндикаторами полягає ще й у тому, що гідроіндикаторне значення прямих гідроіндикаторів може дещо коливатись в різних фізико-географічних умовах, але, як правило, вони

завжди є показниками близьких до поверхні ґрунтових вод. Гідроіндикаторне значення непрямих гідроіндикаторів може різко змінюватись залежно від району досліджень і однакові типи угруповань в одних геологічних умовах можуть бути показником близьких вод, а в інших — вказувати на їх відсутність. Наприклад, чернополинники (угруповання *Artemisia pauciflora*) у Прикаспійській низовині є індикатором неглибоких солоних вод, а в умовах Темірсько-Актюбінського Приуралля вказують на їх відсутність. Це пояснюється тим, що чернополинники в Прикаспії приурочені до засоленних водоносних порід, а в Темірсько-Актюбінському Приураллі — до засоленних неводоносних глин (Викторов и др., 1962). Злаково-різнотравні угруповання в пустелях розвинуті на пісках, що містять у своїй товщі прісної води, тому можуть бути індикаторами як піщаних верхньоальбських відкладів, так і прісної води, яка пов'язана з ними. Натомість у степовій зоні їх наявність свідчить про відсутність близького залягання ґрунтових вод.

Як бачимо з наведених прикладів, використовуючи непрямі гідроіндикатори, можна робити висновки щодо гідрогеологічних умов лише у вузьких межах певних фізико-географічних районів.

Фізіологічні індикаторні ознаки добре характеризують особливості водного режиму рослин. З них найбільше індикаторне значення мають інтенсивність транспірації, пігментація й вміст солей. Критерієм для виділення основних гідроіндикаторних груп є інтенсивність транспірації. Найменша транспірація спостерігається у галофітів і ксерофітів, які є або негативними гідроіндикаторами, або пов'язані з сильномінералізованими ґрунтовими водами (*Salsola geinmascens*, *Suaeda altissima*, *Artemisia herba-alba*). Інтенсивна транспірація характерна для постійних гідроіндикаторів, що належать до мезофітів, фреатофітів і гігрофітів (*Populus nigra*, *P. alba*, *Salix* sp., *Phragmites australis*, *Alhagi pseudoalhagi*). Проміжне положення займають змінні гідроіндикатори (*Salsola dendroides*, *Haloxylon aphyllum*, *Lycium ruthenicum*).

Іншою еколого-фізіологічною індикаторною ознакою є концентрація пігментів, а відповідно, і колір рослин за різних гідрогеологічних умов. Зокрема, концентрація хлорофілу у верблюжої колючки та пирію на ділянках з доступними ґрунтовими водами вища, ніж на безводних. Сукулентні галофіти за умов близьких ґрунтових вод мають інтенсивний темно-зелений колір, а у разі залягання ґрунтових вод глибше ніж 1,0—1,5 м відрізняються жовто-червоним кольором.

Перспективною гідроіндикаторною ознакою є вміст солей у вегетативних органах рослин. Фреатофіти за цією ознакою та мінералізацією ґрунтових вод мають вираженішу кореляцію. Зокрема, у деяких видів збільшення мінералізації ґрунтових вод від 7 до 85 г/л призводить до помірного збільшення вмісту солей у тканинах рослин від 35 до 45 %. Геміксерофіти мають відносно низьку кореляцію і вона пов'язана з незначними змінами мінералізації ґрунтових вод (до 10 г/л) та втрачають цей зв'язок за надмірної концентрації солей у ґрунтових водах.

Морфологічні індикаторні ознаки. До цих ознак належать розмір рослин (висота, діаметр), характер галузнення та інші морфологічні особливості. Наприклад, у очерета за незначної глибини залягання ґрунтових вод висота

2.2. Біоіндикація гідросфери

рослини максимальна — 4 м, а за глибокого залягання — лише 0,5 м. Надмірна висота змінних індикаторів може свідчити про неглибоке залягання слабомінералізованих ґрунтових вод.

Суттєве індикаторне значення мають специфічні гідроморфологічні відхилення в окремих представників: зміна будови стебла, архітекtonіки крони, форми рослин та ін.

Фенологічні індикаторні ознаки. Індикацію певних гідрогеологічних умов можна відстежувати і за фенологічними ознаками, переважно за аномаліями ритму розвитку рослинності. У посушливих зонах більшість мезофітного травостою і кущів підсихає влітку, коли запаси ґрунтової вологи вичерпуються. Це не стосується тих територій, які компенсують втрату вологи підтягуванням її з ґрунтових вод, там рослини нормально розвиваються й вегетують упродовж літа.

Подовження строків вегетації рослин свідчить про достатню зволоженість ґрунтів чи близькість залягання ґрунтових вод.

Максимальна глибина внутрішньоґрунтового випаровування в пустелях сягає 25—40 м. Це межа можливої гідроіндикації у південних пустелях, у північних пустелях ця величина зменшується до 15—20 м, у напівпустелях — до 10—12, у степах — до 5—7, в гумідних умовах — до 3—5 м.

Рослини-індикатори якості вод. У аридних зонах постійні гідроіндикатори найчутливіше реагують на зміни мінералізації води. Зокрема, для деяких фреатофітів (*Alhagi pseudoalhagi*) зміна мінералізації є більш лімітувальним фактором, ніж глибина залягання ґрунтових вод. При цьому рослинність краще відбиває градації слабкої мінералізації вод, ніж сильної, та індукує мінералізацію найближчих до поверхні ґрунтових вод (до 10 м).

Індикаторами прісних вод є глікофільні фреатофіти й мезофіти (*Morus alba*, *Elaeagnus angustifolia*, *Melilotus polonicus*, види родів *Populus*, *Salix*). Глікофільні види з ознаками ксерофітизму, так звані геміксерофіти, мають ширшу екологічну амплітуду й трапляються на солонуватих водах (*Alhagi pseudoalhagi*, *Glycyrrhiza glabra*, *Lagonychium farctum*, *Artemisia arenaria*). Фреатофіти з ознаками галофітизму мають ще ширшу екологічну амплітуду. Вони можуть зростати на прісних водах, але більше віддають перевагу територіям з помірно солоною водою (види *Tamarix*, *Salsola dendroides*). І, нарешті, фреатофіти з яскраво вираженим галофітизмом трапляються у солоних водах (*Halocnemum strobilaceum*, *Halostachys caspica*).

Крім того, певні види можуть вказувати на конкретний тип мінералізації. Зокрема, фреатофіт *Sarcobatus vermiculatus* свідчить про карбонатно-натрієве засолення ґрунтових вод, *Tamarix* — про хлоридно-натрієве.

Використання рослин-індикаторів разом з іншими ландшафтними показниками, як показали дослідження у Західному Туркменістані, дало змогу виділити п'ять градацій мінералізації підземних вод: I — 0—2, II — 2—5, III — 5—10, IV — 10—25, V — понад 25 г/л (Викторов и др., 1962).

У гумідних зонах рослини також можна застосовувати для індикації хімічного складу й якості води.

Рослинність реагує на вміст кисню, органічних речовин, оксидів заліза, твердість води, що відбиває властивості, які визначають питну якість та інші характеристики ґрунтових вод. У Північній Швеції води торф'яних,

мохових, низинних сфагнових боліт і заболочених лісів характеризуються малим вмістом кисню (до 0,5—0,9 см³/л). Найгірші питні властивості мають ґрунтові води вільхових трав'яних трясовин: вода дуже насичена сірководнем і залізистими сполуками, багата на органічні речовини та абсолютно непридатна для споживання. Ґрунтові води трав'яних боліт також мають низьку прозорість, велику кількість залізистих та органічних колоїдів, твердість 0,6 моль/м³, тобто така вода придатна для споживання лише після спеціальної обробки.

Для тестування стану водойм широко застосовують вищі водяні рослини, які називаються макрофіти. За їх допомогою індикують такі показники: евтрофність водойм (рис. 2.8, див. вклейку), забруднення важкими металами та хімічними сполуками, засолення, коливання рівня водної поверхні, акумулятивно-ерозійні процеси тощо (Макрофиты-индикаторы ..., 1993).

1. Індикаторами підвищеної евтрофності водойм, спричиненої антропогенним впливом, є *Acorus calamus*, *Ceratophyllum demersum*, *Butomus umbellatus*, *Potamogeton obtusifolius*, *Spirodela polyrrhiza*, *Typha latifolia*, *T. angustifolia* та ін.; відносно чистої води — *Catabrosa aquatica*, *Elatine alsinastrum*, *Ceratophyllum submersum*; чистої води — *Glyceria plicata*, *Iris pseudacorus*, *Lemna trisulca*, *Littorella uniflora*, *Potamogeton alpinus* тощо.

2. Про забруднення вод важкими металами можна судити з хімічного аналізу, для якого використовують такі види: *Potamogeton perfoliatus* (манган, мідь, цинк, залізо), *P. obtusifolius*, *Juncus bulbosus* (залізо), *Ceratophyllum demersum*, *Glyceria maxima* (ртуть), *Lemna gibba*, *Myriophyllum verticillatum* (азотисті сполуки), *Glyceria maxima* (хлор). Індикаторами підвищеної мінералізації води є *Myriophyllum spicatum*, *Potamogeton pectinatus*; карбонатів — *Nymphaeodes peltata*, *Potamogeton crispus*, *Siella erecta*, *Sium latifolium* та ін.; забруднення комплексом хімічних речовин — *Callitriche chamulata*, *Lemna gibba*, *Potamogeton pectinatus*, *Sagittaria saggitifolia*.

3. Засолення водойм індикують появою видів *Ceratophyllum demersum*, *C. tanaiticum*, *Najas marina*, *Potamogeton sarmaticus* тощо.

4. Розрідження заростей макрофітів загалом свідчить про процеси заболочення, а зменшення продуктивності — про зниження рівня й зміну складу води. Індикаторами зниження рівня води є види з широкою екологічною амплітудою — *Alopecurus aquatilis*, *Butomus umbellatus*, *Glyceria fluitans*, *Phalaroides arundinacea*, *Sparganium erectum*, *Typha angustifolia*, *T. latifolia* тощо. Зокрема, на різке зниження рівня води вказує зростання *Glyceria fluitans*, а на коливання (чергування різких знижень і підйомів) — *Polygonum amphibium*, *Sagittaria saggitifolia*, *S. latifolia*. Індикаторами постійного рівня води є види роду *Utricularia* (*U. intermedia*, *U. minor*, *U. vulgaris*); тимчасового весняно-літнього zalivanja — *Azolla carolina*, *A. filiculoides*, підняття рівня води на болотах — *Menyanthes trifoliata*, *Naumburgia thyrsiflora*.

5. Індикатори акумулятивно-ерозійних процесів у прибережних зонах водойм: *Cyperus difformis*, *Batrachium fluitans*, *B. trichophyllum*, *Sagittaria platyphylla*, *Scirpus triqueter*, *Vallisneria spiralis*. Процеси обміління індикують появою *Batrachium rionii*, *Oenanthe aquatica*, *Scirpus littoralis*; формування мулистих відкладів — *Alisma gramineum*, *A. plantago-aquatica*; алювіальних відкладів — *Nasturtium officinale*, *Sium sisaroidesum*, *Sparganium emersum*, *S. minimum* тощо.

2.2. Біоіндикація гідросфери

Отже, водні рослинні організми добре індикують зміну різноманітних факторів природного середовища і результати діяльності людини. Це визначає актуальність розвитку індикаційних досліджень в певному напрямі.

Біоіндикація стану водних екосистем. Водні екосистеми — це єдність біоти з водним середовищем, що є сферою існування організмів. Водні угруповання за умовами існування та структурно-функціональними характеристиками мають низку відмінних від наземних екосистем особливостей.

1) Гідробіоти, оточені водою, знаходяться під впливом значно нижчих коливань температури (від 2 до 40 °С), ніж наземні ценози. Основним лімітувальним фактором є вміст у воді кисню.

2) Водні організми знаходяться в умовах слабшого освітлення, яке зменшується з глибиною товщі води, тому водні екосистеми характеризуються вертикальною диференціацією, що різко відрізняє їх просторову структуру від наземних екосистем (Зернов, 1949; Константинов, 1979; Шитиков и др., 2003). На основі просторової структури виділяють:

планктон (*planktos* — ширяючий) та *нектон* (*nektos* — плаваючий) — це сукупність організмів, що не здатні інтенсивно пересуватись, протидіяти водним течіям, вони перебувають у завислому стані, рухаючись разом з водою;

бентос (*bentos* — глибина) — організми, які живуть на дні водойм чи у ґрунті;

перифітон (*peri* — близько, *phyton* — рослина) — організми, що поселяються на щільних субстратах і пристосовані до існування на межі розподілу між субстратом і водою;

нейстон — організми, які прикріплюються до поверхневої плівки води.

3) Гідробіоти біохімічно й осмотично тісніше пов'язані з навколишнім середовищем, ніж наземні рослини, та суттєво залежать від вмісту розчинених у воді речовин.

4) Багато мешканців гідросфери мають дрібні розміри, але мають інтенсивний темп розмноження, що забезпечує високу первинну продукцію і швидке відновлення, а відтак чутливу реакцію на зміну зовнішніх факторів.

5) Якщо планктон характеризується високою сезонною (річною і навіть добовою) динамікою, обумовленою різними факторами, то для бентосу сезонні зміни нехарактерні (за винятком комах).

З усього викладеного можна зробити висновок, що завдяки переважанню дрібних організмів водні екосистеми чутливіше і швидше реагують на зміни зовнішніх факторів. Саме це й використовують у біоіндикації.

Сьогодні біоіндикація водних екосистем розвивається дуже інтенсивно, що поруч із позитивними має й негативні характеристики. У гідробіології застосовують велику кількість методів, підходів, на основі яких запроваджено багато індексів, що потребує відповідного узагальнення й стандартизації. Разом з тим уже створено базу даних гідробіонтів, яка включає характеристики майже 7000 видів-індикаторів, що віддзеркалюють відношення до місцеіснування, температури, рухливості водних мас, насиченості їх киснем, солоності, кислотності, наявності сірководню, карбонатів, органічного забруднення, забруднення важкими металами тощо (Барінова, 2000; Барінова и др., 2000). За видовим складом розрізняють типи угруповань, які відображають як характер забруднення води органічними речовинами, ва-

жкими металами, пестицидами, так і ступінь мінералізації (солоності), кислотність води, температуру, характер проточності тощо.

Система індикаторів солоності вод, побудована за класифікацією Р. Кольбе (Kolbe, 1927) з доповненнями Ф. Хустедта (Hustedt, 1957), включає дані щодо 2600 видів і її широко використовують в різних аспектах (Stoermer, Smol, 1999). За ознаками кислотності (рН) води Ф. Хустедт (Hustedt, 1938—1939) розробив систему індикаторів, яка охоплює 11 груп від алкалобіонтів, що живуть в середовищі рН 8 і вище, до ацидобіонтів, які заселяють кислі води (рН 5 і нижче). Набір індикаторів за цим фактором налічує до 1800 видів (Merilainen, 1967). На основі робіт Ф. Хустедта (Hustedt, 1938—1939), Б. Чолноки (Cholnoky, 1968) і Х. Ван-Дама (Van Dam, 1975) запропоновано індикатори, що відбивають зміну концентрації кисню. Із 1500 видів було виділено п'ять екологічних груп, які відрізняються ступенем насичення води киснем: 100, 75, 50, 30, 10 % насичення. Відносно впливу приливів види поділяють на п'ять груп: від реобіонтів до лімнофілів (Simonsen, 1962). За засвоєнням азоту гідробіонти поділяють на чотири групи: від автотрофів, що отримують азот у процесі фотосинтезу, до гетеротрофів, що живляться органічними формами азоту (Cholnoky, 1968; Van Dam, 1975). Для оцінювання ступеня органічного забруднення вод (сапробності) застосовують метод Пантле—Бука (1955) в модифікації В. Сладечека (Sládeček, 1973), який ґрунтується на аналізі 3900 індикаторних видів.

Разом з тим на сьогодні відсутнє як загальноприйняте визначення «екологічний стан водойм», так і узагальнений перелік показників, необхідних для ідентифікації такого стану, та методика їх обчислення. Якщо раніше для оцінки як водного, так і повітряного середовища застосовували певні норми (ГДК), то нині для відліку беруть базові показники, що відбивають компаративний стан системи залежно від її місця (положення). Для гірських і рівнинних, прісних й засолених водних систем ці показники відмінні (Афанасьєв, 2006). При цьому в гідробіології використовують велику кількість методів дослідження екосистем й індексів їх оцінки. А. Баканов (2000) наводить до 60 методів, які застосовують під час моніторингу зообентосу і багато з них стосуються біоіндикації. Основними показниками дослідження є: щільність видів (S — оцінка видового розмаїття), щільність організмів одного виду (N); щільність біомаси (B) на одиницю площі. Кожен із цих показників та їх різноманітні комбінації є основою для побудови різних теоретичних постулатів, моделей, що використовують як критерії та методи оцінки стану водних екосистем. На сьогодні вчені намагаються звести їх до спільного знаменника, але це питання ще далеке від свого вирішення. Разом з тим отримані дані утруднюють можливість їх інтерпретації і навіть призводять до помилкових тверджень.

Із застосуванням різних методів досліджень розроблено певні кількісні показники — індекси. Ми не ставимо завдання дати оцінку цим різноманітним індексам або якось уніфікувати їх (такі спроби викладені в монографії В.К. Шитикова та співавт. (2003)), а лише використаємо як приклади біоіндикації оцінки водних екосистем.

Основним фактором, який визначає найсуттєвіші зміни у водоймах, є *сапробність* (від грец. *σάπιος* — гнилий) — це забруднення нетоксичними органічними речовинами водойм, що веде до зниження вмісту кисню у воді,

2.2. Біоіндикація гідросфери

а внаслідок загибелі й розкладання організмів може підвищуватися вміст сірководню, метану та інших сполук.

Ще на початку XX ст. Р. Кольквітц і М. Марссон (Kolkwitz, Marsson, 1908, 1909) розробили першу систему оцінки сапробності вод і створили списки індикаторів, які потім доповнювались (Долгов, Никитинский, 1927; Жадин, 1950; Liebmann, 1951, 1962), а В. Сладечек (Sládeček, 1973) склав найповніший список, який налічував до 2000, а нині — 3900 видів (табл. 2.5).

Згідно зі списками індикаторних видів, розробили систему кількісної (бальної) оцінки забруднення водойм, для чого розраховували відповідні індекси. Найвідомішим є індекс сапробності (S) Пантле—Бука (Pantle, Buck, 1955), який обчислюють за формулою

$$S = \frac{\sum_{i=1}^N (S_i h_i)}{\sum_{i=1}^N h_i},$$

де S_i — бальна оцінка сапробності (1 — олігосапроби, 2 — β -мезосапроби, 3 — α -мезосапроби, 4 — полісапроби); N — кількість вибраних видів-індикаторів; h_i — чисельність i -го виду (1 — випадкова знахідка, 3 — трапляються часто, 5 — масовий вид).

В. Сладечек (Sládeček, 1973) запропонував дещо змінити значення індексу для зон сапробності та прийняти їх характеристики для найзабрудненіших вод від 4,51 до 8,51 (в межах полісапробної зони він виділив три підзони: ізосапробну (переважання циліат над флагеллятами), метасапробну (переважання флагеллят над циліатами) і гіперсапробну (відсутність найпростіших під час розвитку бактерій і грибів)). З використанням відповідних формул, основою яких є кількісне співвідношення між групами, визначають ступінь сапробності. Методику такої оцінки можна розглядати як синфітоіндикацію.

Ці пропозиції були підтримані, і нині індекс сапробності Пантле—Бука із доповненнями В. Сладечека є найпоширенішим, його застосовують зоологи Східної та Центральної Європи для аналізу бентосу (Унифицированные методы ..., 1976). Однак проблема полягає в тому, що для багатьох бентосних організмів сапробну валентність не встановлено і показники можуть змінюватись для виду залежно від регіону досліджень. Наприклад, хірономіда *Clinotanypus nervosus* у Поліссі є β -мезосапробним видом, а в інших водоймах України — α -мезосапробним і навіть полісапробним (Полищук и др., 1984), молюска *Dreissena polymorpha* та олігохету *Isochaetides newaensis* раніше вважали показником чистих водойм, а нині вони масово трапляються в забруднених біотопах.

М. Зелінка і Р. Марван (Zelinka, Marvan, 1961, 1966) модифікували індекс сапробності. Вони ввели поняття вектора сапробних валентностей виду і дали бальну оцінку сапробності кожного виду за класами (максимум 10 балів). При цьому найкращими індикаторами вважали ті, у яких усі 10 балів знаходяться в одному класі; коли ж у кожному класі ступені сапробності однакові, то такі види не мають індикаторного значення і їх розглядали як індіферентні (табл. 2.6).

Р о з д і л 2. Індикація стану екосистем та їх забруднення

Т А Б Л И Ц Я 2.5. Основні феноменологічні ознаки зон сапробності

Зона	Баланс кисню й органічної речовини	Переважаючі види гідробіонтів
Оліго-сапробна	Практично чисті водойми: «цвітіння» не буває, вміст кисню та вуглекислого газу не коливається. На дні мало детриту, автотрофних організмів і бентосних тварин (черв'як, молюсків, личинок хірономід)	Трапляються водорості <i>Melosira itallica</i> , <i>Drapanaldia glomerata</i> і <i>D. plumosa</i> , коловертка <i>Notholka longispina</i> , гіллястовусі ракоподібні <i>Daphnia longispina</i> і <i>Bythotrephes longimanus</i> , личинки одноденок, веснянок, риби стерлядь, гольян, форель
β-Мезо-сапробна	Вміст кисню і вуглекислого газу коливається залежно від часу доби: вдень надлишок кисню та дефіцит вуглекислого газу, вночі — навпаки. Немає нестійких органічних сполук, відбулась повна мінералізація. Мул жовтий, проходять окисні процеси, багато детриту	Багато організмів із автотрофним живленням, велике біорізноманіття, але чисельність і біомаса невеликі. Спостерігається «цвітіння» води, тому що дуже розвинений фітопланктон. Сапрофітів — тисячі клітин в 1 мл, їх кількість різко зростає в період відмирання рослин. Трапляються: діатомові водорості <i>Melosira varians</i> , <i>Diatoma</i> , <i>Navicula</i> ; зелені <i>Cosmarium</i> , <i>Botrytis</i> , <i>Spirogyra crassa</i> , <i>Cladophora</i> ; багато «протококових», кокоїдних зелених водоростей. Вперше з'являється кушир (<i>Ceratophyllum demersum</i>). Багато кореніжок, сонцевиків, черв'як, молюсків, личинок хірономід, з'являються мохуватки. Трапляються ракоподібні та риби
α-Мезо-сапробна	Відбуваються окисно-відновні процеси, починається аеробне розкладання органічних речовин, утворюється аміак, вуглекислий газ. Кисню мало, але сірководню і метану немає. БПК ₂ становить десятки міліграмів на літр. Залізо перебуває в окисній та закисній формах. Мул сірого кольору, в ньому містяться організми, які пристосовані до нестачі кисню і високого вмісту вуглекислого газу	Переважають рослинні організми з гетеротрофним і міксотрофним живленням. Кількість сапрофітних бактерій становить десятки і сотні тисяч в 1 мл. Окремі організми розвиваються в товщі води: бактеріальні зооглеї, нитчасті бактерії, гриби, з водоростей — осциляторії (<i>Oscillatoria</i>), стигеоклоніум (<i>Stigeoclonium</i>), хламідомонас (<i>Chlamydomonas</i>), евглена (<i>Euglena</i>). Масово трапляються сидячі інфузорії (<i>Carchesium</i>), коловертки (<i>Brachionus</i>), багато забарвлених і безбарвних джгутикових. У мулі багато тубіфіцид (олігохети) та личинок хірономід
Полі-сапробна	Дефіцит кисню: він потрапляє у поверхневий шар лише внаслідок атмосферної аерації і повністю витрачається на окиснення. У воді міститься значна кількість нестійких органічних сполук і продуктів їх розкладу, переважно білкового походження, а також сірководень і метан. Процеси фотосинтезу пригнічені. На дні кисню немає, багато детриту, проходять відновні процеси, залізо наявне у формі FeS, мул чорний із запахом H ₂ S	Дуже багато сапрофітної мікрофлори. Добре розвинуті гетеротрофні організми: нитчасті бактерії (<i>Sphaerotilus</i>), сірчасті бактерії (<i>Beggiatoa</i> , <i>Thiothrix</i>), бактеріальні зооглеї (<i>Zooglea ramigera</i>), найпростіші — інфузорії (<i>Paramecium putrinum</i> , <i>Vorticella putrina</i>), безбарвні джгутикові, олігохети (<i>Tubifex tubifex</i>), водорості (<i>Polytoma uvella</i>)

2.2. Біоіндикація гідросфери

Т А Б Л И Ц Я 2.6. Приклади (вибірка) індикаторів сапробності та розрахунку середньозважених сапробних валентностей (за М. Zelinka, P. Marvan, 1961, 1966)

Індикаторний вид	Сапробні валентності за класами (зонами) a_{ik}					Індикаторна вага j_i	Кількість особин h_i
	Ксено-сапробна	Оліго-сапробна	β -Мезо-сапробна	α -Мезо-сапробна	Полі-сапробна		
Одноденки							
<i>Ameletus inopinatus</i>	10	—	—	—	—	5	69
<i>Baetis gemellus</i>	7	3	—	—	—	3	31
<i>B. pumilus</i>	1	4	4	1	—	1	30
<i>B. rodanii</i>	3	3	3	1	—	1	42
<i>Ephemera danica</i>	1	4	4	1	—	1	8
$\Sigma a_{ik}h_{ji}$	4265	557	278	80	—	—	—
Σh_{ji}	—	—	—	—	—	518	—
Середньозважені сапробні валентності A_k	8,23	1,08	0,54	0,15	—	—	—

З наведених у табл. 2.6 даних можна зробити висновок, що одноденка *Ameletus inopinatus* є чудовим індикатором чистої ксеносапробної зони, а *Baetis rodanii* — індіферентний вид. Далі, скориставшись формулою, розраховуємо сапробну валентність водоюм:

$$A_k = \frac{\sum_i a_{ik}h_{ji}}{\sum_i h_{ji}},$$

де $ik = \{1, 2, \dots, n\}$ — множина класів сапробності; $i = \{1, 2, \dots, m\}$ — множина індикаторних видів; a_{ik} — коефіцієнт сапробної валентності; j_i — індикаторна вага; h_i — кількість видів.

Такий спосіб розрахунку розглядають як серйозний методологічний крок уперед.

Нині існує чимало різних спроб модифікації біотичного індексу сапробності, особливо стосовно підбору індикаторних видів. В.А. Яковлев (1988) до складу добрих індикаторів зарахував личинки хірономід (*Orthocladiniinae* та *Tanytarsini*), В.К. Шитиков та співавт. (2003) пропонують використовувати молюски *Dreissena polymorpha* та *Pisidium inflatum*.

На сьогодні крім індикації ступеня сапробності актуальним є питання оцінювання забруднення водоюм токсичними речовинами. Токсобність — це здатність організмів існувати у водах, які містять певну кількість токсичних речовин мінеральної чи органічної природи та використовувати або сорбувати їх своїм тілом. Є спроби розробити шкалу токсобності чи поєднати її зі шкалою сапробності й створити уніфіковану шкалу сапротоксобності (Алексеев, 1984б). В.А. Яковлев (1984, 1988) запропонував формулу для розрахунку індексу сапротоксобності (S_i):

$$S_i = \frac{\sum s_i n_i}{\sum n},$$

де s_i — індекс сапробності виду i ; n_i — чисельність виду i ; n — сумарна чисельність усіх індикаторних видів.

Ця формула відрізняється від індексу Пантле—Бука чисельними показниками: $s_i = 1,0—1,5$ — в олігосапротоксобній зоні; $1,5—2,5$ — в β -мезосапробній; $2,5—3,5$ — в α -мезосапробній; $3,5—4,0$ — в полісапробній зоні, де враховано не лише ступінь сапробності, а й вплив шкідливих полютантів неорганічної природи.

В.А. Яковлев створив список видів-індикаторів сапротоксобності на основі того, що токсобність гідробіонтів корелює з їх сапробністю і що види, стійкі до органічного забруднення, добре витримують токсичне забруднення. Однак цілком слушною є протилежна думка, що вид, стійкий до одного типу забруднення, не витримує іншого. Це ґрунтується на відомому принципі Лібіха—Шелфорда, згідно з яким, види можуть мати широкий діапазон толерантності до дії одного фактора і вузький до іншого (Hawkes, 1977). Відомо, що олігохети-тубіфіциди стійкіші до органічного забруднення, хірономіди — до вмісту важких металів. Олігохети роду *Nais* чутливі до зміни концентрації органічних речовин у воді, але забруднення іншими токсичними речовинами не впливає на їх рясність (Балушкіна, Финогенова, 1999). Велика рясність членистоногих за відсутності олігохет свідчить про наявність іонів важких металів, тоді як зворотна картина — про забруднення інсектицидами (Brinkhorst, 1966). І таких прикладів можна навести чимало. Тому перспективною є розробка шкал толерантності (валентності) гідробіонтів до відповідного типу забруднення. В.І. Жадин (1964) обґрунтував необхідність розробки принаймні трьох незалежних шкал: сапробності, токсобності й сапротоксобності.

2.2.3. Альгоіндикація забруднення вод

Для індикації стану водних екосистем використовують різні організми, зокрема водорості. У зв'язку з цим *альгоіндикацію* можна розглядати як окремих напрям гідроіндикації.

Донедавна для оцінювання якості води єдиним офіційно затвердженим в Україні документом були санітарно-гігієнічні та рибогосподарські норми ГДК речовин, що забруднюють воду. В країнах заходу (Велика Британія, Франція, Німеччина, Бельгія, Фінляндія, Швеція) широко застосовують методику біоіндикації. У 1995 р. у Водний кодекс України введено нові нормативно-екологічні норми, зокрема розроблено «Концепцію екологічного нормування» та проаналізовано біологічні оцінки, їх достовірність; підготовлено нормативний документ «Екологічна оцінка якості поверхневих вод суходолу і естуаріїв України», в якому передбачено використання методів біоіндикації, а на їх основі — розробку екологічних нормативів для водних об'єктів р. Дніпро (Романенко та ін., 1998).

У Франції, Великій Британії, Нідерландах, Японії для оцінювання якості води застосовують діатомові (Bacillariophyta) та інші типи водоростей (Zelinka, Marvan, 1961 — ~90 видів діатомових водоростей). Діатомові дуже зручні для індикації, що, на думку Л.І. Бухтіярової (1999), обумовлено такими причинами:

- серед них є як евритопні, так і стенотопні види; вони на відміну від інших груп водоростей поширені в різних типах водойм і біотопів протягом усього вегетаційного сезону;

2.2. Біоіндикація гідросфери

- їх проби швидко і легко збирати, оскільки на відміну від безхребетних вони не рухаються або малорухливі;
- вони високочутливі до якості води: хімічного складу, евтрофікації, забруднення;
- характеризуються коротким життєвим циклом, тому швидко реагують на зміну екологічних умов;
- екологічні особливості діатомових порівняно краще вивчені, ніж інших водних організмів;
- вони культивуються, що дає змогу експериментально підтвердити їх реакцію на поживні та забруднювальні речовини, тобто застосовувати як біотести;
- для розрахунку індексів використовують загалом до 200 таксонів різних груп водоростей, тоді як діатомових достатньо 50 таксонів, що спрощує роботу і скорочує затрати часу на проведення оцінювання;
- завдяки наявності кремнеземного панцира, за яким визначають вид, постійні препарати та проби Bacillariophyta зберігаються тривалий час, що дає можливість доступу до первинної документації та підтвердження правильного визначення; їх зберігання не потребує спеціальних умов і великих площ.

Проте крім Bacillariophyta для індикації стану водойм використовують й інші групи водоростей. Найкращими індикаторними ознаками є: флористичний склад (спектри), видове багатство (кількість видів, біомаса), характер домінуючих видів, послідовність їх зміни.

Для відбору проб необхідно враховувати різноманітні гідрологічні фактори, що суттєво впливають на характер концентрації, поширення та розподіл забруднення.

У стоячих водоймах віддають перевагу дослідженням планктону. Організми, які формують планктон, дрібні, мають короткий цикл розвитку, тому їх характеристика дає змогу оцінювати короткотривалі зміни екосистем, які, проте, не відбивають стан поточного моменту, а значно триваліший період.

Під час забруднення вод біогенними речовинами спостерігають явище «цвітіння води», що відбувається внаслідок інтенсивного розвитку певних видів водоростей, які забарвлюють воду в зелений, синьо-зелений, золотистий, бурий або червоний кольори. Це явище обумовлено процесом евтрофікації. Для індикації використовують переважно представників фітопланктону (водорості), рідше зоопланктону. Однак розвиток планктону суттєво залежить від пори року, а саме температурного режиму води. Взимку, як правило, планктон збіднений за видовим різноманіттям, а інтенсивний вегетаційний період розпочинається у березні—квітні. У цей час активно розмножуються дрібні джгутикові водорості (*Cryptomonas*, *Chromulina*, *Chryso-cocum*) і розвиваються холодноводні діатомові (*Melosira* та інші діатомеї), які після танення льоду і прогрівання води (10—12 °C) швидко розмножуються. На початку літа, коли вода прогрівається до +15 °C, цей комплекс змінюється помірно тепловодними діатомовими (*Asterianella*, *Tabellaria*) і збільшується кількість зелених і синьозелених водоростей, хризомонад, які за вищої температури у другій половині літа мають максимальну продукти-

вність. Залежно від трофічного і лімнологічного типів водойм «цвітіння води» можуть спричинювати синьозелені (*Anabaena*, *Microcystis*, *Gloeotrichia*, *Oscillatoria*) та зелені водорості (*Scenedesmus*, *Pediastrum*, *Oocystis*), тоді як діатомові відіграють другорядну роль і представлені лише тепловодними видами (*Fragillaria* та *Melosira*). Восени на фоні активної участі синьозелених водоростей знову розвивається холодноводний комплекс діатомових.

Такий сезонний цикл розвитку засвідчує, що показники планктонних водоростей змінюються залежно від пори року (періоду досліджень) і швидко реагують на інші зовнішні зміни. У цьому є як переваги, так і недоліки методів альгоіндикації, які ґрунтуються переважно на показниках різних груп водоростей, тому доцільність використання таких індикаторів залежить від того, що потрібно оцінити.

Для оцінювання стану річок проби беруть у проточних місцях, а не в стоячих заводях. Особливу увагу приділяють перифітону — угрупованням, якими обростають тверді підводні субстрати (каміння, сваї, корчі тощо). У чистих водоймах такі обростання мають яскраво-зелений колір із буруватим відтінком. За надмірної кількості органічних речовин розвиваються синьозелені водорості, тому колір води змінюється. Для забруднених водойм характерні білі пливчасті утворення, а за великої концентрації стічних вод обростання, утворені прикріпленими інфузоріями (сувойки, кархефіди), набувають сірого або білого забарвлення. Такі угруповання характеризуються стабільністю, а не занесені випадково водою, як це характерно для фітопланктону. Проте при цьому слід уникати дерев'яних споруд, оскільки гниття дерева підвищує ступінь сапробності.

Залежно від ступеня забруднення та очищення виділяють чотири зони сапробності: полі-, мезо- (α -, β -), оліго- та ксеносапробну (Round, 1993).

р-Полісапробна — сильнозабруднена свіжими органічними речовинами, які легко розкладаються, відбувається розщеплення білків і вуглеводів, тому вміст кисню дуже низький, що стримує подальші процеси розкладання органічних речовин. Висока чисельність бактерій та ціанобактерій (*Spirulina*, *Anabaena*). Індикатором цієї зони є *Euglena viridis*. Із діатомових прикладом полісапробного організму, що живе у забрудненій воді, є *Craticula accomoda* (*Navicula accomoda*) (β —р). *Nitzschia palea* має широку евритопну шкалу (від х до р), але з підвищенням сапробності кількість цих організмів зростає і досягає максимуму в полісапробних водах.

α -Мезосапробна — свіже, але слабке забруднення, нерозщеплені білки відсутні, є сірководень, діоксид вуглецю, аміак, кисню мало. Самоочищення, яке відбувається внаслідок діяльності бактерій та водоростей, пройшло початкову стадію. Чисельність бактерій висока, масово розвиваються ціанобактерії з родів *Oscillatoria*, *Phormidium*. Індикаторами цієї зони є такі представники десмідієвих, як види родів *Closterium*, *Cosmarium*, а також деякі види хламідомонадових і роду *Gonium*.

β -Мезосапробна — слабке початкове забруднення або завершення самоочищення, аміак окислюється до азотної та азотистої кислот, насичення води киснем відносно високе. Чисельність бактерій скорочується. Із ціанобактерій спостерігають лише види родів *Nostoc*, *Aphanizomenon*. Індикаторами є представники родів золотистих і зелених водоростей *Synura*, *Pediastrum*,

2.2. Біоіндикація гідросфери

Т А Б Л И Ц Я 2.7. Порівняльна оцінка індексів якості води

Індекс якості води	Скорочена назва	Літературне джерело	% визначення якості води щодо значень фізико-хімічних показників
Загальний прикладний індекс	IP	Lenor, Coste, 1996	72
Видовий індекс	IPS	Coste, 1986	37
Індекс комісії ЕЕС	CEC	Descy, Coste, 1991	34
Індекс Сладечека	SLA	Sládeček, 1986	22
Генетичний діатомовий індекс	GDI	Coste, Ayplassorho, 1991	21
Індекс Шифилла і Шрайнера	SSI	Schiefele, Schreiner, 1991	19
Індекс Десци	DES	Descy, 1979	16
Індекс Ватанабе	DAIpO	Watanabe et al., 1986	16
Індекс Леклера і Маке	ILM	Leclercg, Maguet, 1987	15
Діатомовий індекс Пікардьє	IDAP	Lecoointe et al., 2003	20

Scenedesmus, *Chaetophora* та діатомових *Melosira*, *Asterionella*. З діатомових трапляються *Gomphonema parvulum*, *Achnathidium minutissima*, *Nitzschia paleacea*, *Navicula gregaria* (*N. cryptocephala*), *Eneyonema silesiacum* (*Cymbella ventricosa*), що відрізняються широкими екологічними амплітудами, мають оптимуми, зміщені від α -мезосапробності до олігосапробності.

о-Олігосапробна — забруднення органічного характеру відсутнє або процес самоочищення завершився, внаслідок чого вода збагачується киснем. Цю зону індикують такими представниками з родів зелених водоростей, як *Ulothrix*, *Cladophora*, *Spirogyra*, та діатомових — *Meridion*, *Surirella*. До олігосапробів слід віднести *Nitzschia fonticola*, *Fragilaria capucina*, що є індикаторами чистих вод, хоча вони можуть витримувати і забруднення.

х-Ксеносапробна — чиста зона. Індикаторами дуже чистих вод є *Eunotia exigua*, *Achnathidium minutissima* (*A. microcephalum*), *Navicula meniscebus*.

В умовах сильного забруднення гідросфери біогенними речовинами і наявності важких металів зникає залежність між значеннями біомаси, концентрації хлорофілу і первинної продукції фітопланктону. Найрезистентнішими є *Caelastrum microporum* та *Scenedesmus «quadricanda»*, що витримують забруднення 10 мг/дм³ Cu, Zn, Pb та іншими домішками.

Сапробність водойм визначають за видовим складом водоростей. Нині розроблено кілька шкал індексів якості води (табл. 2.7).

Більшість цих індексів (крім СЕС) обчислюють за формулою

$$I = \sum A_j V_j I_j / AVI,$$

де A_j — чисельність виду j ; V_j — його індикаторні значення ($1 \leq V \leq 3$), або сапробна валентність ($1 \leq V \leq 10$); I_j — чутливість до забруднення ($1 \leq I \leq 5$); AVI — максимальні показники відповідних ознак.

Індекс СЕС будується як двовимірна таблиця, у якій по горизонталі записують групи видів, що відбивають зменшення чутливості до забруднення води, а по вертикалі — групи водоростей від стенобіонтів з високими індикаторними значеннями до еврібіонтів.

Для обчислення індексу якості води розроблено комп'ютерні програми, зокрема створено різні версії комп'ютерної бази даних «Omnia», які

дають змогу швидко проводити розрахунки (Lecointe et al., 1993, 1999, 2003).

Паралельно з обчислюванням індексів проведено хімічні аналізи води й ординацію отриманих результатів. Усі індекси чітко корелюють із забрудненням води, а SPI, GDI, CEC корелюють з іонним складом (хлориди, сульфати, провідність) і евтрофікацією (вміст хлорофілу, нітратів). Однак для оцінки сапробності води вони виявились малоефективними, тому що якість води залежить не лише від вмісту органічних речовин, а й від багатьох інших факторів, які слід враховувати.

Розроблено індекс якості води (PDI) (Practical Diatom Index; Lenor, Coste, 1996), що ґрунтується на основі 148 таксонів і дає добрі результати.

Проведено порівняння індексів, як вони відбивають якість води залежно від значень фізико-хімічних показників. Раніше для цього використовували SPI, який відображає 37 % загальної шкали змінності якості води, а нині IP, що охоплює вдвічі ширшу амплітуду — 72 %, і водночас відбиває зміну температури, кислотності, провідності, вмісту кисню, азоту, фосфору, хлоридів. Наступна проблема полягає в розробці такого індексу, який віддзеркалював би інші фактори (освітленість, швидкість течії, природний субстрат тощо).

2.2.4. Зооіндикація забруднення вод

Про стан водойм можна також судити за видовим різноманіттям і рясністю тваринного світу гідробіонтів, проби яких відбирають із зони бентосу.

Бентос — сукупність організмів, які живуть на дні водойми або у придонних товщах води. Вони індикують стан придонних відкладів і використовуються для дослідження проточних водойм. Як правило, це молюски, личинки комах, черв'яки, водорості тощо. Цикл їх життя триваліший і вони відбивають кумулятивний ефект стану водних екосистем за тривалий період. Показники бентосу залежать від пори року, але не так суттєво. Найбільшою варіабельністю характеризується склад личинок комах, які в певний період переходять у стадію імаго і залишають водне середовище (комарі, мухи тощо), але багато видів (олігохети, молюски, ракоподібні тощо) залишаються (рис. 2.9).

Для аналізу бентосних організмів застосовують показники наявності або відсутності тих або інших таксонів. Однак методи відбору й обробки проб бентосу не уніфіковані, це створює певні проблеми під час інтерпретації даних (Баканов, 2000). Загальновідомою є закономірність, що в міру посилення забруднення зменшується кількість та участь стенобіонтних олігосапробних видів і зростає роль евтрібіонтних і сапробіонтних. З урахуванням, з одного боку, великої біотичної різноманітності, а з іншого — стійкості розвитку, в біоіндикації намагаються уникати методик, побудованих на дослідженнях вузькоспеціалізованих видів, що потребує глибоких, спеціальних знань, а перевагу надають методам, які не потребують такої видової ідентифікації, а аналізуються певні широкі групи таксонів.

До таких груп належать олігохети, що мають широке поширення, тому на їх аналізі ґрунтується велика кількість індексів (Goodnight, Whitley, 1961;

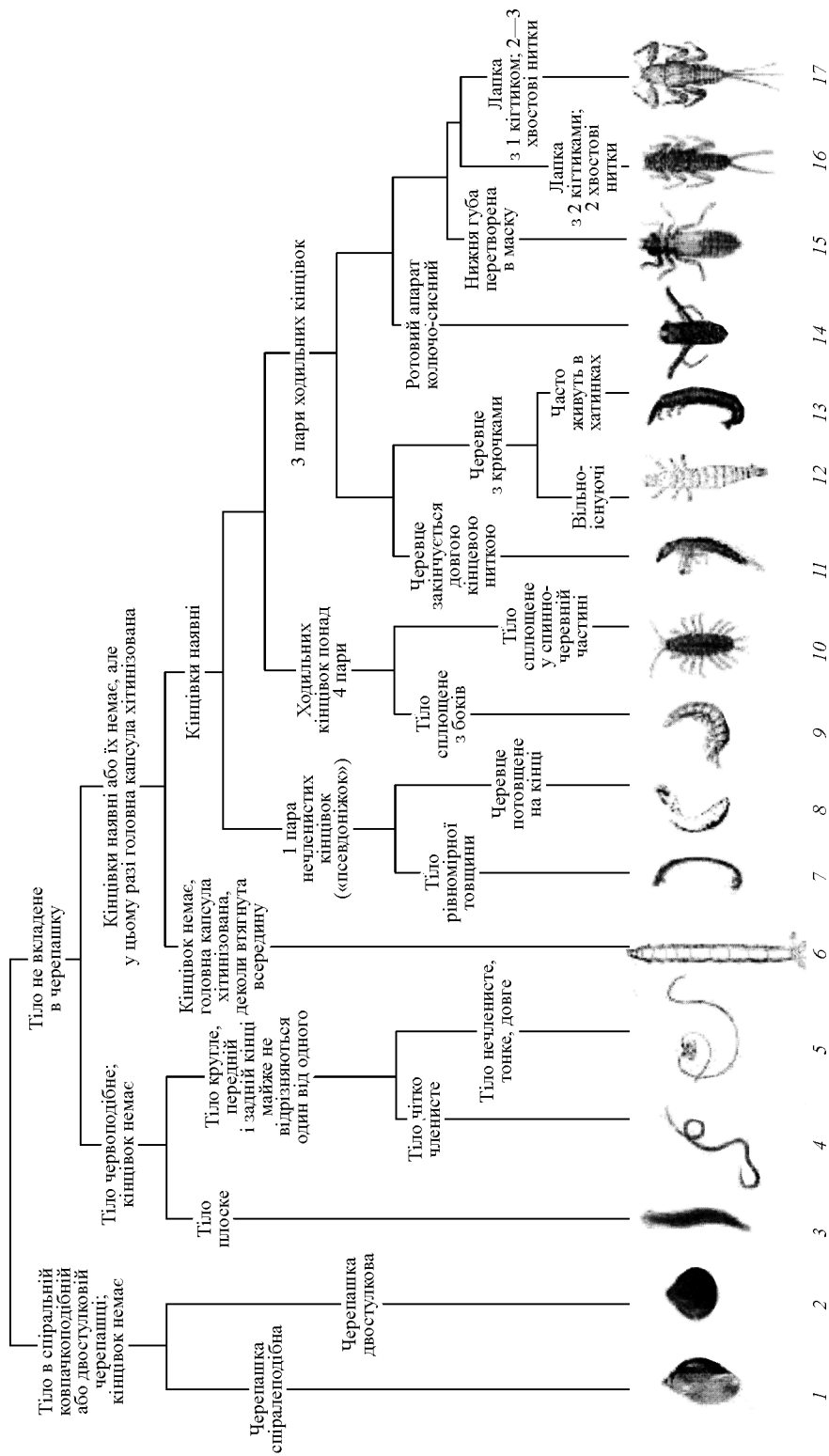


Рис. 2.9. Ключ до визначення основних груп водних безхребетних (Вшивкова, Морз, 2006):
 1 — черевоні молоски (Gastropoda); 2 — двостулкові молоски (Bivalvia); 3 — плоскі черви (Plathelminthes); 4 — малоцетинкові кільчаки (Oligochaeta);
 5 — круглі черви (Nematoda); 6 — довгоніжкові (Tirulidae); 7 — дзвінцеві (Chironomidae); 8 — мошкві (Simuliidae); 9 — бокоплавові (Samnidae); 10 —
 рівноногі (Isopoda); 11 — вислюкрилоподібні (Megastoma); 12 — твердокрилі (Coleoptera); 13 — волохокрильці (Trichoptera); 14 — водяні клопи (Netteroptera);
 15 — бабки (Odonata); 16 — веснянки (Pisoptera); 17 — одноноскоподібні (Ephemeroptera)

Р о з д і л 2. Індикація стану екосистем та їх забруднення

Zahner, 1965; Brinkhurst, 1966; Пареле, Астапенко, 1975; Кожова и др., 1979; Wiederholm, 1980; Зиновьев, 1987; Шевцова, 1988; Uzunov et al., 1988). Наявність олігохет вказує на забруднення. Їх кількість від 100 до 999 екз/м² є показником слабого забруднення, від 1000 до 5000 — середнього, а понад 5000 — сильного забруднення води (Wright, 1955). Втім частіше застосовують індекс Гуднайта—Уітлея, що ґрунтується на відношенні чисельності олігохет до всіх представників бентосу.

Олігохетний індекс Гуднайта—Уітлея — це проста, але надійна методика, яку використовують для визначення рівня забруднення водойми органічними речовинами. Для визначення показників проби відбирають лише з дна. Значення індексу *a* дорівнює відношенню кількості олігохет (малоштиткових кільчаків) N_0 в пробі до загальної кількості всіх організмів N_b , включаючи дорослих особин:

$$a = \frac{N_0}{N_b} \cdot 100 \% .$$

Згідно з отриманими даними, ступінь забруднення води органічними речовинами визначають відповідно до показників табл. 2.8.

Крім цього, застосовують індекси Пареле (*D1*, *D2*), у яких роль індикаторів відіграють безхребетні зообентосу, олігохети і трубочники (табл. 2.9).

Недоліком індексів є те, що під час аналізу не враховують видовий склад олігохет, який суттєво змінюється залежно від забруднення (Шитиков и др., 2003). Встановлено, що чим менше відношення маси всіх безхребетних до маси олігохет, тим ступінь забруднення вищий (King, Ball, 1964).

Т А Б Л И Ц Я 2.8. Олігохетний індекс Гуднайта—Уітлея

Значення індексу, %	Забруднення води	Клас якості води*
Менше 30	Відсутнє	I—II
30—60	Незначне	I—III
60—70	Помірне	III—IV
70—80	Значне	IV—V
Понад 80	Сильне	V—VI

* П р и м і т к а. Класи якості річкових вод: I — повноцінні, можуть використовуватись для пиття; II — повноцінні, можуть використовуватись для рекреації, розведення риби і зрошення; III — повноцінні, можуть використовуватись для пиття, рекреації, розведення риби і зрошення з попереднім очищенням; IV — несприятливі, обмежено використовуються під час розведення риби і зрошення, застосовуються для технічних потреб; V — несприятливі, мають технічне значення; VI — несприятливі, використовуються для технічних потреб з попередньою обробкою.

Т А Б Л И Ц Я 2.9. Кількісні співвідношення олігохет і трубочників, що відбивають стан забруднення водойм

Використовуваний індекс	Формула	Оцінка результатів
Індекс Гуднайта—Уітлея	$J = (\text{кількість олігохет} / \text{кількість усіх безхребетних зообентосу}) \times 100 \%$	60 % — добрий стан водойми 60—80 % — незадовільний >80 % — сильнозабруднений
Індекси Пареле (для малих річок із швидкою течією)	$D1 = \text{кількість трубочників} / \text{кількість усіх безхребетних зообентосу}$ $D2 = \text{кількість трубочників} / \text{кількість олігохет}$	0,01—0,16 — дуже чиста вода 0,17—0,33 — чиста 0,34—0,50 — слабозабруднена 0,51—0,67 — забруднена 0,68—0,84 — брудна 0,85—1,0 — дуже брудна

2.2. Біоіндикація гідросфери

Також використовують дані щодо окремих груп личинок (зокрема хірономід) та лялечок комах (King, Ball, 1964; Балушкіна, 1976; Wiederholm, 1978, 1981; Rosenberg, 1993; Зинченко, 2005), ракоподібних (Hawkes, Davies, 1971; Кожова и др., 1979).

Личинки хірономід (Chironomidae) заселяють різноманітні водойми та водотоки, їх чисельність є доволі значною, досягаючи кількох тисяч на 1 м². У відповідних умовах вони переважають над іншими донними тваринами і є кормом для таких промислових риб, як осетрові й коропові. Перевагою використання личинок хіромонід у біоіндикації є їх значне видове багатство, завдяки чому вони характеризуються широким спектром реакцій на зміну зовнішніх умов. Для них розроблено відповідні надійні методи оцінки. Виявлено високу кореляцію між концентрацією важких металів (Co, Ni, Cu) у личинках хірономід і ступенем багаторічного забруднення, встановлено види для закритих і відкритих водохідних каналів, відстійних очисних споруд, види різної проточності, концентрації хлорування (*Cricotopus bicinctus*, *Tanytarsus* gr. *gregarius*) (Зинченко, 2005). Недоліком є те, що у них короткий цикл розвитку і після вильоту імаго комах кількість цих організмів різко зменшується. Інша складність використання в біоіндикації полягає у великій різноманітності видів, що потребує високого рівня кваліфікації для їх визначення. В останньому разі для індикації застосовують комплекси близьких видів, тому цей об'єкт є перспективним, хоча така перспектива більше підходить як тест-об'єкт.

Для біоіндикації використовують й інші об'єкти та індекси. У процесі дослідження річок помірного поясу застосовують індекс Вудівісса, що ґрунтується на оцінюванні груп (табл. 2.10; Загальна гідрологія ..., 2008). «Групою» вважають: будь-який вид плоских червів; клас малошетенкових кільчаків; будь-який вид молюсків, п'явок, ракоподібних; будь-який вид веснянок, сітчастокрилих, жуків; будь-який рід одноденок, крім *Baetis rhodani*; будь-яку родину волохокрильців; личинки комарів, крім дзвінців *Chironomus* sp.; як окрему групу *Chironomus* sp.; личинки мошки (родина Simuliidae).

Т А Б Л И Ц Я 2.10. Оцінка водойм за зообентосом з використанням біотичного індексу Вудівісса

Організм	Кількість видів	Загальна кількість наявних груп				
		0—1	2—5	6—10	11—15	16 і більше
Личинки веснянок (Plecoptera)	>1	—	7	8	9	10
Личинки одноденок (Ephemeroptera)	>1	—	6	7	8	9
Личинки волохокрильців (Trichoptera)	>1	—	5	6	7	8
Бокоплави (<i>Gammarus</i>)	—	4	4	5	6	7
Водяний ослик зрячий (<i>Asellus aquaticus</i>)	—	3	4	5	6	7
Олігохети (Oligochaeta)	—	2	3	4	5	6
Олігохети (Oligochaeta) та (або) хірономіди (Chironomidae)	—	1	2	3	4	—
Усі групи відсутні	—	0	1	2	—	—

Р о з д і л 2. Індикація стану екосистем та їх забруднення

Згідно з отриманими даними, розраховують коефіцієнти: 0—2 — сильне забруднення, полісапробна зона; 3—5 — середнє забруднення, α -мезосапробна зона; 6—7 — незначне забруднення, β -мезосапробна зона; 8—10 — чисті води, олігосапробна зона.

Для оцінювання забруднення водойм будь-якого типу використовують індекс Майєра. Це відносно проста методика, оскільки не потребує визначення організмів до виду. Всі організми-індикатори розподілено на три групи (Биоиндикация ..., 1994; Биологические методы ..., 2002).

Нижче наведено індикаторні групи тварин, які застосовують для розрахунку індексу Майєра:

Мешканці чистої води:	Мешканці води середньої чистоти:	Мешканці забрудненої води:
Личинки веснянок	Бокоплави	Личинки дзвінців
Личинки одноденок	Річкові раки	П'явки
Личинки волохокрильців	Личинки бабок	Водяні ослики
Личинки вислокрилкоподібних	Личинки довгоніжок	Ставковики
Двостулкові молюски	Молюски катушки та живородки	Личинки мошки, малошестинкові кільчаки

Для подальшого обрахунку застосовують такий принцип: кількість видів першої групи перемножують на три, другої — на два, третьої — на один. Сума отриманих цифр характеризує ступінь забрудненості водойм: понад 22 — I клас якості; 17—21 — II; 11—16 — III, менше 11 — IV—VI класи якості (забруднені водойми).

Для оцінювання стану проточних водойм можна використовувати показники видового складу плавунців (Dytiscidae). Індикаторами чистих водойм є: *Brychius elevatus*, *Hydroporus nigrita*, *Graptodytes granulatus*, *Potamonectes airumilus*, *Deronectes latus*, *Agabus paludosus*, *Ilybius fenestratus*; забруднених: *Hydroporus angustatus*, *Graptodytes bilineatus*, *Ilybius fuliginosus*. Характерними видами для оцінювання непроточних забруднених водойм є: *Haliplus ruficollis*, *Noterus crassicornis*, *Hyphydrus ovatus*, *Hygrotus inaequalis*, *H. impressopunctatus*.

З метою уніфікації та зіставлення даних, отриманих різними способами, можна скористатися табл. 2.11.

Т А Б Л И Ц Я 2.11. Порівняльна таблиця індексів забрудненості водойм

Клас якості води	Забруднення водойм	За фітопланктоном, зоопланктоном, фітоперифітоном	За зообентосом	
		Індекс Пантле—Бука (у модифікації Сладечека), бали	Індекс Гуднайта—Уітлея, %	Біотичний індекс Вудівісса, бали
I	Дуже чисті	Менше 1,00	1—20	10
II	Чисті	1,00—1,50	21—35	7—9
III	Помірно забруднені	1,51—2,50	36—50	5—6
IV	Забруднені	2,51—3,50	51—65	4
V	Брудні	3,51—4,00	66—85	2—3
VI	Дуже брудні	Понад 4,00	86—100 або макрзообентос відсутній	0—1

Примітка. Допускають оцінку класів якості води як проміжних між II—III, III—IV, IV—V класами.

2.2. Біоіндикація гідросфери

Для оцінювання гідроекосистем можна використовувати інтегральний індекс екологічного стану за біотичними показниками (ІБС), що ґрунтується на таких показниках, як чисельність та біомаса організмів, кількість видів у ценозі (індекс Шеннона), біотичний індекс Вудівісса, олігохетний індекс Пареле. Інтегральний індекс обчислюють за формулою

$$\text{ІБС} = \Sigma B_i / N_b,$$

де B_i — біотичні показники, які виражені у відносних одиницях; N_b — кількість відібраних біотичних показників (Булгаков, 2002).

З вищевикладеного можна зробити висновок, що науковий напрям біоіндикації стану водних екосистем інтенсивно розвивається, розробляються нові підходи, пропонуються нові методи, які широко застосовують на практиці.

2.2.5. Оцінка стану та забруднення морських екосистем

Морські екосистеми суттєво відрізняються від наземних і функціонують за іншими принципами. Відмінностей між ними доволі багато, вони відображені у підходах, методиці дослідження, зокрема і в біоіндикації, яка тут має суттєве значення, оскільки на величезних морських акваторіях, де людина почуває себе не так комфортно, як на суходолі, отримувати інформацію набагато складніше. Біоіндикація морських екосистем — це величезний пласт питань, який можна розглядати в різних аспектах, але ми зупинимось лише на деяких з них.

Особливість водних екосистем полягає у наявності стабільної придонної компоненти — бентосу та рухливої — планктону. Проте на відміну від річкових систем морські характеризуються значно більшою та складнішою їх диференціацією, що залежить від зміни температури, освітленості, потужності водних течій, вмісту кисню, ступеня опріснення води та багатьох інших чинників, які мають враховуватись під час індикаційних досліджень.

Однією з характерних ознак морських вод є ступінь їх солоності, який виражають в показниках галобності. Для океанів він становить 35 ‰, хоча в деяких континентальних водоймах може бути набагато вищий — 40 ‰. На основі зміни цього показника було розроблено Венеціанську систему галобності та перелік індикаторів (Kolbe, 1927), доповнений Ф. Хустедтом (Hustedt, 1957), що охоплює широкий інтервал видів: 1 — полігалобні (ультрагалінні), які живуть в умовах гіперзасолення (40—300 ‰); 2 — еугалобні (еугалинні) — мешканці власне морських вод (20—40 ‰); 3 — мезогалобні (мезогалинні) — мешканці солонуватих прибережних вод та естуаріїв (1(5)—20 ‰); 4 — олігогалобні (олігогалинні) — мешканці прісних і злегка солонуватих вод (0—1(5) ‰), що включають три підгрупи: галофіти — прісноводні, але поширені за наявності засолення NaCl; індіферентні — типові прісноводні організми, хоча й трапляються в злегка засолених водоймах; галофобні — уникають засолення NaCl. Засолення спричинюють різні типи солей і залежно від цього виділяють три класи: карбонатне — NaHCO_3 , сульфатне — Na_2SO_4 , Mg_2SO_4 та хлоридне — NaCl , MgCl_2 , CaCl_2 . Саме останній клас визначає галобність морських систем. Сольова межа

між прісними й солоними водами — 5—8 ‰, що визначає якісну зміну біотичних властивостей між цими типами екосистем.

Однією з найдослідженіших груп індикаторів галобності є діатомові водорості, які налічують понад 2600 видів. При цьому індикаторами є не лише конкретні види, а цілі групи (Барінова, 2000; Анисимова, Ярыгин, 2005). Крім того, індикаторами можуть бути й інші типи водоростей і безхребетних. Наприклад, індикаторами ультрагалінних умов є водорості *Dunaliella salina*, *Cladophora siwaschensis*, *Cryptomonas salina* та ракоподібні *Artemia salina*. Еугалінні умови індикують різними видами діатомових і дінофітових водоростей. Солоність до 15 ‰ і вище витримують поліхети, нематоди, копеподи, 8—15 ‰ — береговички, морський анемон, 3—8 ‰ — сцифомедуза, аурелія, 1—3 ‰ — *Evadne nordmanii* (Романенко, 2001). Характерними видами оліго- та мезогалінних умов є *Prorocentrum micans*, *Ulva rigida*, *Lamprothamnium papulosum*, види роду *Melosira*. Прісні (галофобні) умови індикують видами *Trachelomonas volvocina*, *Batrachospermum moniliforme*, *Chara fragilis* та видами родів *Chamaesiphon*, *Scenedesmus*, *Uronema*, *Stigeoclonium*, *Chaetophora*, *Volvox*, *Nitella* та ін.

Незважаючи на великі розміри морів і океанів, нині все гострішою є проблема їх забруднення та слабка здатність до самоочищення, що відображено в різноманітних біоіндикаційних дослідженнях, які стосуються як поверхні морів, так і їх дна. Однак на відміну від показників сапробності типових індикаторів токсичного забруднення не існує, тому що серед токсикантів переважають ксенобіотики — речовини, створені людиною, що у природі не існують. Через це у живих організмів за такий короткий час не виробились відповідні адаптивні ознаки, які давали б змогу індикувати забруднення вод. Є лише окремі види з підвищеною стійкістю до токсичних речовин, які й використовують в індикаційних дослідженнях (Романенко, 2001).

У межах берегової смуги (літоральної зони), розміщеної між рівнем приливу і відливу, живуть організми, які витримують висихання, перегрівання, заморозки, опріснення атмосферними опадами та механічні навантаження руху хвиль. Тут трапляються рачки-балануси (морські жолуді), блюдця, мідії, актинідії, будова та розвиток яких адаптовані до впливу таких екстремальних чинників, їх різкої зміни, що можна використовувати як індикатор ступеня впливу тих або інших чинників. Забруднення у цій смузі зумовлене як з боку моря (морськими катастрофами та загальним його станом), так і з суходолу (наявністю локальних джерел забруднення, порушення берегової смуги тощо).

Естуарії — прибережні зони, в які потрапляє прісна вода з річок, виконують функцію як живлення, так і забруднення моря, тому мають особливе значення. Це високопродуктивні зони, що найбільше страждають від забруднень з суходолу, які потрапляють з річковими стоками в море і протидіють впливові цього чинника. Основними факторами є евтрофікація і нафтове забруднення, які призводять до деградації прибережних екосистем, зміни їх трофічного статусу (Зайцев, 1992). Залежно від зміни ступеня й характеру забруднення, потужності річкових вод, біота чутливо реагує своєю поведінкою, що відображається на планктонному компоненті. Тут різко змінюються показники евтрофікації та засолення, що спричинює ма-

2.2. Біоіндикація гідросфери

сове відмирання дрібних одноклітинних організмів і появу «цвітіння води». Це явище у Чорному морі відбувається внаслідок масового розвитку *Exuviaella cordata* (Зайцев и др., 1989). У зв'язку з евтрофікацією води спостерігають збільшення та зміну співвідношення діатомових і перидієвих водоростей, яке у прибережній зоні становить 10 : 1, у відкритому морі — 2 : 1. Індикаторами «цвітіння води» є такі види діатомових водоростей, як *Skeletonema costatum*, *Cerataulina bergonii*, та перидієвих — *Prorocentrum micans* (Александров, 2008).

Процес «цвітіння води» зумовлений не лише наявністю і ступенем концентрування певних видів водоростей, а й сезонністю їх розвитку, характером зміни показників терморежиму води. Взимку відбувається насичення естуаріїв мінеральними солями, органічними речовинами, які не розкладаються під дією низьких температур. З прогріванням води мікроскопічні водорості швидко розмножуються, різко, експоненційно збільшується їх чисельність і щільність, внаслідок чого вода стає мутною. В міру того як запаси живлення зменшуються встановлюється рівновага до того часу, доки не відбудеться зрушення у той чи інший бік. Із цього прикладу стає зрозумілим, що використання «цвітіння води» як біоіндикатора забруднення можливе лише у певний період. Цей індикатор хоча й засвідчує факт надмірної евтрофікації, але кількісні показники щільності водоростей можуть суттєво відхилитись і не корелювати з показниками забруднення.

Оскільки певні види зоопланктону існують за певних рівнів температурного режиму, солоності води, освітлення та швидкості течії, то за такими організмами можна судити про фізико-хімічні особливості морського середовища загалом.

Складність використання планктону як об'єкта біоіндикації полягає ще й у тому, що його щільність та місця скупчення залежать від морських течій не лише горизонтального, а й вертикального характеру (так званих апвелінгів). Ці течії піднімають із придонних холодних глибоких шарів поживні речовини, що потім переміщуються до мілководь, прогриваються, мінералізуються та сприяють розвитку зообентосу, який є кормом для інших тварин.

Із вищенаведеного зрозуміло, що причини зміни показників планктону можуть бути різні й це слід враховувати під час проведення біоіндикаційних досліджень. Загалом акценти індикації планктону зміщуються до оцінки короткотривалих, локальних забруднень, які швидко змінюються внаслідок короткого циклу розвитку організмів, що чутливо реагують на такі зміни. Тобто планктонна зона відкритих морів відображає їх стан у певний період. Зафіксовані так звані червоні приливи є результатом інтенсивного розвитку зоопланктону, який, живлячись фітопланктоном, стримує надмірний ріст останнього і засвідчує його високу концентрацію. Через надмірний розвиток одного з видів водорості *Dinophlagellata* колір і консистенція води нагадує томатний суп. За такими червоними приливами можна передбачити появу певних видів риб, наприклад оселедців. Про місцезнаходження косяків риби судять за скупченням морських рибоїдних птахів. Одночасно такі «квітуючі» водорості містять токсин, шкідливий для багатьох видів риб і молюсків, що може призвести до їх загибелі.

Як вважає В.Д. Романенко (2001), перспективним для оцінювання забруднення вод є встановлення співвідношень між окремими групами гідробіонтів, тобто біоценотичний підхід. Наприклад, під час забруднення зоопланктону зникають гіллястовусі ракоподібні (*Cladocera*), а залишаються веслоногі (*Copepoda*), які мають хітиновий покрив і не фільтрують воду в процесі живлення.

Специфіка планктонних і донних організмів свідчить про походження водних мас. Наприклад, склад діатомових водоростей на айсбергах індикує шлях їх дрейфу, наявність діатомових (*Cocconeis ceticola*) на шкірі кита засвідчує його тривале перебування у водах Антарктики тощо.

Бентосна зона представлена донними організмами, які живуть довше і акумулюють хімічні сполуки протягом значного періоду, тому їх стан характеризує забруднення екосистем за тривалий час. На відміну від річок бентосна зона морів і океанів за своєю природою неоднорідна й диференційована, що залежить насамперед від потужності (глибини) водної маси, яка впливає на ступінь освітленості. Прибережна смуга (шельф) сягає глибини 185 м і характеризується найвищою продуктивністю та різноманітністю, що визначає її важливе значення у біоіндикації. Вважають, що у бентосній зоні рух води не має особливого значення, тому організми можуть індикувати лише багаторічні, постійні дії факторів, а в літоральній зоні — більш короткотривалі, динамічні. Під час дослідження бентосу було встановлено певні закономірності, які можна використовувати для біоіндикації забруднення водойм. Наприклад, у зв'язку зі збільшенням річкових стоків біогенних речовин, підвищенням ступеня евтрофікації спостерігаються певні зміни й у структурі бентосу прибережних зон Чорного моря, що свідчить про суттєвість і тривалість цих процесів. Зокрема, зафіксовано, що збільшується кількість личинок поліхет (*Neanthes succinea*) та мії пісочної (*Mya arenaria*), хоча при цьому зменшується чисельність дорослих тварин. З 1973 р. відбулась суттєва зміна у співвідношенні пелагічних і бентосних організмів. Якщо маса перших збільшилась в 3—30 разів, то останніх зменшилась в 5—10 (Alexandrov, Zaitsev, 1998).

Пониження — батіаль (185—1800 м), що переходить в абісаль (1800—5500 м), характеризується збідненням біорізноманіття. Ці зони не є предметом біоіндикації такого рівня, як попередні, оскільки отримувати інформацію з такої глибини набагато складніше і вона значно бідніша. Однак це зовсім не означає, що вони не мають індикаторного значення. Воно полягає в отриманні інформації іншого рівня, що не стосується власне забруднення, хоча під час дослідження глибоководних зон можна встановити наскільки масштабний і потужний вплив цих чинників, як глибоко проникає забруднення відносно Світового океану, тобто можна оцінити глобальність цих процесів.

Індикаторами певного типу та концентрації забруднювальних речовин морських вод вважають двостулкових моллюсків (*Bivalvia*): мідії (*Mytilus edulis*, *M. galloprovincialis*), мукоїди-макоми (*Macota baltica*), тридакни (*Tridacna gigas*, *T. squamosa*, *T. maxima*, *T. crocea*) та плечоногих (*Gastropoda*): колізели (*Colisella cassis*), пателли (*Patella vulgate*, *P. intermedia*), нуцелли (*Nucella lapillus*), що часто трапляються у прибережних водах і формують щільні популяції.

2.2. Біоіндикація гідросфери

Двостулкові молюски пропускають шодоби через мантийну порожнину сотні літрів води та акумулюють токсиканти і відносно швидко (через 2 тижні) за відсутності забруднення виводять їх. Деякі з них, наприклад види роду *Pecten*, накопичують кадмій. Пояснюється це тим, що у них є особливий механізм зв'язування іонів важких металів завдяки наявності водорозчинних низькомолекулярних білків-металотіонеїнів, які споріднені з іонами металів і забезпечують накопичення останніх в організмах тварин (Христофорова, 1989). Отже, такі види швидше є акумуляторами, ніж індикаторами забруднення вод. Останнє підтверджується і тим, що вміст важких металів коливається у них в доволі широких діапазонах залежно від рівня забруднення. Наприклад, у мідії в різних регіонах земної кулі ці показники коливаються в таких межах: Pb — 0,3—117,0; Cd — 0—16; Zn — 60—640; Fe — 70—2640; Cu — 1,7—44,0 мкг/г сухої маси.

Для індикаційних досліджень забруднення морських вод часто використовують мідію гальську (*Mytilus galloprovincialis*), у тканинах зябр, мантиї й у травній залозі якої знайдено білки з невисоким вмістом цистеїну, що зв'язують іони міді (Cu^{2+}). Хоча вважають, що ці білки виконують захисну функцію, проте в умовах надмірного забруднення вона не спрацьовує і організм гине (Христофорова, 1989). За останні роки у Чорному морі спостерігають скорочення популяції мідії гальської (*M. galloprovincialis*) та мії пісочної (*Mya arenaria*), що вказує на значне забруднення вод токсичними речовинами (Александров, 2008). Отже, молюски є індикаторами поточного стану забруднення водойм, і ця оцінка дає можливість відстежувати зміну ситуації за відносно короткий час, тоді як водорості акумулюють їх триваліший час і не виводять із організму.

Як індикатор забруднення вод важкими металами застосовують і буру водорість (*Cystoseira barbata*). Наприклад, під час порівняння у ній концентрації іонів встановлено, що найзабрудненішою акваторією північного узбережжя Чорного моря є район Троїцької балки.

Бентосні водорості-макрофіти та молюски використовують як індикатори забруднення вод органічними поліхлорованими сполуками, що зафіксовано у різних ділянках Світового океану (Роотс, 1990). У 1980-х роках у Балтійському морі концентрації поліхлорованих біфенілів (ПХБ) та сполук ДДТ (ДДТ + ДДД + ДДЕ) становили відповідно 6,9 і 0,13 мкг/л, тоді як у водоростях — 9,4 і 6,0 мкг/л у розрахунку на сиру біомасу. Найвищі концентрації хімічних сполук зафіксовано у водоростей, що зростають поблизу гирла річок, звідки ці сполуки виносяться у море.

На забруднення води нафтопродуктами і поліароматичними вуглеводнями реагують такі риби, як тріска й камбала-йорш, яких також можна використовувати як індикатори.

За останні роки з метою індикації стану вод Чорного та Азовського морів поряд із аборигенними видами часто застосовують інвазійні. Їх появу і розселення пов'язують зі зміною трофічних умов водних екосистем (Александров, 2008).

Отже, біоіндикаційні дослідження в морських та океанічних акваторіях проводять у різних напрямках.

2.3. БІОІНДИКАЦІЯ ПЕДОСФЕРИ

2.3.1. Ґрунт, його фізичні, хімічні властивості й родючість

Ґрунт — компонент екосистеми, сформований у результаті взаємодії гірських порід, води, повітря і живих організмів, між якими існує тісний взаємозв'язок. Він забезпечує колообіг різних хімічних елементів і трансформацію енергії, частина якої депонується, проходить трофічними ланцюгами, а інша — залишається у недоступній для живих організмів формі і втрачається. Ґрунт є основним джерелом багатьох хімічних сполук, які необхідні для життєдіяльності рослин, що дає змогу успішно проводити біоіндикацію.

Взаємодія між компонентами ґрунту виявляється у різних його властивостях, яких є досить багато, але здебільшого їх трактують як едафічні (від слова *edapho* — ґрунт, земля). Загалом ґрунт можна розділити на дві складові: мінеральну (продукти трансформації материнських порід) і органічну (продукти життєдіяльності наземної та підземної біоти), які формують ґрунтову оболонку — педосферу, що виконує біогеохімічні функції. З одного боку, функціонування системи відбувається за рахунок водного режиму, наявності хімічних сполук і газів, які забезпечують процеси розчинення, хімічні реакції, перенесення, поглинання. З іншого боку, функціонування педосфери забезпечується системою взаємодіючих чинників (компонентів), що формують відповідні властивості (характеристики), які умовно можна поділити на три групи: фізичні (водний, повітряний, тепловий режими, щільність, потужність ґрунту, його гранулометричний склад тощо); хімічні (кислотність, сольовий режим, елементарний хімічний склад, обмінна здатність і склад обмінних катіонів); біотичні (наявність рослинних і тваринних організмів, що населяють ґрунт). Комплекс цих чинників розглядають як едафічний фактор. Г. Вальтер (1974) вважав, що едафічний фактор зумовлений трьома первинними режимами: тепловим, водним і хімічним. У такому трактуванні відсутній власне «наповнювач», який визначає суть ґрунту, а наявні ті чинники, взаємодія яких визначає ту основну його характеристику, що забезпечує родючість, — здатність задовольняти потреби рослин у воді й поживних речовинах.

Едафічний фактор не має одиниць виміру, тому з метою такої оцінки його розділяють на прості складові показники, між якими встановлюють певну залежність. Такими показниками є фізичні та хімічні властивості.

До фізичних властивостей належать: густина (Γ), об'ємна маса (ОМ), пористість (П), щільність (Щ) ґрунту, його термічні характеристики, між якими існує взаємозалежність, яку виражають математичними формулами (Роде, Смирнов, 1972).

Густина ґрунту зумовлена масою його твердих компонентів, залежить від їхньої густини та відносного вмісту в тому чи іншому типі. Густина мінеральних компонентів коливається у межах 2,6—3,7 г/см³, а органічного гумусу — 1,4—1,8 г/см³.

Нижче наведено густину (г/см³) найважливіших мінералів і гумусу, що формують ґрунт (Роде, Смирнов, 1972):

Кварц	2,56	Рогові обманки	3,0—3,3
Мікроклін	2,55	Гетит	3,7
Плагіоклази	2,60—2,76	Кальцит	2,71
Мусковіт	2,76—3,00	Гумус	1,4—1,8

2.3. Біоіндикація педосфери

Оскільки основна частина мінеральної маси ґрунту складається з кварцу, польових шпатів і глинистих мінералів, то густина нижніх горизонтів ґрунту близька до цієї маси і становить 2,6–2,7 г/см³, густина верхніх гумусових горизонтів — 2,4–2,6 г/см³, а органогенних горизонтів (торфу чи підстилки) — 1,4–1,8 г/см³.

Однак часточки ґрунту мають різні розміри, залежно від чого вони можуть утворювати щільну або пухку масу. Щільність залягання цих часточок характеризується об'ємною масою ґрунту, що визначається як вага 1 см³ ґрунту, взятого в його природному складі та висушеного до сталої маси при 105 °С. У лісових підстилках і торфах цей показник становить 0,2–0,4 г/см³, у верхніх гумусових горизонтах — 1,0–1,2, у нижніх мінеральних горизонтах — 1,3–1,6 г/см³. У щільних ілювіальних горизонтах він сягає 1,5–1,6 г/см³, у глеєвих — 2,0, в материнській породі — 1,4–1,5 г/см³. Залежно від щільності гумусового горизонту ґрунти поділяють на пухкі (0,90–0,95 г/см³), нормальні (0,95–1,15), ущільнені (1,15–1,25), дуже ущільнені (понад 1,25 г/см³).

За об'ємною масою горизонту можна вирахувати запас у ньому будь-якої сполуки (речовини) за формулою

$$M = D \cdot OM \cdot A,$$

де M — запас речовини, т/га; D — потужність горизонту, см; OM — об'ємна маса, г/см³; A — вміст сполуки, % ваги ґрунту.

Показник пористості ґрунту можна розрахувати за об'ємною масою та густиною. За відношенням OM/Γ розраховуємо об'єм твердих часточок у 1 см³. Віднявши цей об'єм від одиниці, отримуємо сумарний об'єм пор, відсоток яких відображає показник пористості: $\Pi = (1 - OM/\Gamma) \cdot 100 \%$.

Найвищий ступінь пористості характерний для верхніх гумусових горизонтів — 55–70 %, а за наявності органогенних горизонтів (торфу чи підстилки) — до 90 %. З глибиною цей показник знижується і в мінеральних горизонтах досягає 35–50 %. Найнижча пористість у глеєвих горизонтах — 26–30 %, у яких густина ґрунту сягає 2,7, об'ємна маса — 2,0 г/см³.

Найвищу пористість мають болотні торфові ґрунти (84 %) і цей показник знижується в такому порядку: глинисті (52,7 %), суглинисті (45,1 %), піщані (39,4 %) (Глинка, 1931). Пори у ґрунті можуть бути заповнені повітрям, водою або заселені живими організмами. Насамперед це залежить від розміру пор, пов'язаного із гранулометричним та агрегатним складами ґрунту і визначає показники його *водопроникності* й *повітропроникності*, між якими існує обернено пропорційна залежність: чим більше у порах води, тим менше повітря, і навпаки. Саме це співвідношення суттєво впливає на розподіл біоти, яка чутливо реагує на такі зміни і має відповідні адаптивні пристосування, що успішно використовують у методах фітоіндикації.

Важливим фактором, який забезпечує процеси функціонування в педосфері, є теплові властивості ґрунту. З одного боку, вони безпосередньо залежать від клімату, з іншого — від характеристик ґрунту, здатності поглинати сонячну енергію, яка перетворюється у теплову. Хоча таку енергію живі організми не можуть засвоювати (енергія засвоюється лише трофічними ланцюгами), але тепловий режим суттєво впливає на характер розвитку та функціонування екосистем, швидкість розкладання органічних речовин, хімічні

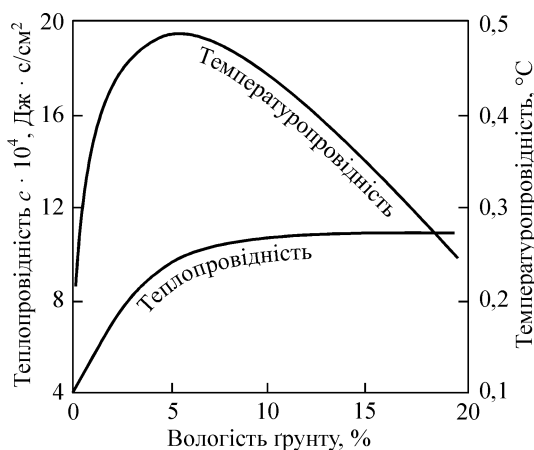


Рис. 2.10. Залежність між показниками вологості, теплопровідності й температуропровідності різних типів ґрунтів

реакції, ступінь засвоєння рослинами хімічних речовин, а отже, на ріст і розвиток біоти, її склад, розподіл тощо, що теж відображується у біоіндикації.

Сонячна енергія, яка надходить до поверхні ґрунту, поглинається частково, що відображають показники *альbedo* — частка енергії, відбита поверхнею ґрунту відносно загальної кіль-

кості енергії, яку отримує поверхня. Темна й волога поверхня краще нагрівається і показники альbedo низькі, а біла поверхня відбиває енергію і показники альbedo високі. Найнижчі показники альbedo (9 %) мають вологі чорноземи та сірий вологий пісок, найвищі (81 %) — свіжий сніг.

Сонячна енергія, перетворена у ґрунті в теплову, спричинює нагрівання ґрунту, що фіксують показники *теплоємності* й *теплопровідності*. Загалом теплоємність твердих часточок ґрунту становить 2,1–2,5 Дж/см³, що нижче, ніж води (4,2 Дж/см³). У зв'язку з тим що у ґрунті значний об'єм займають пори, його масова теплоємність знижується і дорівнює 0,84 Дж/г. Зрозуміло, що чим більше води у ґрунті, тим більше потрібно теплоти, щоб підвищити його температуру.

Разом з тим від вологості ґрунту залежить швидкість передавання теплоти, що виражається у двох величинах: теплопровідності й температуропровідності, між якими встановлено таку залежність:

$$K = L/CV,$$

де K — температуропровідність — зміна температури на 1 см³ ґрунту, спричинена проходженням певної кількості теплоти за 1 с через 1 см² за різниці температури в 1 $^{\circ}\text{C}$ на відстані 1 см, $^{\circ}\text{C}$; L — теплопровідність ґрунту, Дж · с/см²; C — масова теплоємність, Дж/г; V — об'ємна маса ґрунту, г/см³.

Між показниками вологості, теплопровідності й температуропровідності встановлено залежність, яку відображено у вигляді графіка на рис. 2.10.

Найнижчими показниками теплопровідності й температуропровідності характеризується сухий, насичений повітрям ґрунт, оскільки повітря має найнижчу теплопровідність. З наростанням вологості теплопровідність і температуропровідність збільшуються, але за вологості ґрунту 8 % температуропровідність зменшується, а теплопровідність повільно нарощується. Зниження температуропровідності пояснюється тим, що вода потребує більше теплоти для нагрівання (має вищу теплоємність), ніж механічні часточки ґрунту. Збільшення теплоємності зумовлює зниження температуропровідності. Вологі ґрунти повільніше нагріваються і швидше охолоджуються, а сухі піщані нагріваються швидше. Перезволожені, бідні на гумус болотні належать до «холодних ґрунтів».

2.3. Біоіндикація педосфери

Така залежність добре виявляється на основі показників *терморезиму* (Tm), які ґрунтуються на методах фітоіндикації (Дідух, Плюта, 1994).

Основним фактором, який впливає на ґрунтоутворні процеси, забезпечення ґрунтів вологою, а відтак тісно пов'язує ґрунт із кліматом і визначає розвиток рослинного покриву, є гідротермічний режим — співвідношення тепла й вологи. Чим ближче до поверхні ґрунту, тим більше збігаються показники ґрунту і нижніх шарів атмосфери, а з глибиною вони більше відрізняються від поверхневих і згладжуються між собою. Влітку температурні показники ґрунту нижчі від наземних, а взимку — навпаки. Якщо гідротермічний режим клімату залежить від температури повітря й опадів, які випаровуються за цих умов, то гідротермічний режим ґрунтів визначається крім кліматичних показників структурою ґрунту, забезпеченням його водою, яка знаходиться у різних формах, складним рухом цієї води, близькістю ґрунтових вод та іншими факторами, які мають складну взаємозалежність. Однак результируючий ефект добре відбивається в отриманих фітоіндикаційних показниках *омброрезиму* (Om).

Крім показників вологості, які безпосередньо пов'язані з кліматом, ці властивості ґрунту залежать від глибини залягання ґрунтових вод і ступеня насиченості його водою, яка піднімається знизу по капілярах, дренаваністю, положенням екотопу в рельєфі, що формує водно-балансові умови. Цей важливий аспект доволі добре і всебічно досліджують екологи, він відображений у фітоіндикаційних шкалах *вологості ґрунту* (Hd), яким присвячено багато публікацій, що детальніше розглянуто у підрозділі 3.1.3.

Характеристика вологості ґрунтів може бути результатом як рівномірного водного живлення протягом року, так і різких його коливань. У зв'язку з цим Л.Г. Раменський (1938) ввів поняття *змінності зволоження* (fH), що суттєво доповнює гідрологічну характеристику ґрунту. Йдеться про те, що одна і та сама вологість ґрунту може забезпечуватись різними режимами її сезонного ходу. Зазначимо, що в лісах, на суходільних луках, степах показник fH більш-менш постійний, у заплавах він змінюється і досягає максимуму в прирусловій частині річок в умовах підняття рельєфу (прируслових валів), що пов'язано зі специфічністю ґрунту та рослинного покриву, тому ця величина відображена у фітоіндикації.

Процеси, які відбуваються у ґрунті, колообіг речовин забезпечують різні його хімічні властивості. До таких належить *кислотність ґрунту* (Rc), що виявляється у різних формах. Основою цього показника є водневі іони карбонатної та інших органічних кислот (масляної, шавлевої, лимонної, гумінової), які утворюються в процесі розкладання органічних речовин. Реакція ґрунтових розчинів коливається від рН 3,5 (сфагнові болота) до рН 10–11 (солонці). Оптимальні показники досліджуваних ґрунтів мають рН 6,5–7,3.

Показники кислотності значною мірою пов'язані з *вмістом солей у ґрунті* (Sl), склад, співвідношення і кількість яких змінюється залежно від багатьох факторів, але велику роль в цьому відіграє характер підстильної породи й тип рослинності. При цьому дерново-підзолисті ґрунти Полісся, що формуються на пісках, збагачені H^+ , Al^{3+} , Fe^{2+} , дерново-карбонатні та чорноземні — HCO_3^- , Ca^{2+} , солонці й солончаки — Cl^- . Особливе значення в розвитку екосистем відіграє *вміст у ґрунті карбонатів* (Ca). Карбонати є продуктом розвитку біоти в минулі епохи, їх поклади надзвичайно потужні,

займають від десятків до кількох тисяч метрів. Разом з тим карбонатні відслонення є ареною видоутворення: вони характеризуються високим видовим різноманіттям, в їх складі багато ендемічних видів. У зв'язку з такими особливостями біоти це відображується й у фітоіндикації.

У процесі відмирання організмів, взаємодії органічних сполук з мінеральною складовою ґрунту в певних умовах вологості, повітря, температурного режиму відбуваються подальші процеси мінералізації органічних сполук, які проходять з різною швидкістю і доходять до різної стадії: відкладаються у вигляді торфу, гумусу або розкладаються до газового стану, вуглекислого газу та води. Найбільший інтерес становлять ті стадії розкладання органічних сполук, під час яких вони, затримуючись у ґрунті та вступаючи в різні реакції з мінеральною частиною, полімеризуються, формують специфічні сполуки, стійкі до впливу мікроорганізмів. Ці сполуки — *гумінові речовини*, накопичуються у ґрунті та відіграють величезну роль в різних процесах, забезпечуючи його потенційну родючість. Процеси розкладання органічних сполук і гуміфікації залежать від хімічного складу речовин (водорозчинні цукри й органічні кислоти розкладаються швидко, клітковина і геміцелюлоза — повільніше, а лігнін — ще повільніше). При цьому надмірний вміст лігніну, як і наявність дубильних речовин, сповільнює розщеплення целюлози. У результаті, чим більше лігніну, смол, дубильних речовин і чим менше мінеральних форм азоту, тим процеси розкладання проходять повільніше, що зумовлено також вологістю, температурним режимом та аерацією ґрунту.

Разом з тим власне родючість, здатність засвоювати хімічні сполуки рослинами, залежить від наявності й багатства мінеральних форм азоту, а не потенційних високомолекулярних гумінових сполук. У зв'язку з цим важливий не лише запас гумусу, а й швидкість мінералізації органіки. Проте якщо ця швидкість висока, а запаси гумусу низькі, то родючість знижується. З урахуванням цього для оцінювання функціонування екосистем, трансформації енергії, колообігу речовин, родючості ґрунтів важливі показники як запасу *гумусу* (*Gm*), так і мінеральних форм *азоту* (*Nt*), коли органічні сполуки у процесі нітрифікації розщеплюються в ґрунті до нітратів (NO_3^-) і амонію (NH_4^+), які добре розчиняються у воді й поглинаються кореневою системою рослин. Зазначимо, що швидкість мінералізації азоту корелює з трансформацією енергії (Тейт, 1991), тому мінеральні форми азоту є індикатором ступеня родючості ґрунтів.

Отже, родючість, або трофність, — це комплексне поняття, яке характеризує запас доступних для рослин форм поживних речовин і залежить від багатьох складових.

2.3.2. Фітоіндикація гідрорежиму, його зміни та аерація ґрунту

Одним із найважливіших екологічних факторів, який визначає закономірності розподілу екосистем, їх структуру, характер функціонування, ґрунтоутворні процеси, хімічні реакції, колообіг елементів і трансформацію енергії є водний режим ґрунту. Рослинний покрив чутливо реагує на характер зволоження ґрунтів, що відображено в ознаках видів, які формувались

2.3. Біоіндикація педосфери

протягом тривалого історичного періоду. Інакше кажучи, у процесі еволюції видів відбувалась їх адаптація до водного режиму, що відбито у класифікації біоморф. Саме відносно вологи виділяють такі біоморфологічні групи: гідрофіти — водні рослини, гелофіти — заболочених місцезростань, гігрофіти — вологих місцезростань, мезофіти — рослини помірного зволоження, ксерофіти — посушливих місцезростань, сукуленти — рослини сухих екотопів, що запасують воду. По суті, ці назви можна розглядати як шкалу найменувань, а ознаки давно використовують у фітоіндикації.

Подальший розвиток гідроіндикаційних досліджень сприяв розробці кількісних (бальних) шкал вологості ґрунту, з яких найвідоміші шкали Раменського (120 балів), Елленберга (12), Зойомі (11), Циганова (23), Зажицького (6), Ландольта (5). Як відзначено вище, ці шкали не можна механічно перевести одну в іншу (наприклад, розділити шкалу Раменського на 10 і отримати шкалу Елленберга), оскільки точки відліку у них різні. Г. Елленберг розробляв шкали для видів Центральної Європи, а Л.Г. Раменський оцінював і види пустель.

Ми провели уніфікацію різних шкал відносно 23-бальної базової шкали Циганова. Після цього оцінили кожен вид, оскільки в окремих випадках у різних дослідників шкала суттєво відрізнялась, і створили власну для видів флори України, яку було опубліковано у багатотомному виданні «Екофлора України» (Т. 1).

Показник гідроморф (Hd) характеризує види рослин за їх відношенням до водного режиму ґрунтів і включає 12 екогруп, що мають проміжні ланки, тому шкала налічує 23 бали від гіперксеротичних до гіпергідротичних умов. За широтою екологічної амплітуди види розподіляють на чотири типи (стенотопи, гемістенотопи, геміевритопи та евритопи), що відображено у табл. 2.12.

Т А Б Л И Ц Я 2.12. Екогрупи видів рослин відносно водного режиму ґрунтів (Hd)

Бал	Екогрупа	Широта екологічної амплітуди, бал			
		стенотопна	гемістенотопна	геміевритопна	евритопна
1	Гіперксерофіт	1, 2, 1—2, 1—3	—	—	—
3	Перксерофіт	3, 4, 2—3, 3—4, 2—4, 3—5, 1—4, 2—5, 1—5, 2—6	1—6, 1—7	—	—
5	Ксерофіт	5, 6, 4—5, 5—6, 4—6, 5—7, 3—6, 4—7, 3—7, 4—8	2—7, 3—8, 2—8, 3—9, 1—8, 2—9, 1—9, 2—10, 1—10	1—11	—
7	Субксерофіт	7, 8, 6—7, 7—8, 6—8, 7—9, 5—8, 6—9, 5—9, 6—10	4—9, 5—10, 4—10, 5—11, 3—10, 4—11, 3—11, 4—12, 2—11, 3—12	2—12, 3—13, 1—12, 2—13, 1—13, 2—14, 1—14, 1—15	—
9	Субмезофіт	9, 10, 8—9, 9—10, 8—10, 9—11, 7—10, 8—11, 7—11, 8—12	6—11, 7—12, 6—12, 7—13, 5—12, 6—13, 5—13, 6—14, 4—13, 5—14	4—14, 5—15, 3—14, 4—15, 3—15, 4—16, 2—15, 3—16, 2—16, 3—17	1—16, 2—17, 1—17, 2—18, 1—18, 1—19

Р о з д і л 2. Індикація стану екосистем та їх забруднення

Закінчення табл. 2.12

Бал	Екогрупа	Широта екологічної амплітуди, бал			
		стенотопна	гемістенотопна	геміевритопна	евритопна
11	Мезофіт	11, 12, 10–11, 11–12, 10–12, 11–13, 9–12, 10–13, 9–13, 10–14	8–13, 9–14, 8–14, 9–15, 7–14, 8–15, 7–15, 8–16, 6–15, 7–16	6–16, 7–17, 5–16, 6–17, 5–17, 6–18, 4–17, 5–18, 4–18, 5–19	3–18, 4–19, 3–19, 4–20, 2–19, 3–20, 2–20, 3–21, 1–20, 1–23, 2–21, 1–21, 2–22, 1–22
13	Гігромезофіт	13, 14, 12–13, 13–14, 12–14, 13–15, 11–14, 12–15, 11–15, 12–16	10–15, 11–16, 10–16, 11–17, 9–16, 10–17, 10–18, 8–17, 9–18, 9–17	8–18, 9–19, 7–18, 8–19, 7–19, 8–20, 6–19, 7–20, 6–20, 7–21	5–20, 6–21, 5–21, 6–22, 4–21, 5–22, 4–22, 5–23, 3–22, 4–23, 3–23, 2–23
15	Гігрофіт	15, 16, 14–15, 15–16, 14–16, 15–17, 13–16, 14–17, 13–17, 14–18	12–17, 13–18, 12–18, 13–19, 11–18, 12–19, 11–19, 12–20, 10–19, 11–20	10–20, 11–21, 9–20, 10–21, 9–21, 10–22, 8–21, 9–22, 8–22, 9–23	7–22, 8–23, 7–23, 6–23
17	Пергідрофіт	17, 18, 16–17, 17–18, 16–18, 17–19, 15–18, 16–19, 15–19, 16–20	14–19, 15–20, 14–20, 15–21, 13–20, 14–21, 13–21, 14–22, 12–21, 13–22	11–22, 12–22, 13–23, 12–23, 11–23, 10–23	—
19	Субгідрофіт	19, 20, 18–19, 19–20, 18–20, 19–21, 17–20, 18–21, 17–21, 18–22	16–21, 17–22, 16–22, 17–23, 15–22, 16–23, 15–23, 14–23	—	—
21	Гідрофіт	21, 20–21, 21–22, 20–22, 19–22, 20–23, 19–23	18–23	—	—
23	Гіпергідрофіт	22, 23, 22–23, 21–23	—	—	—

Гіперксерофіти — характерні для надзвичайно сухих пустельних екотопів з дуже обмеженим промочуванням кореневмісного шару ґрунту опадами (продуктивна волога ґрунту за період вегетації $W_{пр} = 15...20$ мм). Оскільки екотопів такого типу в Україні не існує, то наведемо приклади видів рослин з флори пустелі Сахара, з якими ми ознайомились під час експедиції у Марокко. Це каперці колючі (*Capparis spinosa*), зізіф лядвенцевий (*Ziziphus lotus*), пароліст бобовий (*Zygophyllum fabago*), деверра зеленоцвіта (*Deverra chlorantha*), березка колюча (*Convolvulus spinosa*), сосна алепська (*Pinus halepensis*), дрік зонтичний (*Genista umbellata*), бурачок колючий (*Alysum spinosum*), ласкавець колючий (*Vupleurum spinosum*), фредолія пісколюб-

2.3. Біоіндикація педосфери

на (*Fredolia aretioides*), пустельні види роду опунція (*Opuntia* sp.), содник (*Suaeda* sp.). А також види пустель Середньої Азії: біюргун солончаковий (*Anabasis salsa*), курай деревовидний (*Salsola arbuscula*), жузгун безлистий (*Calligonum aphyllum*), види роду саксаульник (*Arthrophytum* sp.).

Перксерофіти — характерні для дуже сухих напівпустельних екотопів з обмеженим промочуванням кореневмісного шару ґрунту опадами ($W_{\text{пр}} = 5 \dots 35$ мм). Типовими представниками цієї групи є дуб кам'яний (*Quercus ilex*), ретама круглоплода (*Retama sphaerocarpa*), фісташка (*Pistacia lentiscus*), яловець башнеподібний (*Juniperus thurifera*), я. зеравшанський (*J. seravschanica*), аргонія колюча (*Argonia spinosa*), ковила найтонша (*Stipa tenuissima*). У флорі України види цієї групи майже відсутні, проте деякі з них трапляються: левкой найзапашніший (*Matthiola odoratissima*), гісоп крейдовий (*Hyssopus cretaceus*), оносма багатоліста (*Onosma polyphylla*), пирій вузлуватий (*Elytrigia nodosa*), каперці трав'янисті (*Capparis herbacea*), білозірник сирій (*Eurotia ceratoides*), віниччя розпростерте (*Kochia prostrata*), житняк гребінчастий (*Agropyrum pectinatum*), рутник гармаловий (*Peganum harmala*).

Ксерофіти — характерні для сухих степових екотопів з незначним промочуванням кореневмісного шару ґрунту опадами і талими водами ($W_{\text{пр}} = 40 \dots 55$ мм). Це види найсухіших степових угруповань, скель та відслонень: ефедра двоколоскова (*Ephedra distachya*), скрібниця аптечна (*Ceterach officinarum*), асплений муровий (*Asplenium ruta-muraria*), ковила українська (*Stipa ucrainica*), к. Лессінга (*S. lessingiana*), реп'яшок яйцеподібний (*Ceratocephala testiculata*), р. зігнутий (*C. incurva*), рутвиця смердюча (*Thalictrum foetidum*), краєкучник персидський (*Chelianthes persica*), щитниця талабанова (*Clypeola jonthlaspi*), яловець високий (*Juniperus excelsa*), чист кримський (*Cistus tauricus*), жасмин кущовий (*Jasminum fruticans*).

Субксерофіти — зростають в сухуватих лучно-степових умовах з незначним промочуванням кореневмісного шару ґрунту опадами і талими водами ($W_{\text{пр}} = 60 \dots 70$ мм). Це, наприклад, сосна Палласа (*Pinus pallasiana*), дуб пухнастий (*Quercus pubescens*), грабінник східний (*Carpinus orientalis*), фісташка туполиста (*Pistacia mutica*), півонія тонколиста (*Paeonia tenuifolia*), чий стоколосовидний (*Achnatherum bromoides*), рускус колхідський (*Ruscus colchicus*), аегоніх пурпурово-голубий (*Aegonychon purpureo-caeruleum*), жовтушник паннонський (*Erysimum rannonicum*), ж. сирій (*E. canescens*), резеда жовта (*Reseda lutea*), ломиніс цільнолистий (*Clematis integrifolia*), осока низька (*Carex humilis*).

Субмезофіти — поширені в сухуватих лісолучних екотопах з помірним промочуванням кореневмісного шару ґрунту опадами і талими водами ($W_{\text{пр}} = 75 \dots 90$ мм). До цієї групи належать: терен колючий (*Prunus spinosa*), клен татарський (*Acer tataricum*), барбарис звичайний (*Berberis vulgaris*), бирючина звичайна (*Ligustrum vulgare*), вітеринка лісова (*Anemone sylvestris*), сон розлогий (*Pulsatilla patens*), с. великий (*P. grandis*), ломиніс прямий (*Clematis recta*), гадючник звичайний (*Filipendula vulgaris*), осока Мікелі (*Carex michelii*).

Мезофіти — характерні для свіжих лісолучних екотопів з повним промочуванням кореневмісного шару ґрунту опадами і талими водами ($W_{\text{пр}} = 100 \dots 145$ мм). Наприклад, бук лісовий (*Fagus sylvatica*), граб звичайний

(*Carpinus betulus*), дуб черешчатий (*Quercus robur*), ліщина (*Corylus avellana*), тис ягідний (*Taxus baccata*), печіночниця (*Hepatica nobilis*), просянка розлога (*Millium effusum*), рівноплідник рутвицелистий (*Isopyrum thalictroides*), чина весняна (*Lathyrus vernus*), чистотіл великий (*Chelidonium majus*), осока волосиста (*Carex pilosa*), зірочник косянцевий (*Stellaria holostea*), підмаренник запашний (*Galium odoratum*), щитник чоловічий (*Dryopteris filix-mas*), зубниця п'ятилиста (*Dentaria quinquefolia*), гвоздика-трав'янка (*Dianthus deltoides*).

Гіромезофіти — характерні для вологих лісолучних екоотопів з тимчасовим надмірним зволоженням кореневмісного шару ґрунту ґрунтовими водами ($W_{\text{пр}} = 150...180$ мм): купальниця європейська (*Trollius europaeus*), яглиця звичайна (*Aegopodium podagraria*), жовтець їдкий (*Ranunculus acris*), в'яз гладкий (*Ulmus laevis*), мокриця середня (*Alsine media*), водяний хрін лісовий (*Rorippa sylvestris*), кінський часник черешковий (*Alliaria petiolata*).

Гірофіти — характерні для сирих лісолучних екоотопів з практично сталим капілярним зволоженням кореневмісного шару ґрунту ($W_{\text{пр}} = 185...235$ мм): береза низька (*Betula humilis*), верба попеляста (*Salix cinerea*), в. тритичникова (*S. triandra*), жовтець повзучий (*Ranunculus repens*), ж. вогнистий (*R. flammula*), рутвиця блискуча (*Thalictrum lucidum*), хміль звичайний (*Humulus lupulus*), плетуха звичайна (*Calystegia sepium*), болотна папороть (*Thelypteris palustris*), зірочник болотний (*Stellaria palustris*).

Пергірофіти — характерні для мокрих болотно-лісолучних екоотопів з максимальним капілярним зволоженням кореневмісного шару ґрунту ($W_{\text{пр}} = 270...310$ мм): вільха клейка (*Alnus glutinosa*), півники болотні (*Iris pseudacorus*), гадючник в'язолистий (*Filipendula ulmaria*), калюжниця болотна (*Caltha palustris*), лепеха звичайна (*Acorus calamus*), жовтець язиколістий (*Ranunculus lingua*), осока лисяча (*Carex vulpina*), незабудка болотна (*Myosotis palustris*).

Субгідрофіти — характерні для мокрих екоотопів боліт і високогір'їв субальпійського поясу ($W_{\text{пр}} = 330...360$ мм): омег водяний (*Oenanthe aquatica*), щавель прибережний (*Rumex hydrolapathum*), сусак зонтичний (*Butomus umbellatus*), рогіз широколистий (*Typha latifolia*), р. вузьколистий (*T. angustifolia*), їжача голівка пряма (*Sparganium erectum*), пухирник звичайний (*Urticularia vulgaris*), п. середній (*U. intermedia*).

Гідрофіти — характерні для прибережно-водних і водних екоотопів з постійним обводненням кореневмісного шару ґрунту ($W_{\text{пр}} > 360$ мм), проте витримують й тимчасове висихання ґрунту: латаття біле (*Nymphaea alba*), глечики жовті (*Nuphar lutea*), ряска мала (*Lemna minor*), р. трироздільна (*L. trisulca*), їжача голівка маленька (*Sparganium minimum*).

Гінегідрофіти — характерні для водних екоотопів з постійним затопленням рослин: рдесник гребінчастий (*Potamogeton pectinatus*), р. кучерявий (*P. crispus*), р. пронизанолистий (*P. perfoliatus*), різуха велика (*Najas major*), р. морська (*N. marina*), елодея канадська (*Elodea canadensis*), камка морська (*Zostera marina*), кушир підводний (*Ceratophyllum submersum*), к. темно-зелений (*C. demersum*).

З метою оцінювання залежності бальних показників від абсолютних показників продуктивної вологи ґрунту за період вегетації проведено чис-

2.3. Біоіндикація педосфери

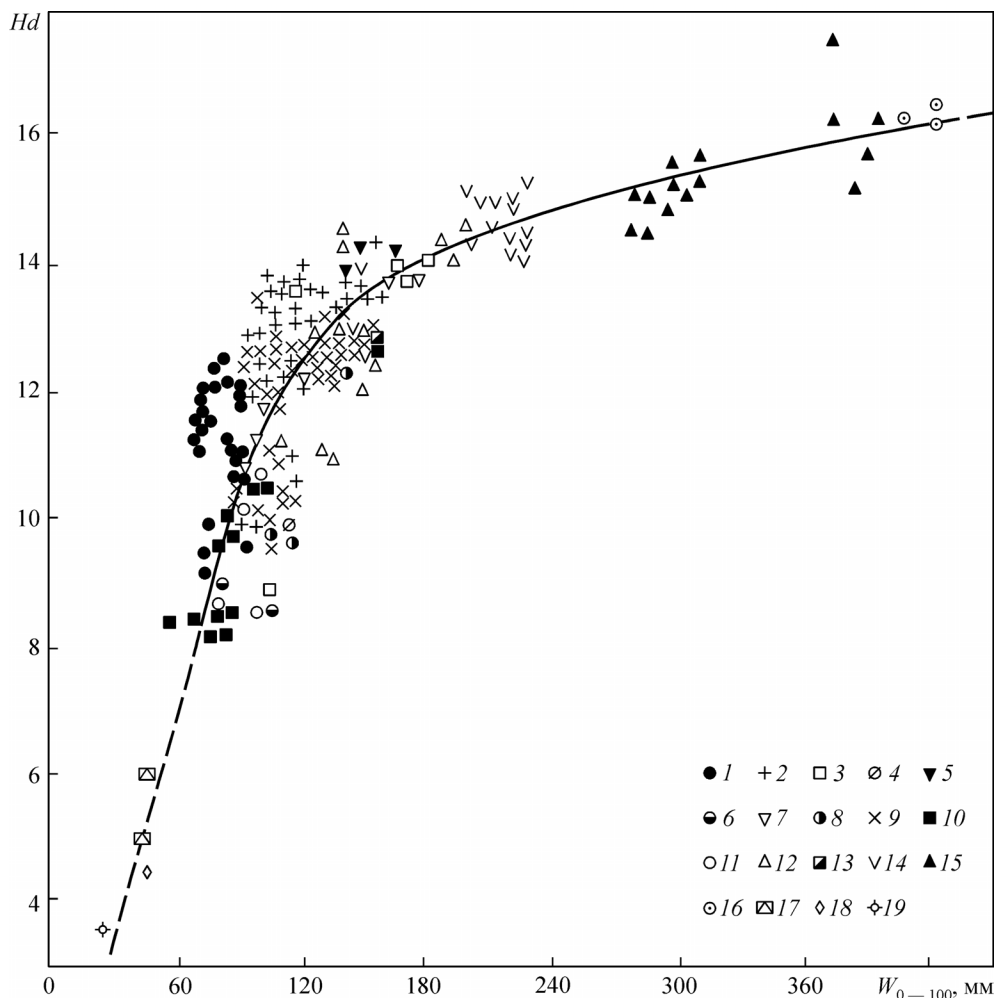


Рис. 2.11. Залежність між водним режимом ґрунту (Hd) і багаторічними середніми запасами продуктивної вологи за період вегетації у метровому шарі (W) (Дідух, Каркуцієв, 1994)
Ґрунти: 1 — дерново-підзолисті піщані та супіщані на пісках і супісках; 2 — дерново-підзолисті піщані та супіщані, підстелені прошарками суглинків і глинистих пісків; 3 — дерново-підзолисті оглеєні супіщані та супіщано-суглинисті; 4 — дерново-карбонатні (рендзини) супіщані та супіщано-суглинисті; 5 — підзолисто-глейові різного гранулометричного складу; 6 — лучно-чорноземні супіщані та суглинисті; 7 — лучні супіщані та суглинисті; 8 — лучні оглеєні супіщані; 9 — сірі супіщані та суглинисті; 10 — чорноземні суглинисті; 11 — чорноземні піщані суглинисті; 12 — дернові з різним гранулометричним складом і ступенем оглеєння; 13 — сірі оглеєні суглинисті; 14 — мулуваті- і лучно-болотні з різним ступенем оглеєння; 15 — торф'янисті й торфянисто-болотні; 16 — донні мулісто-піщані; 17 — напівзакріплені піщані; 18 — каштанові супіщані; 19 — бурі напівпустельні піщано-глинисті

ленні польові заміри вологості ґрунту в різних типах екосистем. На основі цих замірів побудовано графік, який дає можливість перейти від бальної оцінки вологості до характеру зволоження екотопів і запасів продуктивної вологи у метровому шарі ґрунту (Дідух, Каркуцієв, 1994) (рис. 2.11).

Р о з д і л 2. Індикація стану екосистем та їх забруднення

Т А Б Л И Ц Я 2.13. Екогрупи видів рослин відносно змінності зволоження (*fH*)

Бал	Екогрупа	Широта екологічної амплітуди, бал			
		стенотопна	гемістенотопна	геміевритопна	евритопна
1	Гіпергідроконтрастофоби	1, 2, 1–2, 1–3	—	—	—
3	Гідроконтрастофоби	3, 4, 2–3, 3–4, 2–4, 3–5	1–4, 2–5, 1–5, 2–6	1–7, 1–6	—
5	Гемігідроконтрастофоби	5, 6, 4–5, 5–6, 4–6, 5–7	3–6, 4–7, 3–7, 4–8	2–7, 2–8, 2–9, 3–8, 3–9, 1–8	1–9, 1–10, 1–11, 2–10
7	Гемігідроконтрастофіли	7, 8, 6–7, 6–8, 7–8, 7–9	5–8, 5–9, 6–9, 6–10	4–9, 4–10, 5–10, 5–11, 4–11, 3–10	2–11, 3–11
9	Гідроконтрастофіли	9, 8–9, 8–10, 9–10	7–10, 8–11, 7–11	6–11	—
11	Гіпергідроконтрастофіли	10, 11, 10–11, 9–11	—	—	—

Зволоження не буває завжди рівномірним і може суттєво змінюватись протягом року, тому ми проаналізували характер змінності зволоження.

Змінність зволоження (*fH*) — важливий показник розподілу видів, що зростають у заплавах річок, оскільки він впливає на період і тривалість вегетації рослин, аерацію ґрунтів, збагачення їх поживними речовинами тощо (Раменский, 1938; Цыганов, 1983) (рис. 2.12, див. вклейку). Шкала змінності зволоження налічує 11 балів і 6 груп (табл. 2.13).

Гіпергідроконтрастофоби — характерні для водних і болотних екотопів з практично постійним затопленням, обводненням, максимальним капілярним зволоженням кореневмісного шару ґрунту або таких, що живляться підземними водами, чи постійно сухих екотопів, поверхневий шар яких зовсім не промочується (коефіцієнт нерівномірності зволоження $\omega = 0,01...0,06$): молодильник озерний (*Isoetes lacustris*), кушир (*Ceratophyllum*), рдесник кучерявий (*Potamogeton crispus*), р. блискучий (*P. lucens*), р. гребінчастий (*P. pectinatus*), р. пронизанолистий (*P. perfoliatus*), елодея канадська (*Elodea canadensis*), камка морська (*Zostera marina*), різуха морська (*Najas marina*), цанікелія болотяна (*Zannichellia palustris*), рупія морська (*Ruppia maritima*), осока багнова (*Carex limosa*), шейхцерія болотна (*Scheuchzeria palustris*), альдрованда пухирчаста (*Aldrovanda vesiculosa*).

Гідроконтрастофоби — характерні для сирих і вологих лісолучних екотопів з рівномірним стійким зволоженням кореневмісного шару ґрунту ґрунтовими і частково поверхневими водами або сухих екотопів, що зрідка, в окремих випадках, промочуються опадами ($\omega = 0,08...0,15$): мочалка плаваюча (*Batrachium fluitans*), ялина (*Picea abies*), образки болотні (*Calla palustris*), осока носата (*Carex rostrata*), рутвиця блискуча (*Thalictrum lucidum*), жеруха Опіца (*Cardamine opizii*), скребниця аптечна (*Ceterach officinarum*), аспленій муровий (*Asplenium ruta-muraria*).

2.3. Біоіндикація педосфери

Гемігідроконтрастофоби — характерні для свіжих лісолучних екотопів з помірно нерівномірним зволоженням кореневмісного шару ґрунту за повним його промочуванням опадами і талими водами або сухих, що лише в окремі дощові сезони промочуються опадами ($\omega = 0,17...0,23$): бук лісовий (*Fagus sylvatica*), дуб звичайний (*Quercus robur*), граб звичайний (*Carpinus betulus*), липа серцелиста (*Tilia cordata*), клен гостролистий (*Acer platanoides*), в'яз гладенький (*Ulmus laevis*), ліщина звичайна (*Corylus avellana*), воронець колосистий (*Actaea spicata*), вітеринка жовтецева (*Anemone ranunculoides*), в. дібровна (*A. nemorosa*), жовтець золотистий (*Ranunculus auricomus*), ж. багатоквітковий (*R. polyanthemos*), печіночниця звичайна (*Hepatica nobilis*), пшінка весняна (*Ficaria verna*), зубниця п'ятилиста (*Dentaria quinquefolia*), з. бульбиста (*D. bulbifera*), осока низька (*Carex humilis*), ковила волотиста (*Stipa capillata*), віхалка гілляста (*Anthericum ramosum*), оман мечолистий (*Inula ensifolia*), рутвиця мала (*Thalictrum minus*), горицвіт весняний (*Adonis vernalis*).

Гемігідроконтрастофіли — характерні для сухуватих лісолучних і лучно-степових екотопів з нерівномірним зволоженням кореневмісного шару ґрунту за помірного або незначного промочування його опадами і талими водами ($\omega = 0,25...0,33$): жовтець їдкий (*Ranunculus acris*), частуха подорожникова (*Alisma plantago-aquatica*), сусак зонтичний (*Butomus umbellatus*), хміль звичайний (*Humulus lupulus*), осока лисяча (*Carex vulpina*), о. заяча (*C. leporina*), тонконіг лучний (*Poa pratensis*), щучник дернистий (*Deschampsia caespitosa*), молінія голуба (*Molinia caerulea*).

Гідроконтрастофіли — характерні для сухих степових або вологих екотопів, які формуються в умовах з надзвичайно нерівномірним зволоженням кореневмісного шару ґрунту за дуже незначного промочування його опадами і талими водами ($\omega = 0,35...0,39$): верба біла (*Salix alba*), в. ламка (*S. fragilis*), тополя чорна (*Populus nigra*), хвилівник звичайний (*Aristolochia clematitidis*), осока колхідська (*Carex colchica*), лепеха звичайна (*Acorus calamus*), вайда прибережна (*Isatis littoralis*), смілка татарська (*Silene tatarica*), с. сиваська (*S. sivaschica*), вербозілля звичайне (*Lysimachia vulgaris*), в. монетне (*L. nummularia*), плавушник болотний (*Hottonia palustris*), молочай верболистий (*Euphorbia salicifolia*), м. болотний (*E. palustris*), череда трироздільна (*Bidens tripartita*), шавель морський (*Rumex maritimus*), бекманія капустияна (*Beckmannia eruciformis*).

Гіпергідроконтрастофіли — характерні як для сухих напівпустельних і пустельних екотопів, солончаків або прируслових валів із вкрай нерівномірним зволоженням кореневмісного шару ґрунту за обмеженого промочування його опадами, так і для екотопів, що формуються в умовах тривалого затоплення ($\omega = 0,41...0,47$): перстач гусячий (*Potentilla anserina*), жовтець повзучий (*Ranunculus repens*), мітлиця повзуча (*Agrostis stolonifera*), гірчак земноводний (*Polygonum amphibium*), ситник жаб'ячий (*Juncus bufonius*), бушія бокоцвіта (*Buschia lateriflora*), мачок жовтий (*Glaucium flavum*), миколайчики приморські (*Eryngium maritimum*), катран морський (*Crambe maritima*), морська гірчиця чорноморська (*Cakile euxina*), солонець трав'янистий (*Salicornia herbacea*), франкенія шорстка (*Frankenia hispida*), сарсазан шишкуватий (*Halocnemum strobilaceum*), содник солончаковий (*Suaeda salsa*).

Р о з д і л 2. Індикація стану екосистем та їх забруднення

Т А Б Л И Ц Я 2.14. Екогрупи видів рослин відносно аерації ґрунту (*Ae*)

Бал	Екогрупа	Широта екологічної амплітуди, бал			
		стенотопна	гемістенотопна	геміевритопна	евритопна
1	Гіпераерофіли	1, 2, 1—2, 1—3	—	—	—
3	Аерофіли	3, 4, 2—3, 3—4, 2—4, 3—5	1—4, 1—5, 2—5, 1—6, 1—7, 2—6, 2—7	1—8	—
5	Субаерофіли	5, 6, 4—5, 4—6, 5—6, 5—7	3—6, 3—7, 3—8, 3—9, 4—7, 4—8, 2—8, 4—9, 4—10	1—9, 1—10, 1—11, 2—9, 2—10, 2— 11, 2—12, 3—10, 3—11, 4—11	1—12, 1—13
7	Геміаерофоби	7, 8, 6—7, 6—8, 7—8, 7—9	4—11, 5—8, 5—9, 5—10, 5—11, 6—9, 6—10, 6—11, 6—12	3—12, 3—13, 4—12, 5—12, 4—13, 5—13	2—13, 2—14, 2—15, 1—14, 3—14, 3—15, 1—15
9	Субаерофоби	9, 10, 8—9, 8—10, 9—10, 9—11	7—10, 7—11, 7—12, 7—13, 8—11, 8—12, 8—13	5—14, 5—15, 6—13, 6—14, 6—15, 7—14, 7—15	4—15
11	Аерофоби	11, 12, 11—12, 10—12	8—14, 9—12, 9—13, 9—14, 10—13	8—15	—
13	Мегааерофоби	13, 14, 13—14, 12—14	8—15, 9—15, 10—14, 10—15, 11—14, 11—15	—	—
15	Гіпераерофоби	15, 13—15, 14—15	—	—	—

Аерація (*Ae*) — показник, що впливає на хімічні процеси (окиснення), визначає характер ґрунтоутворення, склад і розвиток мікрофлори і лімітує поширення багатьох видів рослин. Аерація зумовлена двома чинниками: обводненістю ґрунту і його гранулометричним складом, оскільки в піщаних ґрунтах вода може краще переміщуватись й переносити кисень порівняно з глинистими, мулистими, у яких створюються анаеробні умови.

Шкала аерованості включає 8 груп разом із проміжними і налічує 15 балів (табл. 2.14).

Гіпераерофіли — коренева система розвивається в повітрі, а рослини кріпляться до стовбурів дерев (коефіцієнт аерації *Ae* = 100 %). До них належать епіфіти, які характерні для тропічної зони, а в Україні їх лише культивують в оранжереях і для цього часто використовують різний субстрат. Найхарактерніші представники родини бромелієвих: тилландсія уснеєвидна (*Tillandsia usneoides*), т. пурпурна (*T. purpurea*), ехмея зігнута (*Aechmea recurvata*), е. смугаста (*A. fasciata*), більбергія поникла (*Billbergia nutans*), б. блідоквіткова (*B. pallidiflora*), неорегелія синя (*Neoregelia cyanea*), н. мармурова (*N. marmorata*), гузманія Цана (*Guzmania zahni*), г. криваво-червона (*G. sanguinea*), г. язичкова (*G. lingulata*), нідуларій блискучий (*Nidularium fulgens*), н. пурпуровий (*N. purpureum*), врезія блискуча (*Vriesia splendens*), в. гі-

2.3. Біоіндикація педосфери

гантська (*V. gigantea*); родини орхідних: аскоцентрум карликовий (*Ascocentrum pumilum*), ванда шахова (*Vanda tessellata*), в. валькувата (*V. teres*), в. голуба (*V. caerulea*), дендробіум густоквітковий (*Dendrobium densiflorum*), д. благородний (*D. nobile*); родини геснерієвих: ешінантус прекрасний (*Aeschynanthus pulcher*), е. укорінений (*A. radicans*), колумнея дрібнолиста (*Columnea microphylla*), к. гостра (*C. arguta*); родини папоротеподібних: платицеріум двовилчастий (*Platyserium bifurcatum*), п. великий (*P. grande*), нефролепіс сердцелистий (*Nephrolepis cordifolia*).

Аерофіли — займають дуже аеровані екотопи з розколинами і порожнинами, а також ростуть в умовах обмеженого промочування кореневмісного шару ґрунту опадами ($A_e = 95...85\%$). Із представників флори України можна назвати шавель щитковий (*Rumex scutatus*), родіолу рожеву (*Rodiola rosea*), куничник несправжньоочеретяний (*Calamagrostis pseudophragmites*), морковницю східну (*Astrodaucus orientalis*), колосняк гіллястий (*Leymus racemosus*), к. чорноморський (*L. sabulosus*), лещицю пронизанолісту (*Gypsophila perfoliata*), хлопавку звичайну (*Oberna behen*), вербу гостролисту (*Salix acutifolia*), гусимець альпійський (*Arabis alpina*), роговик мохнатий (*Cerastium eriophorum*), діходон роговиковий (*Dichodon cerastioides*), голокучник Робертів (*Gymnocarpium robertianum*), іберійку скельну (*Iberis saxatilis*), герань маленьку (*Geranium pusillum*), дворядник тонколистий (*Diplotaxis tenuifolia*), перлівку кримську (*Melica taurica*).

Субаерофіли — займають значно аерованіші ґрунти з включенням щебеню гірських порід, піску, а також ростуть за незначного або помірного промочування кореневмісного шару ґрунту опадами і талими водами ($A_e = 80...55\%$): куничник наземний (*Calamagrostis epigeios*), костриця Беккера (*Festuca beckeri*), к. поліська (*F. polesica*), кипець сивий (*Koeleria glauca*), шавель горобиний (*Rumex acetosella*), цмин пісковий (*Helichrysum arenarium*), шавлія кільчата (*Salvia verticillata*), люцерна Котова (*Medicago kotovii*), льоннок дроколистий (*Linaria genistifolia*), чебрець повзучий (*Thymus serpyllum*), агалік-трава гірська (*Jasione montana*), нечуйвітер волохатенький (*Hieracium pilosella*), перлівка трансільванська (*Melica transsilvanica*), березка кантабрійська (*Convolvulus cantabrica*), шоломниця білувата (*Scutellaria albida*) (рис. 2.13, див. вклейку).

Геміаерофоби — зростають на помірно аерованих сухих глинистих чи вологих піщаних ґрунтах з повним промочуванням кореневмісного шару ґрунту опадами і талими водами або тимчасовим надмірним зволоженням його ґрунтовими водами ($A_e = 50...35\%$): вітеринка лісова (*Anemone sylvestris*), сон великий (*Pulsatilla grandis*), горицвіт весняний (*Adonis vernalis*), барбарис звичайний (*Berberis vulgaris*), гадючник звичайний (*Filipendula vulgaris*), синяк звичайний (*Echium vulgare*), реп'яшок яйцеподібний (*Ceratocephala testiculata*), ковила волотиста (*Stipa capillata*), костриця валіська (*Festuca valesiaca*), тонконіг вузьколистий (*Poa angustifolia*), т. дібровний (*P. nemoralis*), підмаренник справжній (*Galium verum*), люцерна румунська (*Medicago romanica*), резеда жовта (*Reseda lutea*), шавлія поникла (*Salvia nutans*).

Субаерофоби — зростають на слабоаерованих вологих глинистих ґрунтах з практично сталим капілярним зволоженням кореневмісного шару ($A_e = 30...20\%$): вітеринка жовтецева (*Anemone ranunculoides*), пшінка весняна

(*Ficaria verna*), в'яз гладкий (*Ulmus laevis*), жовтяниця черговолиста (*Chrysosplenium alternifolium*), черемха звичайна (*Padus avium*), бруслина бородавчаста (*Euonymus verrucosa*), б. європейська (*E. europaea*), жовтець їдкий (*Ranunculus acris*), рутвиця блискуча (*Thalictrum lucidum*), кропива дводомна (*Urtica dioica*), вільха сіра (*Alnus incana*).

Аерофоби — зростають на вологих оглеєних ґрунтах з максимальним капілярним зволоженням кореневмісного шару ($A_e = 15...3\%$): калюжниця болотна (*Caltha palustris*), жовтець повзучий (*Ranunculus repens*), ситник розлогий (*Juncus effusus*), с. жаб'ячий (*J. bufonius*), с. розчепірений (*J. squarrosus*), осока лисяча (*Carex vulpina*), о. заяча (*C. leporina*), о. Девелла (*C. davaliana*), лепеха звичайна (*Acorus calamus*), тонконіг болотний (*Poa palustris*), підмаренник болотний (*Galium palustre*).

Мегааерофоби — займають прибережно-водні екотопи, мілководдя боліт, а також проточні водотоки з мінімальною аерацією ($A_e = 2...1\%$): латаття біле (*Nymphaea alba*), л. сніжно-біле (*N. candida*), глечики жовті (*Nuphar lutea*), водопериця кільчаста (*Myriophyllum verticillatum*), в. колосиста (*M. spicatum*), види роду азола (*Azolla* sp.), водяний горіх плаваючий (*Trapa natans*), образки болотні (*Calla palustris*), бобівник трилистий (*Menyanthes trifoliata*), рдесник пронизанолистий (*Potamogeton perfoliatus*), р. гребінчастий (*P. pectinatus*), осока зближена (*Carex appropinquata*), о. гостра (*C. acuta*), о. гостровидна (*C. acutiformis*), о. побережна (*C. riparia*), о. пухирчаста (*C. vesicaria*).

Гінеаерофоби — зростають у водоймах зі стоячою водою з мулистим дном і анаеробним окисненням ($A_e < 1\%$): кушир темно-зелений (*Ceratophyllum demersum*), к. підводний (*C. submersum*), водяний різак алоевидний (*Stratiotes aloides*), жабурник звичайний (*Hydrocharis morsus-ranae*), пухирник малий (*Utricularia minor*), п. звичайний (*U. vulgaris*), осока багнова (*Carex limosa*), о. здута (*C. rostrata*), о. тонкокореневищна (*C. chordorrhiza*), шейхцерія болотна (*Scheuchzeria palustris*), рдесник кучерявий (*Potamogeton crispus*), р. пронизанолистий (*P. perfoliatus*), р. блискучий (*P. lucens*).

Застосування цих характеристик важливо для біоіндикації екоотопів, оцінювання режиму зволоженості ґрунтів, розроблення прогнозів і вживання заходів щодо їх практичного використання, ведення сільського господарства.

2.3.3. Фітоіндикація хімічних властивостей і трофності ґрунту

Оскільки трофність, чи родючість, ґрунту характеризується запасом доступних для рослин форм поживних речовин, то рослини, які відбивають цю залежність, використовують як індикатори трофності ґрунту і таких його складових компонентів, що формують хімічні властивості.

На сучасному етапі розроблено шкали і подано класифікацію видів за кислотним, сольовим режимами, вмістом карбонатів, мінеральних форм азоту й гумусу в ґрунті (Раменский, 1938; Раменский и др., 1956; Hundt, 1964; Zólyomi et al., 1966; Цаценкин, 1970; Landolt, 1977; Ellenberg, 1979; Цыганов, 1983; Zarzycki, 1984; Frank, Klotz, 1988; Дідух та ін., 2000б; Zarzycki et al., 2002; Didukh, 2011). Є шкали, які відображають потреби окремих видів у фосфорі тощо (Hundt, 1966; Williams, 1969).

2.3. Біоіндикація педосфери

Т А Б Л И Ц Я 2.15. Екогрупи видів рослин відносно кислотного режиму ґрунту (*Rc*)

Бал	Екогрупа	Широта екологічної амплітуди, бал			
		стенотопна	гемістенотопна	геміевритопна	евритопна
1	Гіперацидофіли	1, 2, 1—2, 1—3	—	—	—
3	Перацидофіли	3, 4, 2—3, 3—4, 2—4, 3—5	1—5, 2—6, 1—4, 2—5	1—7	—
5	Ацидофіли	5, 6, 4—5, 5—6, 4—6, 5—7	3—7, 4—8, 2—7, 3—8, 3—6, 4—7	1—8, 2—9, 1—9, 2—10, 2—8, 3—9	1—11, 1—10
7	Субацидофіли	7, 8, 6—7, 7—8, 6—8, 7—9	5—9, 6—10, 4—9, 5—10, 5—8, 6—9	3—10, 4—11, 3—11, 4—12, 4—10, 5—11	2—12, 3—13, 1—12, 2—13, 1—13, 2—11, 3—12
9	Нейтрофіли (нейтротрофи)	9, 10, 8—9, 9—10, 8—10, 9—11	7—11, 8—12, 6—11, 7—12, 7—10, 8—11	5—12, 6—13, 5—13, 4—13, 6—12, 7—13	—
11	Базифіли	11, 10—11, 11—12, 10—12	9—13, 8—13, 9—12, 10—13	—	—
13	Гіпербазифіли (алкалітрофи)	12, 13, 11—13, 12—13	—	—	—

Кислотний режим (*Rc*) залежить від хімічного складу підстильних по- рід, ґрунту, типу рослинності. Адже вода, що стікає стовбурами дерев, кора яких має певні показники рН, досягаючи поверхні, вже суттєво відрізня- ється за кислотністю від тієї, що потрапляє на крони у вигляді опадів. Хі- мічний склад ґрунтів, зокрема кислотність, забезпечує перебіг відповідних реакцій, що відбуваються у ґрунті та є одним із аделопатичних механізмів відбору певних видів: елімінації одних і сприяння розвитку інших.

Кислотність ґрунтів змінюється від дуже кислих (рН < 3,5) — верхові сфагнові болота до дуже лужних (рН ≥ 8,2) — солонці і солончаки. Цю амплі- туду (7 груп) розбивають на класи, виражені в балах, і автори приймають різні шкали: Г. Елленберг та Д. Франк і С. Клотц — 9-бальну, Е. Ландольт — 5-, Б. Зойомі й К. Зажицький — 6-, Д.М. Циганов та Я.П. Дідух і П.Г. Плюта — 13-бальну (табл. 2.15).

Гіперацидофіли — зростають на дуже кислих (рН < 3,7) ґрунтах оліго- трофних боліт, альпійських луків: журавлина дрібноплода (*Oxycoccus micro- carpus*), пухівка піхвова (*Eriophorum vaginatum*), андромеда багатоліста (*An- dromeda polifolia*), росичка круглолиста (*Drosera rotundifolia*), водянка чорна (*Empetrum nigrum*), шейхцерія болотна (*Scheuchzeria palustris*), сфагнум заго- стрений (*Sphagnum cuspidatum*), с. темний (*S. fuscum*), с. червонуватий (*S. rubellum*) (рис. 2.14, див. вклейку).

Перацидофіли — зростають на досить кислих (рН 3,7—4,5) ґрунтах аль- пійських і субальпійських луків, бідних борів, мезотрофних боліт: багно болотне (*Ledum palustre*), лохина (*Vaccinium uliginosum*), осока носата (*Carex rostrata*), сфагнум вузьколистий (*Sphagnum angustifolium*), с. центральний (*S. centrale*), с. несправжній (*S. fallax*).

Ацидофіли — зростають на кислих (рН 4,5–5,5) типових дерново-підзолистих і бурих лісових ґрунтах під сосновими та ялиновими лісами, луками, які сформувались на їх місці: чорниця (*Vaccinium myrtillus*), брусниця (*Rhodococcum vitis-idaea*), верес (*Calluna vulgaris*), біловус стиснутий (*Nardus stricta*), щучка дерниста (*Deschampsia caespitosa*), ситник розлогий (*Juncus effusus*), калган (*Potentilla erecta*), ожика лісова (*Luzula sylvatica*).

Субацидофіли — зростають на слабокислих (рН 5,5–6,5), дерново-підзолистих, сірих лісових ґрунтах ацидофільних дібров, лучно-болотних біотопів: квасениця звичайна (*Oxalis acetosella*), конвалія травнева (*Convallaria majalis*), одинарник європейський (*Trientalis europaea*), веснівка дволиста (*Majanthemum bifolium*).

Нейтрофіли — зростають на кислуватих і нейтральних (рН 6,5–7,1) ґрунтах дібров базифільного типу, сірих лісових ґрунтах, вилугуваних чорноземах, ґрунтах лучних степів та остепнених луків, звичайних і типових чорноземах: копитняк європейський (*Asarum europaeum*), переліска багаторічна (*Mercurialis perennis*), осока волосиста (*Carex pilosa*), підмаренник запашний (*Galium odoratum*), гніздівка (*Neottia nidus-avis*), коручка чемерникоподібна (*Epipactis helleborine*), к. темно-червона (*E. atrorubens*), підсніжник білосніжний (*Galanthus nivalis*), тонконіг вузьколистий (*Poa angustifolia*), грястиця збірна (*Dactylis glomerata*), горицвіт весняний (*Adonis vernalis*), лабазник звичайний (*Filipendula vulgaris*).

Базифіли — зростають на лужних (рН 7,2–8,0) ґрунтах, південних чорноземах, вапнякових, крейдових відслоненнях: полин суцільнобілий (*Artemisia hololeuca*), оман мечолистий (*Inula ensifolia*), юринея павутиниста (*Jurinea arachnoidea*), льон жовтий (*Linum flavum*), солодушка великоквіткова (*Hedysarum grandiflorum*), самосил білоповстистий (*Teucrium polium*), чебрець вапняковий (*Thymus calcareus*), гісоп крейдовий (*Hyssopus cretaceus*).

Гіпербазифіли — зростають на дуже лужних (рН > 8,0) ґрунтах, солонцях, солончаках, засолених приморських косах: покісниця гігантська (*Puccinellia gigantea*), кермек Майєра (*Limonium meyeri*), к. каспійський (*L. caspium*), солончакова айстра звичайна (*Tripolium vulgare*), сарсазан шишкуватий (*Halocnemum shobilaceum*), курай садовий (*Salsola soda*), солонець трав'янистий (*Salicornia herbacea*).

Сольовий режим (SI) є дуже важливим показником ґрунтів, оскільки впливає на різні процеси ґрунтоутворення й визначає адаптацію рослинних організмів (галинність). Ступінь засолення хоча й пов'язаний з кислотністю ґрунту, але має свої особливості, оскільки крім сумарної кількості солей велике значення має їх склад. Рослини чутливо реагують на вміст і специфіку солей, що давно відображено у такому напрямі фітоіндикації, як галоіндикація.

Шкали засолення розробили Л.Г. Раменський (1938) — 30 балів і Д.М. Циганов (1983) — 19 балів. Учені Західної Європи (Г. Елленберг, Д. Франк і С. Клотц, К. Зажицький, Е. Ландольт) застосовують цілком інший підхід до оцінки засолення. Їх 2–3-бальні шкали відображають лише ступінь надмірного засолення. Ми ж за основу прийняли шкалу Циганова, яка показує ступінь насиченості ґрунтів іонами HCO_3^- , SO_4^{2-} , Cl^- , відносно якої сформували власну базу даних.

2.3. Біоіндикація педосфери

Показник ступеня засоленості залежить від багатьох складових: 1) хімічного складу ґрунту та материнської породи; 2) структури та складу фітоценозу; 3) клімату. Оскільки сольовий режим визначають якісно різними солями (карбонатами, сульфатами, хлоридами), то чітку залежність (межу) між бальними показниками та кількістю солей визначити не вдалось, хоча певну тенденцію зміни їх якісного складу і загальної кількості все-таки спостерігали, що відображено у прийнятій нами шкалі. Наводимо характеристику основних 10 груп, між якими виділяють 9 проміжних (табл. 2.16).

Т А Б Л И Ц Я 2.16. Екогрупи видів рослин відносно узагальненого сольового режиму ґрунту (*SI*)

Бал	Екогрупа	Широта екологічної амплітуди, бал			
		стенотопна	гемістенотопна	геміевритопна	евритопна
1	Оліготрофи	1, 2, 1–2, 1–3	—	—	—
3	Семіоліготрофи	3, 4, 2–3, 3–4, 2–4, 3–5, 1–4, 2–5	1–5, 2–6, 1–6, 1–7	—	—
5	Мезотрофи	5, 6, 4–5, 5–6, 4–6, 5–7, 3–6, 4–7	3–7, 4–8, 2–7, 3–8, 2–8, 3–9, 1–8, 2–9	1–9, 2–10, 1–10, 1–11	—
7	Семіевтрофи	7, 8, 6–7, 7–8, 6–8, 7–9, 5–8, 6–9	5–9, 6–10, 4–9, 5–10, 4–10, 5–11, 3–10, 4–11	3–11, 4–12, 2–11, 3–12, 2–12, 3–13, 1–12, 2–13, 1–13, 2–14	1–14, 1–15
9	Евтрофи	9, 10, 8–9, 9–10, 8–10, 9–11, 7–10, 8–11	7–11, 8–12, 6–11, 7–12, 6–12, 7–13, 5–12, 6–13	5–13, 6–14, 4–13, 5–14, 4–14, 5–15, 3–14, 4–15, 3–15, 4–16	2–16, 3–17, 2–15, 3–16, 1–16, 2–17, 1–17, 2–18, 1–18, 1–19
11	Субглікотрофи	11, 12, 10–11, 11–12, 10–12, 11–13, 9–12, 10–13	9–13, 10–14, 8–13, 9–14, 8–14, 9–15, 7–14, 8–15	7–15, 8–16, 6–15, 7–16, 6–16, 7–17, 5–16, 6–17, 5–17, 6–18	4–18, 5–19, 4–17, 5–18, 3–18, 4–19, 3–19, 2–19
13	Глікотрофи	13, 14, 12–13, 13–14, 12–14, 13–15, 11–14, 12–15	11–15, 12–16, 10–15, 11–16, 10–16, 11–17, 9–16, 10–17	9–17, 10–18, 8–17, 9–18, 8–18, 9–19, 7–18, 8–19, 7–19	6–19
15	Мезогалотрофи (мезогалофіти)	15, 16, 14–15, 15–16, 14–16, 15–17, 14–17	13–17, 14–18, 12–17, 13–18, 12–18, 13–19, 11–18, 12–19, 13–16	11–19, 10–19	—
17	Галотрофи (галофіти)	17, 16–17, 17–18, 16–18, 15–18, 16–19	15–19, 14–19	—	—
19	Супергалотрофи (супергалофіти)	18, 19, 18–19, 17–19	—	—	—

Оліготрофи — зростають на дуже бідних на солі ґрунтах (0,003—0,008 %), HCO_3^- , SO_4^{2-} , Cl^- — відсутні, наявні H^+ , Al^{3+} , Fe^{2+} . Види бідних верхових боліт, поліських піщаних дюн з добрим промивним режимом, високогірних альпійських і субальпійських щербених субстратів: журавлина болотна (*Oxycoccus palustris*), ж. дрібнопліва (*O. microcarpus*), андромеда багатоліста (*Andromeda polifolia*), костриця поліська (*Festuca pollessica*), кипець сизий (*Koeleria glauca*), осока дводомна (*Carex dioica*), булавоносець сизий (*Corynephorus lanescens*), біловус стиснутий (*Nardus stricta*), ситник трироздільний (*Juncus trifidus*), леузелеврія лежача (*Leuseleuria procumbens*), водянка чорна (*Empetrum nigrum*), оленячі мохи (*Cladonia rangiferina*, *C. mitis*, *Cetraria islandica*).

Семіоліготрофи — зростають на бідних на солі, сильно вилугуваних дерново-підзолистих, бурих лісових ґрунтах, що добре і постійно промиваються (0,0075—0,01 %), HCO_3^- , SO_4^{2-} , Cl^- — відсутні, наявні H^+ , Al^{3+} , Fe^{2+} . Характерними видами є чорниця (*Vaccinium myrtillus*), брусниця (*Rhodococcum vitis-idaea*), плаун булавоподібний (*Lycopodium clavatum*), п. річний (*L. annotinum*), пахучий колосок (*Anthoxanthum odoratum*), трясучка середня (*Briza media*), мітлиця тонка (*Agrostis tenuis*), ожика лісова (*Luzula sylvatica*), кунічник мохнатий (*Calamagrostis villosa*), к. сіруватий (*C. canescens*).

Мезотрофи — зростають на небагатих на солі ґрунтах (0,0095—0,015 %), відсутні SO_4^{2-} , Cl^- , наявні HCO_3^- . Характерні багатші дерново-підзолисті, сірі лісові, лучно-болотні ґрунти з промивним режимом. Такі умови індикують конвалією травневою (*Convallaria majalis*), кислицею (*Oxalis acetosella*), одинарником європейським (*Trientalis europaea*), веснівкою дволистою (*Majanthemum bifolium*), печіночницею звичайною (*Hepatica nobilis*), осокою пальчатою (*Carex digitata*), о. волосистою (*C. pilosa*), о. лісовою (*C. sylvatica*), тонконогом дібровним (*Poa nemoralis*), т. болотним (*P. palustris*), мітлицею повзучою (*Agrostis stolonifera*).

Семіемтрофи — зростають на збагачених солями ґрунтах (0,015—0,02 %) із вмістом HCO_3^- — 0,004—0,016 % ґрунту і слідами SO_4^{2-} та Cl^- в деяких типах. До них належать: темно-сірі лісові ґрунти, опідзолені чорноземи, кримські лісові бурі ґрунти на карбонатах, де внаслідок достатньої кількості опадів ще відбуваються процеси опідзолення та вимивання речовин із верхніх шарів у нижні. У лісах у таких умовах ростуть маренка запашна (*Asperula odorata*), будра шорстка (*Glechoma hederacea*), яглиця звичайна (*Aegopodium podagraria*), гніздівка звичайна (*Neottia nidus-avis*), проліска дволиста (*Scilla bifolia*), п. сибірська (*S. sibirica*), ряст порожнистий (*Corydalis cava*), в'яз голий (*Ulmus glabra*), клен татарський (*Acer tataricum*); на луках — типові види: тонконіг лучний (*Poa pratensis*), чина лучна (*Lathyrus pratensis*); на болотах — осока лисяча (*Carex vulpina*), о. гостра (*C. acuta*).

Евтрофи — зростають на багатих, найкраще забезпечених солями чорноземах, розвинутих дерново-карбонатних ґрунтах за відсутності ознак засоленості (HCO_3^- — 0,03—0,05 %, SO_4^{2-} , Cl^- — сліди). Ці ґрунти формуються як на лесових породах, так і відкладах доломітів, вапняку та крейди, що багаті карбонатами. Індикаторами є типові лучно-степові види: ковила волосиста (*Stipa capillata*), к. найкрасивіша (*S. pulcherrima*), осока низька (*Carex*

2.3. Біоіндикація педосфери

humilis), вівсюнець пустельний (*Helictotrichon desertorum*), лабазник звичайний (*Filipendula vulgaris*), люцерна румунська (*Medicago romanica*), шавлія лучна (*Salvia pratensis*).

Субглікомрофу — зростають на ґрунтах із надлишком солей HCO_3^- , який призводить до карбонатного засолення (0,25 %), SO_4^{2-} — 0,01—0,05 %, Cl^- — 0,01—0,03 %. Це типові чорноземи, відслонення крейдових відкладів, вапняків, продукти їх змиву, що недостатньо промиваються водою через незначну кількість опадів (<500 мм) і надмірну їх випаровуваність (коефіцієнт випаровуваності <1). Індікуються такими видами, як кринітарія волохата (*Crinitaria villosa*), шавлія поникла (*Salvia nutans*), полин австрійський (*Artemisia austriaca*), кермечник татарський (*Goniolimon tataricum*), волошка розлога (*Centaurea diffusa*), костриця східна (*Festuca orientalis*), кардарія крупковидна (*Cardaria draba*), ковила українська (*Stipa ucrainica*), алтея лікарська (*Alcea officinalis*), конюшина суницевидна (*Trifolium fragiferum*), скорзона дрібноквіткова (*Scorzonera parviflora*), осока розставлена (*Carex distans*), о. розтягнута (*C. extensa*), маслинка вузьколиста (*Elaeagnus angustifolia*) (рис. 2.15, див. вклейку).

Глікомрофу — зростають на ґрунтах, збагачених сульфатами SO_4^{2-} (0,1—0,3 %) та хлоридами Cl^- (0,05—0,1 %), за наявності слідів сольового засолення. Наприклад, лисохвіст тростиновий (*Alopecurus ventricosus*), покісниця розставлена (*Puccinellia distans*), п. Білика (*P. bilykiana*), хрінниця широколиста (*Lepidium latifolium*), подорожник найбільший (*Plantago maxima*), цинанхум гострий (*Cynanchum acutum*), ситник Жерарда (*Juncus gerardii*), молінія евксинська (*Molinia euxina*), солодка щетиниста (*Glycyrrhiza echinata*), нетреба колюча (*Xanthium spinosum*), ласкавець споріднений (*Vupleurum affine*), пирій видовжений (*Elytrigia elongata*), рапонтикум серпиевидний (*Rhaponticum serratuloides*).

Мезогаломрофу (мезогалофіти) — зростають на ґрунтах із сульфатним (SO_4^{2-} — 0,5 %) та хлоридним (Cl^- до 0,3 %) засоленням, тобто солонцях. Індикаторами є види: камфоросма однорічна (*Camphorosma annua*), к. монпельйська (*C. monspeliaca*), кермек замшовий (*Limonium alutaceum*), подорожник солончаковий (*Plantago salsa*), полин солянковидний (*Artemisia salsoioides*), п. кримський (*A. taurica*), покісниця гігантська (*Puccinellia gigantea*), костриця несправжньодалматська (*Festuca pseudodalmatica*), бульбокомиш скупчений (*Bolboschoenus compactus*), б. морський (*B. maritimus*), лобода сиза (*Chenopodium glaucum*), лутига списовидна (*Atriplex prostrata*), люцерна Котова (*Medicago kotovii*), ферульник східний (*Ferulago orientalis*), тамарикс галузистий (*Tamarix ramosissima*).

Галомрофу (галофіти) — зростають на ґрунтах із хлоридним засоленням (Cl^- — до 2 %), що сприяє частковому вимиванню солей, опрісненню (приморські піщані коси, підвищення). Характерними представниками цієї групи є види: солончакова айстра звичайна (*Tripolium vulgare*), стелюшок морський (*Spergularia marina*), кульбаба бессарабська (*Taraxacum bessarabicum*), сарсазан шишкуватий (*Halocnemum strobilaceum*), кермек півкущовий (*Limonium suffruticosum*), франкенія шорстка (*Frankenia hispida*), полин солянковидний (*Arte-*

Р о з д і л 2. Індикація стану екосистем та їх забруднення

misia salsoloides), морковниця прибережна (*Astrodaucus littoralis*), катран понтійський (*Crambe pontica*), миколайчики приморські (*Eryngium maritimum*).

Супергалотрофи (супергалофіти) — зростають на ґрунтах із надмірним хлоридним засоленням ($Cl^- > 2\%$), де формуються типові солончаки. Діагностичними видами є однорічники та кущики, окремі органи яких або вся рослина часто має сукулентну форму чи інший тип пристосування до надмірного засолення: солонець європейський (*Salicornia europaea*), содник простертий (*Suaeda prostrata*), с. заплутаний (*S. confusa*), басія шорстка (*Bassia hirsuta*), курай содовий (*Salsola soda*), галіміона черешкувата (*Halimione pedunculata*), офайстон однотичинковий (*Ofaiston monandrum*), петросімонія супротивнолиста (*Petrosimonia oppositifolia*), камка морська (*Zostera marina*), к. мала (*Z. noltii*).

Одним із найважливіших показників, на який чутливо реагує рослинність, є **вміст карбонатних солей (Ca)**, що виявляється у їх кількості у ґрунті й характері покладів, що виходять на поверхню і відслонюються. Останні формують специфічні едафічні умови, які сприяють тому, що зростаючі на них рослини за морфологічними ознаками, закріпленими спадково, відрізняються від тих, які ростуть на ґрунті, тому ці рослини часто розглядають як окремі види, підвиди, раси, форми тощо. Це відображено і в їх назвах «calcareus», «cretaceus», або похідних від них — «cretophilus», «creticola».

Я.П. Дідух та співавт. (2000) вперше розробили 13-бальну шкалу груп видів рослин за їх відношенням до вмісту карбонатів (Ca), що у ґрунті представлені доломітами, вапняками та крейдою (табл. 2.17).

Гіперкарбонатобоби — зростають на ґрунтах, де повністю відсутні сліди $НСО_3^-$. Це рослини оліго- та мезотрофних боліт, що мають не ґрунтове, а поверхнєве живлення водою. До них належать: журавлина болотна (*Охусос-*

Т А Б Л И Ц Я 2.17. Екогрупи видів рослин відносно вмісту карбонатів у ґрунті (Ca)

Бал	Екогрупа	Широта екологічної амплітуди, бал			
		стенотопна	гемістенотопна	геміевритопна	евритопна
1	Гіперкарбонатобоби	1, 2, 1—2, 1—3	—	—	—
3	Карбонатобоби	3, 4, 2—3, 3—4, 2—4, 3—5	1—4, 1—5, 2—5, 2—6, 1—6	1—7	—
5	Гемікарбонатобоби	5, 6, 4—5, 5—6, 4—6, 5—7	3—6, 4—7, 3—7, 4—8, 2—7, 3—8	2—8, 2—9, 3—9, 1—8, 1—9, 2—10	1—10, 1—11
7	Акарбонатобіли	7, 8, 6—7, 7—8, 6—8, 7—9	5—8, 5—9, 4—9, 6—9, 6—10, 5—10	3—10, 4—10, 3—11, 4—11, 4—12, 5—11	2—11, 2—12, 1—12, 1—13, 2—13, 3—12, 3—13
9	Гемікарбонатобіли	9, 10, 8—9, 8—10, 9—10, 9—11	7—11, 6—11, 7—12, 7—10, 8—11, 8—12	5—12, 5—13, 6—12, 6—13, 7—13	4—13
11	Карбонатобіли	11, 10—11, 11—12, 10—12	8—13, 9—13, 9—12, 10—13	—	—
13	Гіперкарбонатобіли	12, 13, 11—13	—	—	—

2.3. Біоіндикація педосфери

cus palustris), ж. дрібноплода (*O. microcarpus*), росичка круглолиста (*Drosera rotundifolia*), багно болотне (*Ledum palustre*), шейхцерія болотна (*Scheuchzeria palustris*), осока багнова (*Carex limosa*), бобівник трилистий (*Menyanthes trifoliata*), вовче тіло болотне (*Comarum palustre*).

Карбонатофоби — не ростуть на карбонатних ґрунтах (СаО, MgO = 0,05 %) і приурочені до ґрунтів, що формуються на кислих силікатних породах (пісках, гранітах, гнейсах тощо). Характерними видами є: асплений північний (*Asplenium septentrionale*), козельці українські (*Tragopogon ucrainicus*), щавель горобиний (*Rumex acetosella*), конюшина польова (*Trifolium arvense*), біловус стиснутий (*Nardus stricta*), булавоносець сіруватий (*Corynephorus canescens*), лозелеврія лежача (*Lousoleuria procumbens*), первоцвіт дрібний (*Primula minima*).

Гемікарбонатофоби — уникають карбонатних субстратів (СаО, MgO = 0,5 %), тобто ростуть на підзолистих, лучних, глеєвих ґрунтах, де вже є сліди карбонатів. Як правило, вони індикуються видами, що хоча й не ростуть на карбонатних породах, але поширені в межах їх залягання і уникають виходів Українського щита, наприклад, вовчі ягоди звичайні (*Daphne mezereum*), молодильник озерний (*Isoetes lacustris*), звіробій сланкий (*Hypericum humifusum*), герань темна (*Geranium phaeum*), астранція велика (*Astrantia major*), лунарія оживаюча (*Lunaria rediviva*), білозір болотний (*Parnassia palustris*).

Акарбонатофіли — зростають на нейтральних екоотопах і витримують незначний вміст карбонатів у ґрунті (СаО, MgO = 0,5...1,5 %), які, завдяки промивному режиму, не піднімаються у верхні шари. Це, з одного боку, сірі лісові ґрунти, що хоча і формуються на лесовій основі, але характеризуються процесами опідзолення. З іншого боку, це солонці, солончаки, де карбонатна основа заміщується сульфатами й хлоридами. До індикаторів цього типу належать: цибуля ведмежа (*Allium ursinum*), ряст порожнистий (*Corydalis cava*), вітеринка гайова (*Anemone nemorosa*), чина весняна (*Lathyrus vernus*), копитняк європейський (*Asarum europaeum*), осока волосиста (*Carex pilosa*), жовтець їдкий (*Ranunculus acer*), ж. кашубський (*R. cassubicus*), медуна лікарська (*Pulmonaria officinalis*).

Гемікарбонатофіли — зростають на чорноземах, достатньо збагачених карбонатами (СаО, MgO = 1,5...5,0 %), що не вимиваються і можуть траплятися у вигляді невеликих включень, конкрецій. Індикаторами є типові лучно-степові та степові види, наприклад, астрагал еспарцетовий (*Astragalus onobrychis*), ковила волосиста (*Stipa capillata*), в'язіль барвистий (*Coronilla varia*), люцерна румунська (*Medicago romanica*), скабіоза блідо-жовта (*Scabiosa ochroleuca*), шавлія лучна (*Salvia pratensis*), фіалка двозначна (*Viola ambigua*), рутвиця мала (*Thalictrum minus*), підмаренник справжній (*Galium verum*), конюшина гірська (*Trifolium montanum*) та види високогірних відслонень, зокрема осока вічнозелена (*Carex sempervirens*). До цієї групи належать види так званих карбонатних боліт, наприклад, меч-трава болотна (*Cladium mariscus*), сашник іржавий (*Schoenus ferrugineus*), коручка болотна (*Epipactis palustris*), осока Девелла (*Carex davalliana*), товстянка звичайна (*Pinguicula vulgaris*), сверція багаторічна (*Swertia perennis*), с. альпійська (*S. alpestris*).

Карбонатофіли (факультативні карбонатофіли) — віддають перевагу карбонатним ґрунтам (рендзинам) (СаО, MgO = 5...10 %). У цих умовах зростають такі види, як сонцецвіт звичайний (*Helianthemum nummularium*), самосил гайовий (*Teucrium chamaedrys*), оман мечолистий (*Inula ensifolia*), че-

брець подільський (*Thymus podolicus*), вовчі ягоди пахучі (*Daphne sneorum*), ковила каменелюбна (*Stipa lithophila*), к. Лессінга (*S. lessingiana*), осока низька (*Carex humilis*), вітеринка нарцисоцвіта (*Anemone narcissiflora*), в'язіль увінчаний (*Coronilla coronata*), ласкавець серповидний (*Bupleurum falcatum*), шавлія поникла (*Salvia nutans*), смілка бобовидна (*Silene coringifolia*), цибуля гірська (*Allium montanum*), ц. Пачоського (*A. paczoskianum*), айстра альпійська (*Aster alpinus*).

Гіперкарбонатопіли (облігатні карбонатопіли) — зростають виключно на відкладах карбонатів (крейди, вапняків) за відсутності ґрунту (СаО, MgO > 10 %). Вони, як правило, характеризуються відповідними адаптивними ознаками (мають густе повстяне опушення, кутикулу, потужну кореневу систему тощо). До таких видів належать: самосил гірський (*Teucrium montanum*), гісоп крейдовий (*Hyssopus cretaceus*), левкой найзапашніший (*Matthiola odoratissima*), л. запашний (*M. fragrans*), ранник крейдовий (*Scrophularia cretacea*), аспленій муровий (*Asplenium ruta-muraria*), відкасник татарниколистий (*Carlina onopordifolia*), білотка альпійська (*Leontopodium alpinum*), елізанта Завадського (*Elizante zawadskyi*), гусимець кавказький (*Arabis caucasica*), льон жовтий (*Linum flavum*).

Кількісні показники вмісту карбонатів для цієї шкали ще недостатньо розроблені, але наведені закономірності вмісту СаО свідчать про логарифмічну залежність цього показника від бальної оцінки.

Одним із найважливіших показників трофності ґрунту є показник вмісту в ньому *засвоєваних форм азоту (Nt)*. Зазвичай колообіг азоту і його перетворення від органічних форм до мінеральних відбувається в процесі передачі його трофічним ланцюгом, що пов'язано з трансформацією енергії. Проте складність визначення азоту полягає у тому, що він перебуває у ґрунті у різних формах, як в органічних, так і мінеральних сполуках, які легко-, важко- або зовсім не гідролізуються, тобто як доступних, так і недоступних для засвоєння рослинами. Недоступні для засвоєння форми азоту можуть розкладатись з різною швидкістю, що залежить не лише від фізичного та хімічного складу ґрунту, а й від характеру рослинного покриву, активності мікроорганізмів, діяльність яких пов'язана з кліматичними умовами, зокрема сезонністю. Специфічні виділення рослин через кореневу систему інтенсивно впливають на процес розкладання, що забезпечує задоволення потреб рослин у азоті. Разом з тим наявність доступних форм азоту лімітує зростання багатьох видів.

З урахуванням цього фітоіндикаційним шкалам оцінювання вмісту азоту приділяють велику увагу. Проте, якщо Г. Елленберг та Д.М. Циганов роблять акцент на фітоіндикації доступних його форм, то Е. Ландольт і К. Зажицький — гумусі. Результати нашої роботи показали, що, незважаючи на відмінність між шкалами, на практиці ми отримуємо показники, які дуже корелюють між собою. Саме тому доцільно використовувати одну шкалу або ж продовжувати удосконалення баз даних, їх деталізування. Існуючі шкали включають 5 (за Е. Ландольтом, К. Зажицьким), 9 (за Г. Елленбергом, Д. Франком, С. Клотцом) та 11 груп (за Д.М. Цигановим, Я.П. Дідухом, П.Г. Плютою). Отже, ми за основу прийняли 11-бальну шкалу Циганова (1979), відповідно до якої, всі види поділено на 6 груп (табл. 2.18).

2.3. Біоіндикація педосфери

Т А Б Л И Ц Я 2.18. Екогрупи видів рослин відносно вмісту засвоєваних форм азоту в ґрунті (N_т)

Бал	Екогрупа	Широта екологічної амплітуди, бал			
		стенотопна	гемістенотопна	геміевритопна	евритопна
1	Анітрофіли	1, 2, 1–2, 1–3	—	—	—
3	Субанітрофіли	3, 4, 2–3, 3–4, 2–4, 3–5	1–4, 2–5, 1–5, 2–6	1–7, 1–6	—
5	Гемінітрофіли	5, 6, 4–5, 5–6, 4–6, 5–7	3–6, 4–7, 3–7, 4–8	2–8, 3–9, 1–8, 2–9, 2–7, 3–8	1–10, 1–11, 1–9, 2–10
7	Нітрофіли	7, 8, 6–7, 7–8, 6–8, 7–9	5–8, 6–9, 5–9, 6–10	4–10, 5–11, 3–10, 4–11, 4–9, 5–10	2–11, 3–11
9	Еунітрофіли	9, 8–9, 9–10, 8–10	7–10, 8–11, 7–11	6–11	—
11	Гіпернітрофіли	10, 11, 10–11, 9–11	—	—	—

Анітрофіли — зростають на дуже бідних безазотистих дистрофних ґрунтах, оліготрофних болотах, відслоненнях, відкладах корінних порід, піщаних наносах: молодильник озерний (*Isoetes lacustris*), айра витончена (*Aira elegans*), булавноносець сіруватий (*Corynephorus canescens*), аґалік-трава гірська (*Jasione montana*), плоскоплідник льонолистий (*Meniocus linifolius*), настінниця сербська (*Parietaria serbica*), гусимець кавказький (*Arabis caucasica*), п'ядич альпійський (*Diphasiastrum alpinum*), аспленій муровий (*Asplenium rutamuraria*), вайда прибережна (*Isatis littoralis*), катран морський (*Crambe maritima*), морська гірчиця чорноморська (*Cakile euxina*), колосняк чорноморський (*Leymus sabulosus*), пухівка піхвова (*Eriophorum vaginatum*), осока малоквіткова (*Carex pauciflora*), о. тонкокореневищна (*C. chordorrhiza*), о. багнова (*C. limosa*), кладонія оленяча (*Cladonia rangiferina*).

Субанітрофіли — зростають на слабозабезпечених мінеральним азотом оліготрофних ґрунтах, де органічні рештки швидко розкладаються, їх продукти вимиваються, і вміст мінеральних форм азоту становить 0,05–0,2 %: плаун булавовидний (*Lycopodium clavatum*), ситник трироздільний (*Juncus trifidus*), с. розчепірений (*J. squarrosus*), ожика колосиста (*Luzula spicata*), пісколюбочка мурова (*Psammophiliella muralis*), сон лучний (*Pulsatilla patens*), червець багаторічний (*Scleranthus perennis*), вуханка дніпровська (*Orites borysthonica*), реп'яшок яйцеподібний (*Ceratocephala testiculata*), каркас голий (*Celtis glabrata*), береза повисла (*Betula pendula*), сосна звичайна (*Pinus sylvestris*).

Гемінітрофіли — зростають на середньозабезпечених мінеральним азотом ґрунтах (0,2–0,3 %): тис ягідний (*Taxus baccata*), ялина європейська (*Picea abies*), дуб пухнастий (*Quercus pubescens*), д. черешатий (*Q. robur*), липа серцевидна (*Tilia cordata*), клен татарський (*Acer tataricum*), береза низька (*Betula nana*), барбарис звичайний (*Berberis vulgaris*), терен (*Prunus spinosa*), печіночниця звичайна (*Hepatica nobilis*), жовтець іллірійський (*Ranunculus illyricus*), копитняк європейський (*Asarum europaeum*), лілія лісова (*Lilium martagon*), любка зеленоквіткова (*Platanthera chlorantha*).

Нітрофіли — зростають на достатньо забезпечених мінеральним азотом ґрунтах (0,3—0,4 %): щитник чоловічий (*Dryopteris filix-mas*), безщитник жіночий (*Athyrium filix-femina*), купальниця європейська (*Trollius europaeus*), калюжниця болотна (*Caltha palustris*), вітеринка жовтецева (*Anemone ranunculoides*), жовтець повзучий (*Ranunculus repens*), ж. золотистий (*R. auricomus*), ж. язиколистий (*R. lingua*), рівноплідник рутвицелистий (*Isopyrum thalictroides*), рутвиця блискуча (*Thalictrum lucidum*), в'яз гладенький (*Ulmus glabra*), вільха сіра (*Alnus incana*), чина весняна (*Lathyrus vernus*).

Еунітрофіли — зростають на добре забезпечених мінеральним азотом ґрунтах (0,4—0,5 %): кінський часник черешковий (*Alliaria petiolata*), мальва непомітна (*Malva neglecta*), м'яточник бур'яновий (*Ballota ruderalis*), блекота чорна (*Hyoscyamus niger*), нетреба звичайна (*Xanthium strumarium*), будяк кучерявий (*Carduus crispus*), татарник звичайний (*Onopordon acanthium*), жовтозілля альпійське (*Senecio alpinus*), глуха кропива біла (*Lamium album*), чистотіл великий (*Chelidonium majus*), вільха клейка (*Alnus glutinosa*), ясен високий (*Fraxinus excelsior*), жовтець шерстистий (*Ranunculus lanuginosus*), ж. константинопольський (*R. constantinopolitanus*), ж. отруйний (*R. sceleratus*), ліщина (*Corylus avellana*), зубниця п'ятилиста (*Dentaria quinquefolia*), з. залозиста (*D. glandulosa*), петрів хрест лускатий (*Lathraea squamaria*), розрив-трава дрібноквіткова (*Impatiens parviflora*).

Гіпернітрофіли — зростають на надмірно забезпечених азотними сполуками ґрунтах (>0,5 %): кропива дводомна (*Urtica dioica*) (рис. 2.16, див. вклейку), к. жабрійолиста (*U. galeopsifolia*), к. жалка (*U. urens*), настінниця лікарська (*Parietaria officinalis*), щавель альпійський (*Rumex alpinus*), лобода сиза (*Chenopodium glaucum*), л. червона (*Ch. rubrum*), л. Доброго-Генріха (*Ch. bonus-henricus*), хміль звичайний (*Humulus lupulus*), розрив-трава звичайна (*Impatiens noli-tangere*), лопух справжній (*Arctium lappa*), гостриця лежача (*Asperugo procumbens*), собача кропива звичайна (*Leonurus cardiaca*), підмаренник чіпкий (*Galium aparine*), п. несправжній (*G. spurium*), череда поникла (*Bidens cernua*), ч. трироздільна (*B. tripartita*), азола папоротевидна (*Azolla filiculoides*), а. каролінська (*A. caroliniana*).

Приклади використання цих шкал наведено у підрозділах 3.2, 3.3, які стосуються питань територіального розподілу екоотопів та оцінювання їхньої стійкості.

2.3.4. Фітоіндикація типів лісу та едафічна сітка Воробйова—Погребняка

Одним із прикладів застосування методики фітоіндикації є створення едафічної сітки Воробйова—Погребняка, на якій ґрунтується широкий спектр лісотипологічних досліджень у різних напрямках (типологія лісів, лісова таксація, лісотипологічне районування тощо).

Науковим підґрунтям її створення є уявлення про типи лісу як сукупність ділянок, однорідних за своїми ознаками, складом деревних порід і за умовами їх існування. Різноманітність типів лісу відображають у вигляді координатної сітки, в якій вісь абсцис характеризує показники вологості, а вісь ординат — трофності (родючості) ґрунту. Така сітка є певним типом класифікації, у якій одиниці (типи) не підпорядковані одна одній, а є рівноцінними і незалежними (рис. 2.17).

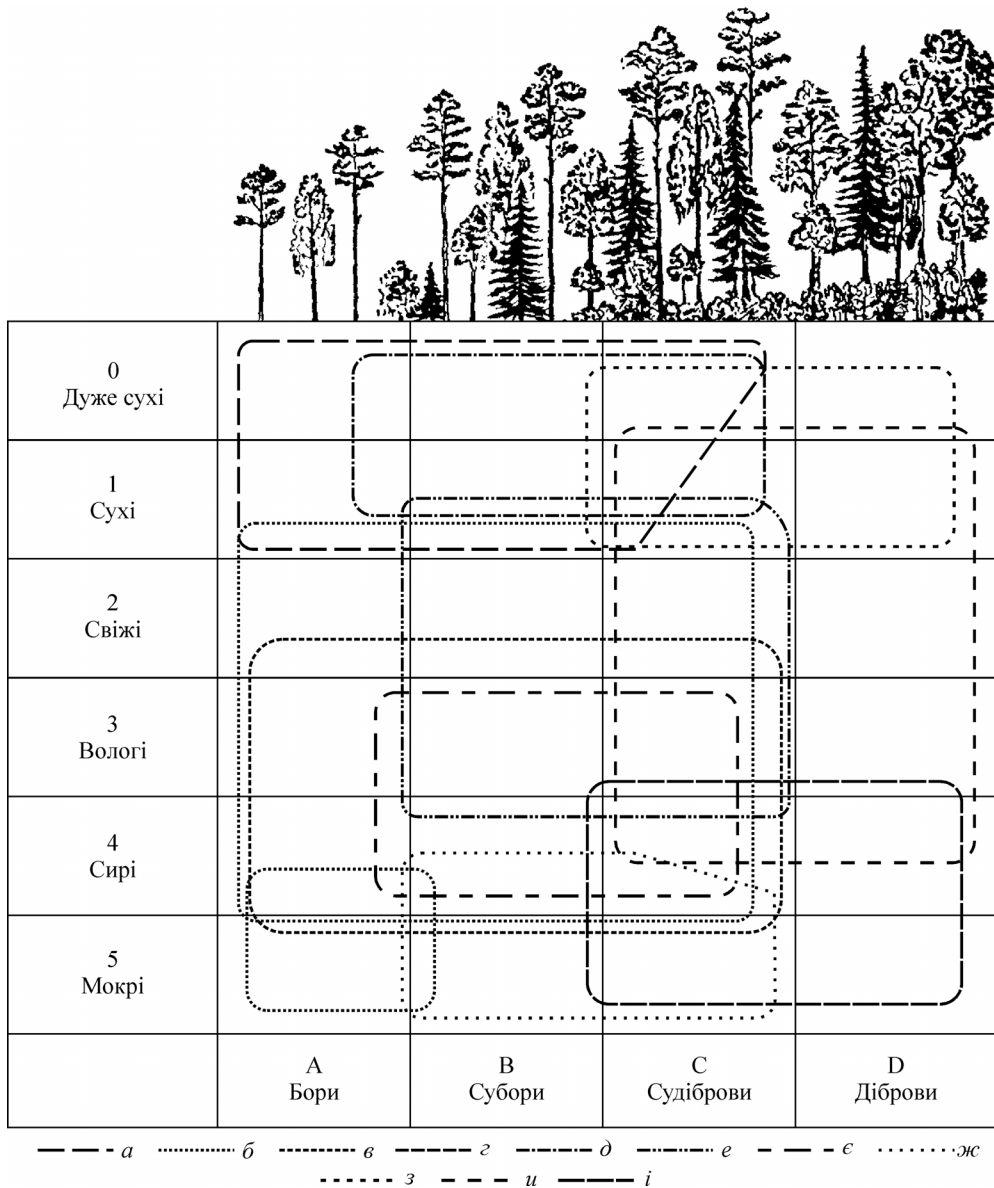


Рис. 2.17. Едафічна сітка лісів Воробйова—Погребняка

Рослини: а — сухих бідних ґрунтів (оленячий мох, ісландський мох, чебрець, щин пісковий, очиток, мучниця); б — свіжих бідних ґрунтів (брусниця, дікранум, леукобріум); в — вологих і сирих бідних ґрунтів (чорниця, молінія, зозулин льон, біловус); г — болотних бідних ґрунтів (журавлина, буяхи, багно, пухівка, осока пухнастоплодна, сфагнум); д — сухих ґрунтів середньої родючості (келерія, ковила, віничя, перстач піщаний, костриця, заяча капуста); е — свіжих ґрунтів середньої родючості (орляк, дрік красильний, ортилія однобока, грушанка круглолиста, дзвоники персиколісті, веснівка); є — вологих і сирих ґрунтів середньої родючості (вербозілля звичайне, перстач прямостоячий, щитник гребенястий); ж — болотних ґрунтів середньої родючості (образи болотні, вовче тіло болотне, бобівник трилистий, смовд болотна, куничник сірватий); з — сухих багатих ґрунтів (осока Мікелі, о. кореневищна, перлівка ряба, фіалка шершава, горобейник); и — свіжих і вологих багатих ґрунтів (копитняк, підлісник, зірочник, маренка, яглиця, медунка темна, щитник чоловічий); і — сирих і болотних багатих ґрунтів (безщитник жіночий, жовтець повзучий, гадючник оголений, розрив-трава, жовтяниця, калужниця)

Р о з д і л 2. Індикація стану екосистем та їх забруднення

Типи лісу мають відповідні назви, наприклад, А0 — дуже сухий бір, В2 — свіжий суббір, С3 — волога судіброва (сугрудок), D4 — сира діброва. На сітку наносять екологічні амплітуди окремих видів, або показники зміни бонітетів дерев від найвишого (I) до найнижчого (V) (рис. 2.17).

Відповідно до такого впорядкування лісниками П.С. Погребняком (1955) і його послідовниками було запропоновано рослини-індикатори типів лісу з кущів, трав, мохів і лишайників у кількості декількох сотень видів (табл. 2.19), що відображають показник вологості (гігротоп) і родючості (трофотоп) ґрунту.

Як видно з даних табл. 2.19, практично не існує індикаторів, характерних для одного типу лісу (вузьких стенотопів), а їх амплітуда найчастіше охоплює 2 класи вологості й 2 класи трофності. Значно менше видів характеризують 3—4 класи, і такі види втрачають індикаторну цінність. Такий тип позначення індикаторів належить до шкали порядків (трофність) і най-

Т А Б Л И Ц Я 2.19. Рослини-індикатори типів лісу

Вид	Показник	
	Родючість	Вологість
Анемона дібровна — <i>Anemone nemorosa</i>	(B), C, D	2, 3, 4
А. жовтецева — <i>A. ranunculoides</i>	(B), C, D	3, 4
Апозерис смердючий — <i>Aposeris foetida</i>	C, D	2, 3
Астранція велика — <i>Astrantia major</i>	C, D	3, 4
Багатоніжка звичайна — <i>Polypodium vulgare</i>	(B), C, D	2, 3
Багно звичайне — <i>Ledum palustre</i>	A, B	4, 5
Баранець звичайний — <i>Lycopodium selago</i>	B, C	3, 4
Барвінок малий — <i>Vinca minor</i>	(C), D	2, (3)
Бедринець ломикаменевий — <i>Pimpinella saxifraga</i>	B, C	1, 2
Безщитник жіночий — <i>Athyrium filix-femina</i>	C, D	3, 4
Беладонна звичайна — <i>Atropa belladonna</i>	C, D	3, 4
Бобівник трилистий — <i>Menyanthes trifoliata</i>	B, C	4, 5
Брусниця — <i>Rhodococcum vitis-idaea</i>	A, B, (C)	2, 3
Буквиця лікарська — <i>Betonica officinalis</i>	B, (C)	2, 3
Буяхи, лохина — <i>Vaccinium uliginosum</i>	A, B	3, 4, 5
Валеріана лікарська — <i>Valeriana officinalis</i>	C, D	3, 4
Вербозілля лучне — <i>Lysimachia nummularia</i>	(C), D	(3), 4, 5
Верес звичайний — <i>Calluna vulgaris</i>	A, B, (C)	(1), 2, 3, 4
Вероніка дібровна — <i>Veronica chamaedrys</i>	B	2
В. кропиволиста — <i>V. urticifolia</i>	C, D	2, 3
В. лікарська — <i>V. officinalis</i>	B	2, 3
Веснівка дволиста — <i>Majanthemum bifolium</i>	B, C, D	2, 3, 4
Вовче тіло болотне — <i>Comarum palustre</i>	B, (C), D	4, (5)
Вовчі ягоди звичайні — <i>Daphne mezereum</i>	C, D	2, 3, (4)
Водянка чорна — <i>Empetrum nigrum</i>	A, B	4, 5
Воронець колосистий — <i>Actea spicata</i>	(C), D	2, 3, (4)
Вороняче око звичайне — <i>Paris quadrifolia</i>	D	2, 3, (4)
Гвоздика дельтовидна — <i>Dianthus deltoides</i>	B, C	2, 3
Герань криваво-чорна — <i>Geranium sanguineum</i>	(B), C	1, 2, 3
Г. лісова — <i>G. sylvaticum</i>	C, D	2, 3

2.3. Біоіндикація педосфери

Продовження табл. 2.19

Вид	Показник	
	Родючість	Вологість
Г. Робертова — <i>G. robertianum</i>	C, D	2, 3, 4
Гірчак зміїний (ракові шийки) — <i>Polygonum bistorta</i>	B, C	(3), 4, 5
Глуха кропива біла — <i>Lamium album</i>	C, D	2, 3
Г. к. пурпурова — <i>L. purpureum</i>	C, D	2, 3
Горлянка повзуча — <i>Ajuga reptans</i>	C, D	2, 3, 4
Гравілат річковий — <i>Geum rivale</i>	C, D	(3), 4, 5
Г. міський — <i>G. urbanum</i>	C, D	(1), 2, (3)
Грушанка круглолиста — <i>Pirola rotundifolia</i>	B, C	2, 3
Грястиця збірна — <i>Dactylis glomerata</i>	C, D	1, 2
Деревій звичайний — <i>Achillea millefolium</i>	(A), B	1, 2
Дзвоники персиколісті — <i>Campanula persicifolia</i>	(B), C	1, 2, (3)
Дікран зморшкуватий війчастий — <i>Dicranum undulatum</i>	A, B, C	1, 2, 3, 4
Дрік красильний — <i>Genista tinctoria</i>	A, B	1, 2, 3
Дягель лікарський — <i>Archangelica officinalis</i>	C, D	(3), 4
Живокіст лікарський — <i>Symphytum officinale</i>	C, D	2, 3, (4)
Жовтець їдкий — <i>Ranunculus acris</i>	(B), C, D	(3), 4, 5
Ж. кашубський — <i>R. cassubicus</i>	C, D	3, 4
Ж. повзучий — <i>R. repens</i>	(C), D	(3), 4, 5
Жовтозілля дібровне — <i>Senecio nemorensis</i>	C, D	3, 4
Ж. Фукса — <i>S. fuchsii</i>	C, D	2, 3, 4
Жовтяниця черговоліста — <i>Chrysosplenium alternifolium</i>	C, D	(3), 4, 5
Журавлина болотна — <i>Oxycoccus palustris</i>	A, (B)	4, 5
Заяча капуста — <i>Sedum acre</i>	A, (B)	0, 1
Звіробій звичайний — <i>Hypericum perforatum</i>	A, B	1, 2
Зеленчук жовтий — <i>Galeobdolon luteum</i>	(C), D	2, 3, 4
Зіновать руська — <i>Chamaecytisus ruthenicus</i>	A, B, (C)	1, 2
Зірочник гайовий — <i>Stellaria nemorum</i>	(C), D	3, 4
З. ланцетоподібний — <i>S. holostea</i>	(C), D	2, 3
Зніт гірський — <i>Epilobium montanum</i>	C, D	3, (4)
Зозулин льон звичайний — <i>Polytrichum commune</i>	A, B	(3), 4, 5
З. л. ялівцеподібний — <i>P. juniperinum</i>	A, B	2, 3
Зозулинець плямистий — <i>Orchis maculata</i>	B, C, (D)	3, 4
Золотушник звичайний — <i>Solidago virgaurea</i>	A, B, C	1, 2, 3
Зубниця залозиста — <i>Dentaria glandulosa</i>	C, D	2, 3
Калерія сиза — <i>Koeleria glauca</i>	A, B	0, 1, (2)
Калюжниця болотна — <i>Caltha palustris</i>	C, D	4, (5)
Кардаміна польова — <i>Cardamine pratensis</i>	C, D	4
Квасениця звичайна — <i>Oxalis acetosella</i>	(B), C, D	3, 4
Конвалія звичайна — <i>Convallaria majalis</i>	B, C, D	1, 2, 3
Копитняк європейський — <i>Asarum europaeum</i>	(C), D	1, 2, 3
Королиця звичайна — <i>Leucanthemum vulgare</i>	B, C	1, 2
Костриця овеча — <i>Festuca ovina</i>	A, B	1, 2
Костяниця — <i>Rubus saxatilis</i>	B, C	(1), 2, 3
Котячі лапки дводомні — <i>Antennaria dioica</i>	A, B, (C)	1, 2
Кремена біла — <i>Petasites albus</i>	C, D	3, 4
Кропива дводомна — <i>Urtica dioica</i>	B, (C), D	2, 3, 4
Купина кільчаста — <i>Polygonatum verticillatum</i>	C, D	2, 3, (4)
К. лікарська — <i>P. officinale</i>	B	1, 2, 3
Куничник наземний — <i>Calamagrostis epigeios</i>	A, B, C	1, 2, (3)
Левкобрій сизий — <i>Leucobrium glaucum</i>	A, B	1, 2

Р о з д і л 2. Індикація стану екосистем та їх забруднення

Продовження табл. 2.19

Вид	Показник	
	Родючість	Вологість
Лігустик мутеліновий — <i>Ligusticum mutellina</i>	C, D	3, 4
Лілія лісова (кучерява) — <i>Lilium martagon</i>	B, (C)	2, 3
Ломикамінь зернистий — <i>Saxifraga granulata</i>	B, C	1, 2, 3
Лунарія оживаюча — <i>Lunaria rediviva</i>	(C), D	2, 3
Любка дволиста — <i>Platanthera bifolia</i>	(B), C	3, 4
Материнка звичайна — <i>Origanum vulgare</i>	(B), C	2, 3
Медунка темна — <i>Pulmonaria obscura</i>	C, D	1, 2
Мицеліс стінний — <i>Mycelis muralis</i>	C, D	2, 3, (4)
Молінія голуба — <i>Molinia caerulea</i>	A, B	2, 3
Молочай кипарисоподібний — <i>Euphorbia cyparissias</i>	B, C	3, 4
М. мигдалеподібний — <i>E. amygdaloides</i>	C, D	1, 2
Наперстянка великоцвітна — <i>Digitalis grandiflora</i>	C, D	2, 3
Незабудка болотна — <i>Myosotis palustris</i>	C, D	(1), 2, 3
Н. лісова — <i>M. sylvatica</i>	C, D	(3), 4, 5
Нечуйвітер волохатий — <i>Hieracium pilosella</i>	A, B	3, (4)
Н. латукподібний — <i>H. prenanthoides</i>	C, (D)	1, 2
Н. чорнуватий — <i>H. subnigrescens</i>	D, C	(2), 3
Одинарник європейський — <i>Trientalis europaea</i>	A, B	2, 3
Ожика волосиста — <i>Lusula pilosa</i>	A, B	2, 3, (4)
Оленячий мох — <i>Cladonia rangiferina</i>	A, B	2, 3
Орляк звичайний — <i>Pteridium aquilinum</i>	B, C	1, 2
Осока багнова — <i>Carex limosa</i>	A, B	2, 3, 4
О. волосиста — <i>C. pilosa</i>	C, D	(3), 4, 5
Очиток їдкий — <i>Sedum acre</i>	A, (B)	(1), 2, 3
Паслін солодко-гіркий — <i>Solanum dulcamara</i>	(C), D	1, (2)
Пахуча трава звичайна — <i>Anthoxanthum odoratum</i>	B	4, (5)
Первоцвіт лікарський — <i>Primula officinalis</i>	B, C	2, 3
Переліска багаторічна — <i>Mercurialis perennis</i>	(C), D	2, 3
Перестріч гайовий — <i>Melampyrum nemorosum</i>	B, (C)	2, 3
Перстач білий — <i>Potentilla alba</i>	B, (C)	2, 3
П. прямостоячий — <i>P. erecta</i>	B, (C)	(1), 2, 3
Печіночниця звичайна — <i>Hepatica nobilis</i>	(C), D	(2), 3, 4
Підбіл, мати-й-мачуха — <i>Tussilago farfara</i>	C, D	2, 3
Підбілик альпійський — <i>Homogone alpina</i>	B, C	3, 4, 5
Підлісник європейський — <i>Sanicula europaea</i>	(C), D	2, 3, (4)
Підмаренник весняний — <i>Cruciata glabra</i>	(B), C	2, 3
П. запашний — <i>G. odoratum</i>	C, D	1, 2, (3)
П. м'який — <i>G. mollugo</i>	B, C	2, 3
П. середній — <i>G. intermedium</i>	B, C	1, 2, (3)
Піжма, дика горобина — <i>Tanacetum vulgare</i>	B, C	(1), 2
Плаун булавоподібний — <i>Lycopodium clavatum</i>	A, B	(1), 2, 3
П. річний — <i>L. annotinum</i>	B, (C)	(2), 3, 4
Плеврозій Шребера — <i>Pleurozium schreberi</i>	A, B, (C)	2, 3, 4
Плющ звичайний — <i>Hedera helix</i>	(C), D	2, 3, (4)
Подорожник звичайний — <i>Plantago major</i>	B, C	2, 3, (4)
П. ланцетолистий — <i>P. lanceolata</i>	A, B	(1), 2
Полин гіркий — <i>Artemisia absinthium</i>	A, B	1, 2
Пренант пурпуровий — <i>Prenantes purpurea</i>	C, D	2
Приворотень гірський — <i>Alchemilla monticola</i>	B, C	1, 2, (3)
Просянка розлога — <i>Millium effusum</i>	(C), D	2, 3, (4)

2.3. Біоіндикація педосфери

Закінчення табл. 2.19

Вид	Показник	
	Родючість	Вологість
Пухівка піхвова — <i>Eriophorum vaginatum</i>	A, B	4, 5
Ранник вузлуватий — <i>Scrophularia nodosa</i>	(C), D	(3), 4
Рамішія однобока, ортілія — <i>Ramischia secunda</i>	B, C	2, 3
Розрив-трава звичайна — <i>Impatiens noli-tangere</i>	C, D	3, 4, 5
Розхідник звичайний — <i>Glechoma hederacea</i>	(C), D	3, 4
Р. пурпуровий — <i>G. purpurea</i>	(C), D	2, 3
Росичка круглolistа — <i>Drosera rotundifolia</i>	A, B	2, 3, 4, 5
Ряст ущільнений — <i>Corydalis solida</i>	B, C	2, 3, 4
Свербіжниця польова — <i>Knautia arvensis</i>	B, (C)	2, 3
Синяк звичайний — <i>Echium vulgare</i>	B, C	1, 2
Сольданела гірська — <i>Soldanella montana</i>	C, D	1, 2
Сон-трава лучна — <i>Pulsatilla pratensis</i>	A, B	1, 2
Стрептопус листообгортний — <i>Streptopus amplexifolius</i>	C, D	1, 2
Сугайник австрійський — <i>Doronicum austriacum</i>	C, D	3, (4)
Суниці лісові — <i>Fragaria vesca</i>	B, (C)	1, 2, (3)
Суховершки звичайні — <i>Prunella vulgaris</i>	B, C	1, 2, (3)
Сфагнум середній — <i>Sphagnum medium</i>	A, B, (C)	(3), 4, 5
Таволга в'язолиста — <i>Filipendula ulmaria</i>	(C), D	4, 5
Таволжник звичайний — <i>Aruncus vulgaris</i>	C, D	(3), 4, 5
Тирлич ваточникоподібний — <i>Gentiana asclepiadea</i>	(B), C, D	2, 3, 4
Фіалка запашна — <i>Viola odorata</i>	C, D	1, 2, 3
Ф. триколірна — <i>V. tricolor</i>	(C), D	1, 2, 3
Хвощ болотний — <i>Equisetum palustre</i>	(C), D	2, 3, 4, 5
Х. лісовий — <i>E. sylvaticum</i>	(B), C, D	3, 4, 5
Цірцея альпійська — <i>Circaea alpina</i>	C, D	(3), 4, 5
Ц. звичайна — <i>C. lutetiana</i>	C, D	(2), 3, 4
Цмин пісковий — <i>Helichrysum arenarium</i>	A, B	1, 2
Чебрець звичайний — <i>Thymus serpyllum</i>	A, B	3, 4
Чемериця Лобелієва — <i>Veratrum lobelianum</i>	B, C	1, 2
Чина весняна — <i>Lathyrus vernus</i>	C, D	2, 3, 4
Чистець лісовий — <i>Stachys sylvatica</i>	(C), D	2, 3
Чистотіл великий — <i>Chelidonium majus</i>	C, D	2, 3, (4)
Чорниця — <i>Vaccinium myrtillus</i>	A, B	3, 4
Шавлія залозиста — <i>Salvia glutinosa</i>	B, C	2, 3
Щитник буковий — <i>Dryopteris phegopteris</i>	C, D	2, 3, (4)
Щ. Ліннея — <i>D. linneana</i>	C, D	3, 4
Щ. остистий — <i>D. spinulosa</i>	(B), C, D	3, 4
Щ. чоловічий — <i>D. filix-mas</i>	(C), D	2, 3, 4
Яглиця звичайна — <i>Aegopodium podagraria</i>	(C), D	2, 3, 4

П р и м і т к а. Дужками позначено умови, у яких вид частково трапляється.

менувань (вологість), й у такому поєднанні літер та цифр математичних операцій здійснювати не можна.

П.С. Погребняк та його послідовники використовували індикатори для проведення порівняльних аналізів і підтвердження певних висновків. Як приклад можна навести таблицю індикаторного спектра трофності (родючості) ґрунтів свіжого бору (A2), субору (B2) та судіброви (C2) Пинязевицького лісництва Малинського лісгоспу Житомирської обл.

Р о з д і л 2. Індикація стану екосистем та їх забруднення

(табл. 2.20), що відображає ступінь збільшення родючості ґрунтів за однакової їх вологості.

Видно (табл. 2.20), що від типу лісу А2 до В2 та С2 спостерігається зменшення ролі оліготрофів, натомість — наростання спочатку мезотрофів, а потім мегатрофів.

Інший приклад (табл. 2.21) ілюструє зміну ґрунту з огляду тривалості росту лісу, в зв'язку з чим він переходить від чорноземного, у якому граб участі не бере, до опідзоленого. Дослідження проведено П.С. Погребняком (1949) на високородючих місцезростаннях (D) Чорного лісу (Знам'янський р-н, Кіровоградська обл.).

Як свідчать результати порівняння індикаторних видів, ділянки 1, 2 і частково 6 характеризуються багатим на азот ґрунтом (нітрофільні умови) (D^e), а ділянки 4, 5 — бідніші (D). За показниками гігротопу ділянки 1, 4 —

Т А Б Л И Ц Я 2.20. Індикаторний спектр трофності й вологості місцезростань Пинязевицького лісництва (за П.С. Погребняком, 1951)

Вид	Ділянка 1 А2	Ділянка 2 В2	Ділянка 3 С2
Трофність			
Верес звичайний — <i>Calluna vulgaris</i>	1	—	—
Зимолобка зонтична — <i>Chimaphilla umbellata</i>	0	—	—
Плеурозій Шребера — <i>Pleurozium schreberi</i>	5	2	—
Дикран — <i>Dicranum polysetum</i>	5	0	—
Брусниця — <i>Vaccinium vitis-idaea</i>	3	2	0
Чорниця — <i>V. myrtillus</i>	(0)	(0)	1
Смодь гірська — <i>Peucedanum oreoselinum</i>	2	1	0
Ортілія однобока — <i>Orthilia secunda</i>	0	—	0
Сосна звичайна — <i>Pinus sylvestris</i>	II	1	I
Зіновать регенсбурська — <i>Chamaecytisus ratisbonensis</i>	1	1	—
Дрік красильний — <i>Genista tinctoria</i>	0	1	0
Золотушник звичайний — <i>Solidago virgaurea</i>	0	1	0
Костяниця — <i>Rubus saxatilis</i>	—	1	1
Герань криваво-червона — <i>Geranium sanguineum</i>	—	1	—
Конвалія звичайна — <i>Convallaria majalis</i>	—	1	0
Орляк звичайний — <i>Pteridium aquilinum</i>	—	2	1
Буквиця лікарська — <i>Betonica officinalis</i>	—	2	0
Конюшина лучна — <i>Trifolium pratense</i>	—	1	—
Медунка вузьколиста — <i>Pulmonaria angustifolia</i>	—	1	—
Ожика волосиста — <i>Luzula pilosa</i>	—	0	0
Горлянка повзуча — <i>Ajuga reptans</i>	—	0	0
Веснівка дволиста — <i>Majanthemum bifolium</i>	—	0	2
Дуб черешчатий — <i>Quercus robur</i>	(0)	III	II
Ліщина звичайна — <i>Corylus avellana</i>	—	(0)	3
Граб звичайний — <i>Carpinus betulus</i>	—	—	IV
Клен гостролистий — <i>Acer platanoides</i>	—	—	IV
Липа серцевидна — <i>Tilia cordata</i>	—	—	(IV)
Зірочник ланцетоподібний — <i>Stellaria holostea</i>	—	—	4
Зеленчук жовтий — <i>Galeobdolon luteum</i>	—	—	1
Копитняк європейський — <i>Asarum europeum</i>	—	—	0
Фіалка дивна — <i>Viola mirabilis</i>	—	—	0

2.3. Біоіндикація педосфери

Закінчення табл. 2.20

Вид	Ділянка 1 А2	Ділянка 2 В2	Ділянка 3 С2
Вологість			
Котячі лапки дводомні — <i>Antennaria dioica</i>	0	—	—
Купина пахуча — <i>Polygonatum odoratum</i>	0	—	—
Ожика бліда — <i>Luzula pallescens</i>	0	—	—
Дивина борошніста — <i>Verbascum lychnitis</i>	0	—	—
Сон розлогий — <i>Pulsatilla patens</i>	2	—	—
Куничник наземний — <i>Calamagrostis epigeios</i>	0	1	—
Суниці лісові — <i>Fragaria vesca</i>	0	1	—
Плеурозій Шребера — <i>Pleurozium schreberi</i>	5	2	—
Дикран — <i>Dicranum polysetum</i>	5	0	—
Брусниця — <i>Vaccinium vitis-idaea</i>	3	2	0
Веснівка дволиста — <i>Majanthemum bifolium</i>	—	0	2
Осока пальчаста — <i>Carex digitata</i>	—	0	1
Ожика волосиста — <i>Luzula pilosa</i>	—	0	1
Горлянка повзуча — <i>Ajuga reptans</i>	—	0	0
Чорниця — <i>Vaccinium myrtillus</i>	(0)	(0)	1

П р и м і т к а. Римськими цифрами позначено бонітет деревних порід, арабськими — ступінь поширення, в дужках — спорадичність трапляння.

Т А Б Л И Ц Я 2.21. Поширення і рясність найважливіших індикаторних видів трав'яного покриву в дібровах Чорного лісу (за П.С. Погребняком, 1949)

Вид	Кв. 177		Кв. 161	Кв. 8	Кв. 163	Кв. 198
	Велика галлявина на чорноземі (плато)	Ліс на чорноземі (плато)	Ліс на темно-сірому суглинку (плато)	Ліс на сірому лісовому суглинку (плато)	Ліс на ясно-сірому лісовому суглинку	Ліс на підзолі (тальвег балки)
	Ділянка 1	Ділянка 2	Ділянка 3	Ділянка 4	Ділянка 5	Ділянка 6
Різак звичайний — <i>Falcaria vulgaris</i>	0—5	—	—	—	—	—
Осока Мікелі — <i>Carex michelii</i>	—	—	—	0	—	—
Перлівка ряба — <i>Melica picta</i>	—	—	—	0	—	—
Осока розірвана — <i>Carex divulsa</i>	—	—	—	0	—	—
Грястиця збірна — <i>Dactylis glomerata</i>	—	—	—	1	—	—
Фіалка шорстка — <i>Viola hirta</i>	0	0	—	0	—	—
Осока волосиста — <i>Carex pilosa</i>	—	—	—	5	5	1
Зірочник ланцетоподібний — <i>Stellaria holostea</i>	—	0	4	1	1	1—2
Чина весняна — <i>Lathyrus vernus</i>	—	—	—	0	0	—
Копитняк європейський — <i>Asarum europaeum</i>	—	1—2	1	—	1	1

Р о з д і л 2. Індикація стану екосистем та їх забруднення

Закінчення табл. 2.21

Вид	Кв. 177		Кв. 161	Кв. 8	Кв. 163	Кв. 198
	Велика га- лявина на чорноземі (плато)	Ліс на чорноземі (плато)	Ліс на тем- но-сірому суглинку (плато)	Ліс на сіро- му лісовому суглинку (плато)	Ліс на яс- но-сірому лісовому суглинку	Ліс на підзолі (тальвег балки)
	Ділянка 1	Ділянка 2	Ділянка 3	Ділянка 4	Ділянка 5	Ділянка 6
Підмаренник запаш- ний — <i>Galium odoratum</i>	—	—	—	0	2	1
Шоломниця висока — <i>Scutellaria altissima</i>	—	1—2	1—2	—	0—1	2
Фіалка Рейхенбаха — <i>Viola reichenba-chiana</i>	—	—	—	—	1	1
Ф. дивна — <i>V. mirabilis</i>	—	0	0	0	0	0
Переліска багаторіч- на — <i>Mercurialis perennis</i>	—	2	1	0	1—3	0
Купина багатоквіткова — <i>Polygonatum multiflorum</i>	—	0	0	0	0	1
Костриця велетенсь- ка — <i>Festuca gigantea</i>	—	—	—	—	1	0
Просянка розлога — <i>Millium effusum</i>	—	—	0	—	0	0
Герань Робертова — <i>Geranium robertianum</i>	—	2	—	—	—	0—1
Омфалодес завитий — <i>Omphalodes scorpioides</i>	—	2	1	—	0	1—2
Буги́ла лісова — <i>Anthriscus sylvestris</i>	—	3—4	2	—	—	0—1
Гравілат міський — <i>Geum urbanum</i>	—	1—2	—	—	1	1—2
Буги́ла пузирникова — <i>Anthriscus caucalis</i>	—	1	—	—	—	—
Бруслина європейсь- ка — <i>Eionymus europaeus</i>	—	3—4	1	—	—	0
Кропива дводомна — <i>Urtica dioica</i>	—	2—5	1	—	—	0—5
Яглиця звичайна — <i>Aegopodium podagraria</i>	—	0	2	—	1	2—3
Медунка темна — <i>Pulmonaria obscura</i>	—	—	2	0	1	1
Чистець лісовий — <i>Stachys sylvatica</i>	—	—	—	—	—	1—2
Жовтець кашубський — <i>Ranunculus cassubicus</i>	—	—	—	—	—	1
Вербозілля лучне — <i>Lysimachia nummularia</i>	—	—	—	—	—	1
Гірчак перцевий — <i>Polygonum hydropiper</i>	—	—	—	—	—	0
Гадючник в'язовий — <i>Filipendula ulmaria</i>	—	—	—	—	—	0
Тип лісу	D°1—2	D°1—2	D2	D1	D1—2	D(°)3

П р и м і т к а. Цифрами позначено ступінь поширення видів за Г.М. Висоцьким.

2.3. Біоіндикація педосфери

сухі, 2, 3, 5 — свіжі, а 6 — волога. За різко відмінного зволоження гігروتопів спостерігається зміна їх трофності, з чого П.С. Погребняк зробив висновок про те, що під впливом лісу відбувається «деградація» чорнозему, посилюються процеси опідзолення.

Із використанням індикаторних видів виділяють типи лісових культур, розробляють рубки догляду, вибирають системи головної рубки, вирішують питання відновлення культур, визначають вік зрілості, впроваджують нові цінні породи тощо, тобто такий підхід широко застосовують у практиці.

2.3.5. Діагностика ґрунтів на основі альгологічних даних

Вплив антропогенного фактора призводить до суттєвої зміни як фізичних, так і хімічних характеристик ґрунтів. Під дією транспорту чи рекреації ґрунт ущільнюється, а в результаті оранки, розробки родовищ корисних копалин навіть перемішуються окремі шари. Хімічного забруднення ґрунт зазнає через потрапляння надмірної кількості важких металів, різних хімічних сполук, пестицидів. Багато хімічних сполук перебувають як в мінеральних формах, що доступні для засвоєння рослин, так і в органічних, які є недоступними.

Індикаторами структури, типу ґрунту, ступеня його забруднення є комплекси мікроорганізмів. Детальне вивчення різноманітних груп ґрунтових організмів показало, що вони тісно пов'язані з відповідними типами ґрунтів і чутливо реагують на їх зміни, які відбуваються внаслідок дії як природних, так і антропогенних чинників. За останні десятиліття отримано переконливі докази щодо наявності зв'язків між різними типами ґрунтів і складом, кількісним співвідношенням певних груп ґрунтової фауни та мікроорганізмів, зокрема угруповань водоростей у різних типах ґрунтів (Голлербах, Штина, 1969; Штина, Голлербах, 1976), а також характером забруднення ґрунтів.

Водорості є зручними об'єктами, за якими можна судити про процеси, що відбуваються у ґрунті (Кабилов, 1993; Мальцева, 2009). Це можливо завдяки таким їх особливостям:

1. Широке і швидке поширення у біосфері. Більшість із них за життєвою стратегією належить до експлерентів, які швидко захоплюють вільний простір через здатність до інтенсивного розмноження і трапляються в усіх типах екосистем. Вони є першопоселенцями безжиттєвих субстратів: скельних поверхонь, промислових відвалів, територій, що зазнали впливу катастрофічних явищ, таких, як виверження вулканів, атомні вибухи, пожежі та ін. (Штина, Голлербах, 1976).

2. Важлива роль у забезпеченні функціонування екосистем. На поверхні суходолу та у товщі ґрунту вони формують практично «альгокілим», який забезпечує легкий пошук індикаторів. Водорості суттєво впливають на фізико-хімічні властивості ґрунтів, вони є не лише джерелом живлення для гетеротрофних організмів, а й детермінантами альгоконсорцій, створюють первинну продукцію, вступають у складні трансбіотичні взаємовідносини з вищими рослинами. Синьозелені водорості здатні до азотфіксації. За де-

якими даними, у ґрунтах помірної зони у процесі азотфіксації відбувається накопичення азоту від 2 до 51 кг/га (Панкратова, 1979). У пустелях і техногенних відвалах мікроскопічні водорості є єдиними представниками автотрофного блоку піонерних ценозів, що формують субстрат для подальших сукцесійних стадій (Новичкова-Іванова, 1980).

3. Подібна до вищих рослин фізіологія, завдяки чому результати, отримані під час їх дослідження, можна екстраполювати і на вищі рослини.

4. Чутливість як до різного типу антропогенного забруднення, так і до зміни показників природних факторів, процесів (як надлишкового, так і недостатнього зволоження, засолення), що відбуваються у ґрунті внаслідок підвищення чи зниження рівня підґрунтових вод.

5. Швидка реакція на зміни екологічної ситуації через невелику тривалість життя. Завдяки цьому можна простежити дію чинника на кілька поколінь та оцінити наслідки, що дає можливість застосовувати ці організми для експрес-аналізу.

6. Добрий ріст у лабораторних умовах на штучних середовищах, що дуже зручно для роботи. Можливість швидкої ідентифікації до виду забезпечує умови для порівняння даних, отриманих у різних регіонах (Мальцева, 2009).

У зв'язку з цим використання водоростей для діагностичних досліджень генезису ґрунтів, їх сучасного і прогнозованого стану, забруднень та динаміки у конкретних екосистемах є на сьогодні одним із пріоритетних напрямів екологічних досліджень.

Біоіндикацію ґрунтів із застосуванням водоростей проводять на різних рівнях: організмовому, популяційному, ценотичному (Каби́ров, 1995; Шти́на и др., 1998). *Організмовий рівень* передбачає оцінку на рівні окремої особини чи її складових, зокрема, використання як індикаторних ознак тих порушень, які відбуваються у клітині під впливом фізичних і хімічних чинників. Найчастіше спостерігають зміни морфологічного характеру за наявності у середовищі токсикантів: потовщення слизових чохла́в навколо клітин, збільшення розмірів або, навпаки, їх мінімізація. Трапляються випадки аномального збільшення розмірів клітин у зв'язку із забрудненням нафтою, а також мінімізація розмірів клітин через високий вміст поверхнево-активних речовин. Основна складність застосування альгоіндикації у цьому разі полягає в пошуку та реєструванні таких змін безпосередньо у природних умовах, що потребує значних зусиль і обробки великої кількості даних (Мальцева, 2009).

Популяційний рівень передбачає використання для індикації таких характеристик популяцій водоростей, як зміна чисельності, біомаси, вікового складу, співвідношення живих і відмерлих клітин тощо. У ґрунтовій альгології накопичено достатньо матеріалів для застосування їх у альгоіндикації (Шти́на, Голлербах, 1976; Шти́на, 1990; Каби́ров, 1995).

Дослідженнями К.А. Некрасової та О.А. Бусигіної (1992) доведено можливість використання для альгоіндикації стану ґрунту чисельності водоростей за систематичними групами і життєвими формами. Облік водоростей при цьому проводять прямим методом — мікроскопіюванням ґрунтової суспензії одночасно з ідентифікацією основних видів. Встановлено діагностичну можливість групового аналізу «функціонально-структурних» груп во-

2.3. Біоіндикація педосфери

доростей у плівках «цвітіння», яке ініціюють у культурах із досліджуваним ґрунтом на основі визначення чисельності та біомаси окремих груп водоростей.

Ценотичний рівень є найперспективнішим, оскільки пов'язаний з аналізом змін складу, структури й функціонування природних альгоугруповань у різних за генезисом і станом ґрунтах, а також за їх зміни внаслідок дії антропогенного впливу. Такий аналіз знаменує собою синфітоіндикаційний підхід в альгології. Основними критеріями, які характеризують угруповання водоростей, вважають: видовий склад, домінуючі та субдомінуючі види, спектр життєвих форм¹ (Штина і др., 1981а), частоту знаходження (трапляння) окремих видів або груп водоростей, специфічні види чи їх групи. Менше значення для біоіндикації мають кількісні показники, чисельність і біомаса водоростей, які суттєво змінюються у різних ґрунтах у зв'язку із сезонними чинниками й способами використання ґрунтів. Застосування ценотичного підходу може ґрунтуватись як на аналізі повного видового складу альгоугруповань, так і видового складу найпоширеніших відділів водоростей зелених (Chlorophyta), жовтозелених (Xanthophyta), синьозелених (Cyanophyta), діатомових (Bacillariophyta). У процесі використання цього підходу аналізують видовий склад на рівні порядків або застосовують для аналізу лише декілька індикаторних видів. Ці прийоми значно скорочують час, необхідний для проведення аналізу, але частина інформації втрачається і можливість використання таких даних зменшується (Мальцева, 2009).

Під час альгоіндикаційних досліджень керуються такими принципами: індикаційні види мають легко ідентифікуватись, бути чутливими до дії відповідного фактора; комплекс індикаторів мусить включати представників чотирьох основних відділів (Chlorophyta, Bacillariophyta, Xanthophyta та Cyanophyta), бажано, щоб це були широко поширені та домінуючі види, зміна яких свідчить про докорінну перебудову альгоценозів (Кабиров, 1993).

Ґрунтові водорості є добрим індикатором родючості, типу та вологості ґрунтів. Специфіка альгоіндикації порівняно із фітоіндикацією ґрунту полягає саме у тому, що через коротку тривалість онтогенезу цей метод чітко відображує сезонні зміни вологості ґрунту і пов'язані з нею показники (ступінь аерації, температурний режим, концентрацію солей, їх розчинність, мінералізацію сполук азоту тощо). Ґрунтові водорості є показниками

¹ Класифікація життєвих форм водоростей (Штина, 1980): *Ch* — одноклітинні й колоніальні зелені, жовтозелені убівісти, що розвиваються у шарах ґрунту та на поверхні; *C* — одноклітинні, колоніальні або нитчасті форми, вимогливіші до вологи, здатні утворювати слиз; *X* — одноклітинні жовтозелені та деякі зелені, нестійкі до засухи й екстремальних температур; *CF* — азотфіксувальні синьозелені; *B* — діатомові рухливі клітини, що живуть у поверхневих шарах ґрунту і солевитривалі, але нестійкі до висихання; *P* — ниткоподібні синьозелені, ксерофіти, не утворюють слиз; *M* — синьозелені нитчасті, утворюють слиз, відрізняються посухо- та теплостійкістю; *H* — ниткоподібні зелені й жовтозелені нестійкі до термо- та ксеротичних умов; *NF* — світловитривалі посухостійкі види роду *Nostoc*, які утворюють наземні таломі; *V* — ниткоподібні, що формують повстятноподібні нальоти на поверхні ґрунту (*Vaucheria*).

як фізичних, так і хімічних властивостей ґрунту: водного режиму, гранулометричного складу, активної реакції ґрунтового розчину, елементів живлення рослин, зокрема азотних сполук, а також їх забруднення пестицидами та іншими сполуками, які викликають токсичність ґрунтів і характеризують придатність для росту рослин, що висвітлено у публікації І.А. Мальцевої (2009).

Коливання вологості є одним із чинників сезонних, флуктуаційних змін, інтенсивності росту, чисельності й біомаси водоростей, формування альгогруповань певного складу. Т.І. Алексахіна й Е.А. Штина (1984) здійснили пошук достовірних кореляцій між показниками вологості ґрунту і такими характеристиками угруповань водоростей, як кількість видів і чисельність. Кількість видів водоростей є доволі постійною ознакою альгогруповання, і здебільшого достовірної кореляції із сезонними змінами вологості не спостерігається. Виявилось, що коефіцієнт кореляції кількості клітин і вологості ґрунту під час їх сезонних змін коливається у межах 0,76—0,98, тобто між цими показниками існує майже прямолінійна залежність.

Гранулометричний склад ґрунту має переважно побічний вплив на розвиток водоростей через водний режим ґрунтів. Відомо, що з переходом від легких ґрунтів до важких кількість видів і чисельність водоростей збільшується. У легких ґрунтах глибина їх проникнення більша, ніж у важких (Голлербах, Штина, 1969).

Угруповання водоростей значною мірою залежать від реакції ґрунтового розчину. Так, у лужних ґрунтах переважають синьозелені водорості з родів *Nostoc*, *Anabaena*, *Tolypothrix*, у кислих — одноклітинні зелені з родів *Bracteacoccus*, *Myrmecea*, *Stichococcus*, *Mesotaenium*, *Pseudococcomyxa*. Видове різноманіття водоростей досягає максимуму за рН 6,0. Загалом стенотопних видів, які приурочені до певних значень рН, більше, ніж евритопних, що існують за широкої амплітуди кислотності ґрунтів (Штина и др., 1998).

Водорості є добрими індикаторами засолення ґрунтів. Ґрунти з високою концентрацією солей характеризуються розвитком галофільних синьозелених і діатомових водоростей (Штина, Голлербах, 1976; Garcia-Pichel Ferran et al., 1998; Henk, Zosgornik, 2000). Навіть якщо концентрація солей у ґрунті сягає 21 %, синьозелені водорості характеризуються значною різноманітністю, високими показниками чисельності й біомаси (Приходькова, 1992). А за нижчих показників вмісту солей (7—10 %) І.А. Мальцева (2000) виявила не лише значне різноманіття синьозелених, а й діатомових водоростей у ґрунті. Під час утворення сольової кірки на поверхні ґрунту водорості різноманітніші у горизонті 1—5 см, тоді як поверхневий горизонт (0—1 см) позбавлений водоростей.

Крім загальної концентрації солей на водорості також впливають доступні для рослин елементи живлення (Штина, Голлербах, 1976; Scanlan, 2001). Водорості хоча й живуть на бідних оліготрофних ґрунтах, проте встановлено, що вони швидко реагують на внесення мінеральних добрив, змінюючи насамперед показники чисельності (Голлербах, Штина, 1969). Внесення органічних добрив стимулює розвиток водоростей не відразу, а після певного періоду (до кількох місяців), коли процеси мінералізації до-

2.3. Біоіндикація педосфери

сягають відповідного ступеня та інтенсивності. Пересичення ґрунту доступним азотом гальмує розвиток азотфіксувальних синьозелених водоростей, а загальне перевантаження добривами може привести до токсичного ефекту. Деякі групи водоростей чутливі до забезпеченості ґрунту окремими елементами, що обмежує або, навпаки, сприяє включенню в альоугруповання цих видів. Наприклад, на розвиток синьозелених і діатомових водоростей сприятливо впливає достатня забезпеченість субстрату кальцієм, азотом, силіцієм (Алексашина, Штина, 1984).

Проведені альгологами дослідження показали, що для кожної ґрунтово-кліматичної зони й кожного типу рослинності характерні специфічні ценози водоростей з певним складом (Штина, Голлербах, 1976; Костиков, 1991; Грицан, 2000). У географічному аспекті в альоугрупованнях змінюється не лише співвідношення між окремими відділами водоростей, а й між систематичними одиницями нижчого рангу. Так, збільшення відношення синьозелених водоростей до зелених (2,2 : 1,0) свідчить про аридність умов (Черевко, 1998).

Якщо для типових чорноземних ґрунтів під степовою рослинністю характерне велике різноманіття жовтозелених, зелених і меншою мірою синьозелених водоростей, то для звичайних, південних і темно-каштанових ґрунтів — зростання частки синьозелених серед загальної кількості видів водоростей і зменшення жовтозелених (Штина и др., 1998). Характерними видами ґрунтів цілинних степів є такі жовтозелені водорості, як *Botrydiopsis intercedens*, *Bumilleriopsis terricola*, *Heterothrix monochloron*, *Chloridella neglecta* (Москвич, 1973), при цьому провідне місце за кількістю видів посідає родина Oscillatoriaceae, а співвідношення між іншими коливаються в широких межах. Родина Chlorococcaceae з другого місця переходить на четверте, Pleurochloridaceae — з третього на п'яте, Ulotrichaceae — з четвертого на сьоме, Chlamydomonadaceae — з п'ятого на шосте, тоді як Schizotrichaceae переміщується з сьомого місця на друге, Nostocaceae — з восьмого на третє тощо. З жовтозелених водоростей найрізноманітнішими є родини Chlorepodiaceae, Heterococcaceae (Костиков, 1991). Встановивши такі специфічні риси розподілу водоростей, Е.А. Штина та співавт. (1998) запропонували відповідні діагностичні ключі для основних типів ґрунтів, що має велике індикаторне значення.

Водночас угруповання водоростей ґрунтів під лісовими фітоценозами у степовій зоні відрізняються від тих, які формуються під степовою рослинністю. Особливо це стосується синьозелених водоростей. В альоугрупованнях лісових ґрунтів із синьозелених найчастіше трапляються представники родини Nostocaceae, рідше — представники інших родин.

Альоугруповання чорноземів під байрачними дібровами формують представники різних відділів, проте найрізноманітнішими є зелені й жовтозелені водорості. Комплекси домінантів складають синьозелені, зелені та діатомові, рідше — жовтозелені водорості.

Подібні альоугруповання зафіксовано І.А. Мальцевою (2009) на штучних насадженнях плакорно-балкового ландшафту і давніх суглинистих терасах, причому під час переходу від зони поширення звичайних чорноземів

до південних і темно-каштанових ґрунтів і, відповідно, за умов зменшення кількості опадів, у альгоугрупованнях зменшується роль хламідомонад і діатомових.

Альгоугруповання лісових ґрунтів степової зони України мають свої специфічні риси, які відрізняють їх від альгоугруповань підзолистих, дерново-підзолистих та інших ґрунтів. Наприклад, для підзолистих ґрунтів, як зазначають Е.А. Штина та співавт. (1998), характерні відносно прості альгоугруповання з переважанням одноклітинних зелених і жовтозелених водоростей, стійких до низьких показників рН, та обмеженою кількістю синьозелених і незначною біомасою. Усі водорості «притиснуті» до поверхні, тому у глибоких горизонтах ґрунту вони практично відсутні. Порівняно з іншими відділами жовтозелені водорості різноманітніші, а серед них особливо види родів *Characiopsis* й *Pleurochloris*. Серед зелених — характерні види родів *Stichococcus* і *Microtambion*. Дерново-підзолисті ґрунти мають сприятливі умови для розвитку всіх груп едафотільних водоростей. Практично в однакових кількостях на цих ґрунтах представлені синьозелені та зелені водорості з незначним переважанням останніх. Не набагато поступаються їм у різноманітності жовтозелені водорості, а кількість видів діатомових удвічі менша. Серед синьозелених переважають види роду *Oscillatoria*. Із зелених багато видів роду *Chlamydomonas*, наявні також і *Desmidium*.

Встановлено, що у хвойній підстилці зменшується чисельність синьозелених і діатомових водоростей, які з'являються лише коли у ґрунті є домішки листяного опаду. Водночас хвойна підстилка збагачена дрібноклітинними жовтозеленими і зеленими водоростями з родин *Chlamydomonadaceae*, *Pleurochloridaceae*, *Chlorococcaceae*, *Klebsormidiaceae* й *Stichococcaceae*, а серед них і видами з родів *Ellipsoidion*, *Monodus*, *Stichococcus*. Підвищення вологості піщаних і супіщаних ґрунтів сприяє збільшенню різноманіття зелених водоростей родини *Chlamydomonadaceae*, діатомових з родів *Navicula*, *Pinnularia*. Ця особливість характерна як для сосняків аренних місцезростань, так і для соснових та ялівцевих насаджень плакорно-балкового ландшафту й давніх терас річкових долин (Мальцева, 2009).

Як зазначали Е.А. Штина та співавт. (1998), альгоугруповання лучнолісових, болотно-лісових ґрунтів відрізняються значним видовим різноманіттям, великою кількістю представників родини *Chlamydomonadaceae*. З переходом до зволоженіших ґрунтів збільшується різноманіття жовтозелених водоростей, з'являється велика кількість їх нитчастих представників, стають різноманітними діатомові, особливо великоклітинні види родів *Pinnularia*, *Nitzschia*. Однак різноманітність десмідієвих водоростей, які поряд із нитчастими жовтозеленими з родини *Gibonemataceae* характерні для болотних екосистем, є низькою.

У процесі узагальнення відомостей щодо поширення водоростей дійшли висновку, що властивості ґрунту, які визначаються напрямом ґрунтоутворного процесу, через ризосферний ефект, особливості підстилки, фітокліматичні умови впливають на угруповання водоростей. Відповідно до їх специфічності розроблено діагностичний ключ для оцінювання основних типів ґрунтів.

2.3. Біоіндикація педосфери

Підводячи підсумок щодо особливостей поширення водоростей у ґрунтах лісових фітоценозів зони поширення справжніх степів, слід зазначити наявність окремих груп водоростей, які пов'язані з тими чи іншими властивостями ґрунтів. Індикаторами низької забезпеченості вологою у насадженнях тіньової структури є висока різноманітність видів *Ch*-форми і відсутність видів *C*-форми, у насадженнях напівосвітленої структури з'являються види *P*-форми, а у найжорсткіших умовах зменшується загальне видове різноманіття (Мальцева, 2009). Перезволоження ґрунту індикують зростанням амфібіальних і гідрофільних видів, а з едафотрофних видів — *C*- та *B*-форми.

Специфіка засолення, характерна для степової зони, суттєво виявляється на показниках певних таксономічних груп альгофлори. І.А. Мальцева (2009) відзначає, що приморським солончакам, солонцево-солончаковим ґрунтам властива велика різноманітність й інтенсивність розвитку діатомових водоростей (*Bacillariophyta*), зокрема родини *Naviculaceae*, з доповненнями у першому випадку синьозелених, у другому — зелених і жовтозелених водоростей.

Як наслідок, вплив рекреації та ущільнення ґрунту спричинює зменшення кількості видів (значення індексу Шеннона помітно знижується); в альгогрупованні збільшується різноманіття видів *Ch*-форми. При цьому різноманітність видового складу збільшується у глибших (5—10 см) горизонтах ґрунту.

Альгоіндикацію використовують і для оцінювання хімічного забруднення ґрунтів. Встановлено (Москвич, 1973), що в міру зростання забруднення ґрунтів промисловими і господарсько-побутовими відходами органічного походження збільшується кількість синьозелених водоростей (*Cyanophyta*), переважно їх нитчастих форм, проте зменшується — жовтозелених (*Xanthophyta*). Індикаторами сильного забруднення серед синьозелених є *Phormidium autumnale*, *Ph. paulsenianum*, *Ph. foveolarum*, *Ph. fragile*, *Ph. jadini-anum*, *Ph. molle*, *Ph. tenue*, *Ph. uncinatum*, *Oscillatoria limosa*, *O. tenuis*, серед зелених — *Chlorella terricola*, *Scenedesmus acuminatus*, *S. bijgatus*, *Characium obtusum*, серед діатомових — *Nitzschia palea*, *Hantzschia amphioxys*, *Achnanthes lanceolata*, *Synedra ulna*, *Diatoma vulgata*.

Щодо забруднення місцевості бензином А-72 водорості було поділено на п'ять класів стійкості (табл. 2.22).

Видно (табл. 2.22), що за збільшення забруднення кількість видів водоростей зменшується, а найстійкішим є вид *Chlorococcum hypnosporum*. З урахуванням аналізу всього видового складу водоростей, легкості їх ідентифікації, ареалу, щільності для індикації забруднення бензином пропонують використовувати *Microcoleus vaginatus*, *Botrydiopsis arhiza*, *Chlamydomonas ellyptica*, *Hantzschia amphioxys* й *Chlorococcum hypnosporum*.

Встановлено (Штина, 1990), що стосовно різних типів забруднень представники основних чотирьох відділів водоростей, які застосовують для альгоіндикації, характеризуються різною поведінкою, що виявляється у збільшенні їх кількості, зменшенні або стійкості (табл. 2.23).

Р о з д і л 2. Індикація стану екосистем та їх забруднення

Т А Б Л И Ц Я 2.22. Розподіл ґрунтових водоростей за класами стійкості відносно забруднення бензином А-72 (Кабилов, 1993)

Вид	Життєва форма	Кількість занесеного бензину, мл/г повітряно-сухого ґрунту						
		Контроль	0,002	0,01	0,02	0,04	0,1	0,2
<i>Phormidium autumnale</i> (Ag.) Gom.	<i>P</i>	+	+					
<i>Ph. foveolarum</i> (Mont.) Gom.	<i>P</i>	+	+					
<i>Microcoleus vaginatus</i> (Vauch.) Gom.	<i>M</i>	+	+					
<i>Fernandinella alpina</i> Chod. em. Korsch.	<i>X</i>	+	+					
<i>Chlorhormidium faccidum</i> (Kütz.) Fott	<i>H</i>	+	+					
<i>Stichococcus variabilis</i> W. et G.S. West	<i>H</i>	+	+					
<i>Nitzschia palea</i> Kütz.	<i>H</i>	+	+					
<i>Chlorella minutissima</i> Fott et Novákova	<i>Ch</i>	+	+	—				
<i>Botrydiopsis arhiza</i> Borzi	<i>Ch</i>	+	+	—				
<i>Heterothrix bristoliana</i> Pasch.	<i>H</i>	+	+	—				
<i>Navicula mutica</i> Kütz. var. <i>mutica</i>	<i>B</i>	+	+	—				
<i>Pinnularia borealis</i> Ehr.	<i>B</i>	+	+	—				
<i>Cylindrospermum licheniforme</i> (Bory) Kütz.	<i>CF</i>	+	+	—	—			
<i>Chlamydomonas elliptica</i> Korsch.	<i>C</i>	+	+	—	—			
<i>Pleurochloris magna</i> Boye-Pet.	<i>Ch</i>	+	+	—	—			
<i>Navicula mutica</i> Kütz. var. <i>cohnii</i> (Hilse) Grun.	<i>B</i>	+	+	—	—			
<i>Chlorococcum infusionum</i> (Schrank) Menegh.	<i>Ch</i>	+	+	—	—	—		
<i>Heterothrix exilis</i> Pasch.	<i>H</i>	+	+	—	—	—		
<i>Hantzschia amphioxys</i> (Ehr.) Grun.	<i>B</i>	+	+	—	—	—		
<i>Navicula pelliculosa</i> (Bréb.) Hilse	<i>B</i>	+	+	—	—	—		
<i>Stauroneis anceps</i> Ehr.	<i>B</i>	+	+	—	—	—		
<i>Chlorococcum hypnosporum</i> Starr.	<i>Ch</i>	+	+	—	—	—	—	V

П р и м і т к а. «+» — особини, виявлені в живому активному стані; «—» — особини не виявлені; I—V — класи стійкості; позначення життєвих форм водоростей подано за класифікацію Е.А. Штини (Штина и др., 1981).

Методику альгоіндикації було використано для оцінки придатності техногенних відвалів щодо біорекультивациі (Мальцева, 1998). Так, культивування мікробоценозу, до складу якого входив лише 21 вид (представники відділів Cyanophyta — 6, Chlorophyta — 9, Xanthophyta — 2, Bacillariophyta — 4), на пробах техногенних відвалів через 2,5 міс дало такі результати: проросло лише 6 видів, з яких «рясно» — 2. За розрахунками значення коефіцієнта K ($K = A - B/A$, де A — вихідна кількість видів; B — види, що залишились) сягає 0,7. Отже, техногенні відвали непридатні для біорекультивациі.

2.4. Індикація геологічних порід

Т А Б Л И Ц Я 2.23. Групи водоростей — індикаторів забруднення ґрунтів (за Е.А. Штиною (1990), з доповненнями В.В. Кабірова (1993))

Вид забруднення	Відділ			
	Cyanophyta	Chlorophyta	Xanthophyta	Bacillariophyta
Побутове	+	0	—	+
Засолення	+	0	—	0
Нафтове	0	0	—	—
Підкислення кислотними опадами	—	0	—	0
Підкислення шахтовими водами	—	0	—	+
Накопичення металів				
Cu	—	—	—	—
Ni	—	0	—	—
Pb	—	0	—	—
Накопичення пестицидів				
гербицидів	—	0	—	—
зооцидів	0	+	—	+
Нетрадиційні добрива				
осад міських стічних вод	—	0	—	0
побутові відходи	—	0	—	0
Накопичення пилу				
цементного	+	0	—	0
гіпсового	+	0	—	—
Поверхнево-активні речовини	—	0	—	—
Бензин А-72	—	0	—	0
Полімери, що застосовують для хімічної меліорації ґрунтів	+	0	—	0

П р и м і т к а. «+» — стимуляція; «—»; пригнічення; «0» — стійкість.

Отже, діагностичні ознаки альгогруповань ґрунтових водоростей мають великий запас інформації та важливе значення для індикації ґрунтів і процесів, пов'язаних з їх зміною.

2.4. ІНДИКАЦІЯ ГЕОЛОГІЧНИХ ПОРІД

2.4.1. Пошук корисних копалин з використанням фітоіндикації

В історії використання фітоіндикації для пошуку корисних копалин можна виділити два більш-менш незалежні напрями — пошук рудних покладів та нафти й газу. Їх принципи ґрунтуються на досягненнях біогеохімії, геології, геоботаніки, зоології та інших наук.

Уявлення про те, що деякі рослини мають постійну приуроченість до певних видів руд, існувало ще в глибокій давнині. Одним з напрямів індикаційних досліджень є визначення наявності в навколишньому середовищі різних елементів і їх сполук. Індикаторами у цих дослідженнях є окремі види рослин і внутрішньовидові форми. Розвиток фітоіндикації був пов'язаний з пошуками корисних копалин, особливо руд. У середні віки існувало багато примітивних уявлень про те, що певні рослини можуть вказувати на наявність золота, срібла, міді, алмазів. Ці уявлення ґрунтувались на народних повір'ях або на випадкових спостереженнях рудознавців і людей, які видобува-

ли руду. Із таких розрізнених відомостей поступово відбирали найдостовірніші. Так, німецькі дослідники гірничої справи К. Бауер і Г. Агрикола в XVI ст. зазначали у своїх працях, що над рудними жилами трава низька і нездорова, дерева мають бляклий свинцево-сірий або дуже темний колір листків, кореневі системи й стовбури їх ослаблені. У XVII ст. рудокопи скандинавських країн під час пошуків міді орієнтувались на місцезнаходження смілки альпійської (*Lychnis alpina*), а в Герцинських горах Й. Томус вказував на таку рослину, як мінуарція весняна (*Minuartia verna*), в Італії (Тоскана) А. Цезальпіно відзначав бурачок Бертоліні (*Alyssum bertolinii*) (Punz, 2004). Із розвитком наукової геології ці уявлення не лише не зникли, а ще більш зміцнились. Загальновідомий вислів М.В. Ломоносова в його статті «Про рудні місця і жили і копальню їх» про те, що трава, яка росте над жилами, за розмірами і забарвленням відрізняється від оточуючого її травостою.

Пізніше ідеї, досить близькі до сучасних біогеохімічних уявлень, можна знайти у ранніх дослідженнях одного із засновників ботанічної географії А. Гумбольдта (Humboldt, 1807).

Використання ознак рослин для пошуку корисних копалин спочатку мало ненауковий характер (типу наївних уявлень про зміни ознак кедра, ялиці, сосни як показників залягання золота). У XVIII—XIX ст. зв'язок окремих видів рослин з рудними породами відзначено в багатьох публікаціях європейських ботаніків. Зокрема, відомий ботанік А. Галлер наводив 2 види, названі на його честь, — армерію Галлера (*Armeria halleri*) й серцевичок Галлера (*Cardaminopsis halleri*), характерні для руд важких металів. У середині XIX ст. велику увагу приділяли так званій флорі серпентинів на Балканах, пізніше — в Італії (Amdei, 1841). Одним із перших, хто встановив залежність рослинних угруповань від покладів пісковиків, глин, вапняків, був А. Карпінський (1841).

У 1910 р. П.В. Симон описав випадок виявлення покладів залізної руди в районі Белорецького заводу на Загальному Сирті, у місцях виходу якої спостерігалось раптове зникнення деревної рослинності. Перші дані щодо можливості використання рослин для виявлення рудних покладів у Західній Європі висвітлені в публікації Ф. Байшлага, П. Круша і Ж. Фогта (Weyschlag et al., 1910—1913) (наприклад, вказівка про приуроченість *Trientalis europaea* до руд, які містять олово). Вже у XIX ст. порушували питання щодо застосування рослин-індикаторів для пошуку важких металів, проводили відповідні геохімічні дослідження та фіксували геохімічні аномалії. С. Андре (Andrae, 1882) для рослин, що зростають у місцях залягання руд важких металів, запровадив термін «Erzpflanzen», К. Вайн (Wain, 1926) назвав ці рослини «Schwermetallpflanzen», а П. Дювіньє (Duvigneaud, Denayer-De Sment, 1963) — металофіти. Залежно від типу металевих руд вирізняють рослини, що ростуть на покладах цинку, міді, кобальту, нікелю та інших породах (Linstow, 1929).

Рослинні угруповання хоча й використовували як індикатори, але вони мали другорядне значення. Це пояснюється тим, що геологи розглядали рослинність як перешкоду у своїх дослідженнях й ігнорували її зв'язок з геологічними породами. До 1950-х років геоботанічний метод пошуку корисних копалин розвивався лише в колишньому СРСР, а нині доцільність його застосування відзначають вчені різних країн, зокрема США й Німеччини. Підвищений інтерес до пошуку корисних копалин викликаний попитом на ці ресурси, що загалом

2.4. Індикація геологічних порід

уже добре розвідані. Малорозвідані запаси залягають у важкодоступних місцях, для їх пошуку використовують комплекс методів, які доповнюють один одного, оскільки кожен із них має свої позитивні й негативні боки.

За великим спрощенням — нам потрібно знайти певний вид — біологічний індикатор, який би точно вказував на наявність покладів, які ми шукаємо. Проте не все так просто.

Методика виявлення ботанічних індикаторів хімічних елементів й їх сполук доволі різноманітна. Загалом вона заснована на порівняльному аналізі флори, а також морфологічних особливостей окремих видів у межах ареалу поширення певної речовини та за його межами. Для початкового загального орієнтування в індикаційних закономірностях часто вдаються до порівняння ботанічних характеристик площі родовища корисної копалини й ділянок навколо.

Крім геоботанічних і флористичних досліджень з середини ХХ ст. для індикації корисних копалин все частіше використовують досягнення біогеохімії, в якій об'єктами є рослини. Біогеохімічні дослідження ґрунтуються на комплексних дослідженнях низки дисциплін: ботаніки, хімії, екології, геології, ґрунтознавства, фізіології та ін. Їх суть полягає в оцінюванні факторів, які визначають поглинання тих або інших хімічних елементів чи сполук. Хімічні елементи розподілені у ґрунтовому профілі нерівномірно, що залежить від материнської породи, їх рухливості, концентрації, вологості й кислотності ґрунтів. Відомі факти, коли для аналізу забирали проби з певних горизонтів (наприклад, проба на хром із горизонту A_0 тундрових ґрунтів дає показник 40 мкг/г за наявності його у горизонті В — 5 мкг/г) і отримували аномальні показники, тоді як аналіз рослин, що відображує загальний стан, дав добрі результати (Малюга, 1954).

Поглинання рослинами хімічних сполук, як ми неодноразово зазначали, не відбиває рівень їх концентрації у ґрунті, а залежить як від хімічних і фізичних особливостей ґрунту, так і специфіки видів, що віддзеркалює коефіцієнт біологічного поглинання (КБП). При цьому більшою мірою поглинаються елементи, задіяні у фізіологічних функціях живлення й обміну речовин, такі, як азот, бор, водень, вуглець, кисень, кальцій, фосфор, калій, сірка, мідь, хлор, залізо, манган, магній, молібден, цинк, у окремих випадках — селен, кобальт, силіцій і ванадій, ніж інші «супутні» елементи.

Механізм концентрації важких металів у рослинах ще не до кінця з'ясований, тому йому приділяють значну увагу, висувають й обговорюють різні концепції (Punc, 2004).

Біогеохімія у процесі вивчення розсіювання, перетворення і міграції елементів у живій речовині, зокрема і в рослинах, торкається певною мірою питання про те, як діє надлишок того чи іншого елемента на зовнішній вигляд і анатомічну будову рослин, а також ритм їх розвитку. Тому публікації біогеохіміків містили дуже багато даних щодо характерних змін, які виникають у рослинах у зв'язку з їх скупченням у центрі ареалу та зниженням хімічного елемента чи сполук на периферії. Під час біохімічного аналізу рослин виявлено гіперакумулятори нікелю, селену та інших елементів (*Hybanthus floribundus* акумулює нікель (Ni) у 25 разів більше від верхньої межі, *Astragalus pattersonii* — селен (Se) у 130, *Equisetum* sp. — золото (Au) та *Thlaspi*

sp. — цинк (Zn) у кілька десятків разів), що не можна використовувати у біоіндикації, оскільки вони спотворюють інформацію, хоча загалом нікель й уран краще індикуються, ніж мідь або цинк, КБП яких навіть для одних і тих самих видів коливається у значних межах (Брукс, 1978).

Загальний механізм такий: під впливом мінералогічного складу гірських порід виникають поля специфічної мінералізації ґрунтів. Наприклад, на серпентинітах і перидотитах формуються ґрунти, що містять надлишкову кількість токсичних сполук Mg, Ni, Cr і рослинність тут розвивається погано. Навпаки, ґрунти, приурочені до порід, багатих на P, S, N та інші необхідні для рослин сполуки, сприяють розвитку рослинності. Зміна концентрації тих самих елементів у ґрунті по-різному впливає на рослинність. За підвищених концентрацій бору (соті частки відсотка) в ґрунтах рослини ростуть краще, ніж на нормальних ґрунтах. Однак на ділянках з надмірно високою концентрацією бору (десяті частки відсотка) вегетація рослин пригнічена або рослинність зовсім відсутня. Як бачимо, залежність між концентрацією бору в ґрунтах і розвитком рослинності є непрямою, тому застосовувати такий підхід для фітоіндикації досить складно. Цей спосіб є дуже неточним, тому що розвиток рослин залежить не лише від геохімічних умов, а й від інших екологічних факторів (рельєфу, зволоження, експозиції тощо).

Точніший спосіб — використання пар еталонів. *Парою еталонів* називають дві ділянки, подібні за комплексом екологічних умов (рельєф, експозиція, ґрунти, підстильні породи, зволоження, рослинний покрив тощо), але різко контрастні за наявності індиката: на одній з ділянок він наявний у великих концентраціях, на іншій — повністю відсутній. Прикладом можуть бути випадки, коли порівнюють екологічно подібні ділянки, одна з яких характеризується високим вмістом сполук міді, а інша — повною їх відсутністю або одна багата на нафтові бітуми, а на іншій вони відсутні. Отже, пари еталонних ділянок — це подібні площі, у межах однієї з яких на спільний для обох ділянок екологічний фон накладається підвищений вміст якоїсь речовини. Еталон, що характеризується наявністю індиката, називають позитивним, інший — негативним.

З метою індикації елементів або сполук обирають стандартні види, що зростають безпосередньо на покладах цих порід і поблизу них, а для контролю — за їх відсутності та визначають вміст елемента в рослинах. Аналіз зразків з різних територій показує відхилення від стандарту і є тим показником, за яким роблять висновок про хімічний склад субстрату. Для такого аналізу Р.Р. Брукс (1986) пропонував використовувати гербарні фонди, в яких представлено матеріали з різних регіонів, що суттєво заощаджує час і підвищує роль і значущість гербарних колекцій.

Індикаторні ознаки рослин, які застосовують у геології, можна поділити на флористичні, фізіологічні, морфологічні й фітоценотичні. У 1956 р. в СРСР відбулась Всесоюзна нарада з геохімічних методів пошуку рудних родовищ, на якій особливу увагу приділяли використанню геоботанічних методів (Викторов, 1956, 1957; Швиряєва, 1957). У цих повідомленнях було зазначено, що методика фітоіндикації корисних копалин розвивається у таких напрямках: 1) виявлення видів і внутрішньовидових форм, пов'язаних в своєму поширенні з певними рудопроявами; 2) використання як індика-

2.4. Індикація геологічних порід

торної ознаки зовнішніх і внутрішніх патологічних змін, що обумовлені надлишком рудоутворювальних елементів; 3) непрямой індикації, тобто виявлення таких фітоценозів, які не пов'язані безпосередньо з рудами, але приурочені до комплексів порід, перспективних для пошуку рудних родовищ.

Флористичні індикаторні ознаки ґрунтуються на приуроченості низки характерних видів і різновидів до певних гірських порід. Аналіз цих видів показав, що понад 1/3 індикаторних видів належать до трьох родин: Fabaceae, Caryophyllaceae й Lamiaceae (Брукс, 1986). Розрізняють універсальні й локальні рослини-індикатори. Х. Кеннон (1955) розглядала первинні та вторинні індикатори мінералізації й толерантні рослини. П. Дювіньє (Duvigneaud, Denayer-De Sment, 1963) виділив такі групи рослин:

I. Спеціалізовані — види, які виключно або переважно зростають на металоносних породах, принаймні локально.

A. Металофіти — зростають на породах, збагачених металами:

1. Справжні металофіти — зростають лише на родовищах або поблизу них і витримують підвищені (токсичні) дози металу (відповідають універсальним облігатним індикаторам);

2. Металофіти локальні — зростають на породах із дуже високим вмістом важких металів, але у географічно різних районах існують і поза мінералізованими ектопами (відповідають локальним облігатним індикаторам).

B. Металофіли — локалізуються переважно в перехідних районах з меншою концентрацією важких металів, але із вмістом їх вище нормального.

II. Неспеціалізовані — індиферентні або факультативні види, на які метали суттєво не впливають.

B. Металорезистенти — зростають однаково добре і на металоносних породах, і на ґрунтах з нормальним вмістом металів, іноді здатні існувати за значної концентрації металів (відповідають факультативним індикаторам).

III. Металофуги — види, що мають близьку до металофільних видів екологію, але не мають резистентності до токсичного впливу деяких важких металів (відповідають негативним індикаторам наявності родовищ).

Постійними, або універсальними, індикаторами родовищ корисних копалин є види-металофіти, які приурочені виключно до порід і ґрунтів з певною геохімічною мінералізацією й не трапляються в інших умовах. Вони характеризуються специфічною витривалістю, а іноді й вимогливістю до певного геохімічного збагачення, що невласливо іншим видам. Як індикатори корисних копалин часто використовують локальні або змінні металофіти, що поширені в умовах того чи іншого району. Внаслідок конкурентних, екологічних або історичних співвідношень вони виявились асоційованими тут з певними гірськими породами та уникали у такий спосіб конкуренції інших видів. Вони не пов'язані безпосередньо зі збагаченням ґрунтів тим або іншим елементом, а з породами, які в цьому районі є рудоносними.

Металофіли не належать до індикаторів, тому що їх індикаторні властивості через слабку дослідженість цієї групи й приуроченість до досить низьких концентрацій токсичних металів залишаються поки що достатньо невивченими.

Відхилення форми росту деяких рослин від нормальної також свідчить про зміну складу гірських порід. Встановлено, що різні органи рослин ма-

ють різну індикаторну цінність. Молоді гілки й листки вважають показовішими акумуляторами хімічних сполук, ніж старі. Багаторічні глибококореневі рослини відрізняються точнішою і різко вираженою реакцією на зміну вмісту елементів у породі, ніж однорічні з поверхневою кореневою системою.

Якщо відносно металевих збагачень показовішими є біогеохімічні ознаки, то еколого-морфологічні особливості краще відображають родовища нерудних корисних копалин (гігантизм за наявності бітумів, бору, нефелінів та ін.). Велике індикаторне значення мають специфічні форми росту й тератологічні відхилення, що виникають під впливом різних хімічних сполук. Аномалію форм (у тому числі гігантизм і карликовість) зафіксовано за наявності бору чи радіоактивних елементів у таких видів, як полин Лерхе (*Artemisia lerchiana*), терескен сіруватий (*Eurotia ceratoides*), віниччя сланке (*Kochia prostrata*), анабазис солоний (*Anabasis salsa*), солонець трав'янистий (*Salicornia herbacea*) (Буялов, Швирияєва, 1955). Д.П. Малюгою (1954) встановлено появу аномальних форм кринітарії волохатої (*Crinitaria villosa*) на родовищах нікелю, а М.М. Сторожевою (1954) виявлено зменшення кількості пелюсток і зміну їх забарвлення у сону лучного (*Pulsatilla patens*) в межах кобальтово-нікелевого рудного поля.

Особливо помітна редукція квіток: зменшення кількості пелюсток, тичинок і маточок, деформація оцвітини, зміна її забарвлення. Садівникам добре відомо, що в разі внесення у ґрунт заліза чи алюмінію квітки гортензії великолистої (*Hydrangea macrophylla*) втрачають червоний колір і набувають блакитного. Б.Р. Байкер та співавт. (Baker et al., 1966. — Цит. за: Р.Р. Бруксом, 1986) пояснюють зміну забарвлення оцвітини тим, що може бути використано у біоіндикації. Більшість відтінків квітки зумовлена незначною кількістю пігментів. Крім каротиноїдів, які визначають жовте й оранжеве забарвлення, за кольорову гаму від оранжевого до темно-синього відповідають антоціани. За відсутності певних металів антоціани формують червоні оксонієві солі, які за надмірної кількості заліза чи алюмінію забарвлюються у блакитний колір, що спостерігають у гортензії. Хром, олово, титан і уран формують стійкі сполуки з антоціанами, що можна використати у біоіндикаційних дослідженнях. У природі було помічено блакитно забарвлені квітки мануки віникової (*Leptospermium scoparium*), яка росла на породах, що містили до 6 % хрому (Брукс, 1986). За нестачі заліза у рослин проявляються загальні хлорози листків, а мангану — хлорозові латки.

Завдяки працям геоботаніків встановлено зростання різних видів рослин, дрібних внутрішньовидових варіацій та певних аномальних форм на ґрунтах і гірських породах, що містять надлишок тих або інших сполук. Серед цих досліджень слід виділити роботи Н.Г. Несветайлової, яка використовувала *Gypsophila patrinii* як індикатор поліметалів на Рудному Алтаї, і спостереження А.М. Швирияєвої, що виявила низку аномалій у рослин, які зростають на субстратах із надлишком бору (Буялов, Швирияєва, 1955; Швирияєва, 1957). На Рудному Алтаї Н.Г. Несветайлова (1955) встановила приуроченість *Gypsophila patrinii* — високої (близько 50 см) рослини, до підвищеної мідної мінералізації ґрунтів і гірських порід; завдяки численним, добре помітним білим квіткам лещицю легко виявити на місцевості і тому вона може бути цінним індикатором. А.М. Швирияєва (1957) під час

2.4. Індикація геологічних порід

дослідження рослинного покриву районів боратних родовищ, спостерігала певні хворобливі зміни у рослин, що зростають на субстратах, збагачених бором. Найрізкіші зміни виявлено у *Salicornia herbacea*, яка утворювала на боратних ґрунтах карликові форми з потовщеними роздутими члениками. За тих самих умов у *Salsola lanata* зафіксовано надмірне згущення опушення і відмирання кореневої шийки (Буялов, Швириєва, 1955).

У публікації К.А. Востокової (1957) намічено деякі перспективи використання геоботанічного методу в пошуку урановмісних руд. Проаналізувавши літературні й польові матеріали, автор дійшла висновку, що дія радіації має зумовлювати аномальні морфологічні зміни у рослин, які зростають на таких ділянках. Вивчення поширення цих аномалій може мати індикаторне значення.

Застосування рослин-індикаторів для пошуку корисних копалин набуло значного поширення за кордоном. У зведення О. Лінстова (Linstow, 1929) разом із відомостями про хімічний склад золи рослин було включено низку даних щодо приуроченості певних видів до підвищеного вмісту тих або інших елементів у ґрунтах і гірських породах. Його опублікування було значним стимулом до розвитку таких досліджень, і дотепер воно не втратило свого значення як одне з головних джерел стосовно рослин-індикаторів (Тиссен, 1954; Punc, 2004). Зі зведення О. Лінстова стала відома велика кількість видів-індикаторів, відомості щодо яких збирались дуже ретельно. З багатьох публікацій, присвячених цій темі, наведемо приклад із ґрунтової, узагальнювальної монографії Р.Р. Брукса (1986), яка містить інформацію про те, що у місцях високого вмісту міді, свинцю й цинку в умовах сульфідної мінералізації відзначено чахлі, низькорослі рослини мітлиці тонкої (*Agrostis tenuis*), дутня ягідного (*Cucubalus baccifer*), дзвоників круглолистих (*Campanula rotundifolia*). У зв'язку з тим що основою цих мінералів є цинк, флора отримала назву цинкової або гальмейської, характерними елементами якої є ендемічні фіалка гальмейська (*Viola calaminaria*) і талабан гальмейський (*Thlaspi calaminare*).

Використавши дані О. Лінстова (1929), А.П. Виноградова (1954), С.В. Вікторова та ін. (1962), Р.Р. Брукса (1986) й інших авторів, наводимо приклади рослин-індикаторів (табл. 2.24).

Великий цикл досліджень рослин-індикаторів важких металів було проведено Р. Шубертом (Schubert, 1953/1954, 1954) у Гарці на старих рудникових відвалах (розробляються ще з XII ст.) в районі Мансфельда. Піонером заселення цих відвалів, що містять значну кількість сполук міді, є своєрідна низькоросла форма смілки звичайної (*Silene vulgaris* var. *humilis*), що не трапляється ніде за їх межами. Пізніше на відвалах поселились інші рослини-індикатори: *Minuartia verna* subsp. *hercynica*, *Armeria galleri*. Вони є показниками субстратів, багатих на сполуки важких металів. Пізніші дослідження доповнили цей список ще двома видами — *Armeria botten-dorfensis*, *A. hornburgensis*. У геоботанічних зведеннях угруповання, характерні для руд важких металів, розглядають як окремий клас *Violetea calaminariae*, в межах якого виділяють порядок *Violetalia calaminariae*, два союзи *Thlaspi calaminariae* й *Artemision halleri* (Punc, Mucina, 1997; Punc, 2004).

Механізм виникнення цих видів-індикаторів незрозумілий. Р. Шуберт (Schubert, 1954) вважав, що приуроченість до рудникових відвалів є резуль-

Р о з д і л 2. Індикація стану екосистем та їх забруднення

Т А Б Л И Ц Я 2.24. Рослини-індикатори хімічних елементів

Вид	Місце спостереження	Автор
Cr		
<i>Asplenium adulterium</i> <i>A. serpentini</i> <i>Alyssum montanum</i> var. <i>preismanni</i> <i>A. argenteum</i> <i>A. bertolonii</i> <i>Dianthus tenuifolius</i> <i>Armeria elongata</i> <i>Silene bosniaca</i> <i>Forsythia europaea</i> <i>Potentilla cinerea</i> <i>P. visianii</i>	У багатьох районах Південної та Центральної Європи — Італія, Балкани; в Норвегії, Швеції та інших країнах на серпентинітах, дунітах	Б.В. Виноградов, Р.Р. Брукс
Ni		
<i>Crinitaria villosa</i> <i>Linosyris tatarica</i> <i>Pulsatilla patens</i> <i>Allysum bertolonii</i> <i>Hybanthus floribundus</i> <i>Acacia burkittii</i> <i>Phyllanthus serpentines</i> <i>Homalium kanaliense</i> <i>Hybanthus austrocaledonicus</i> <i>Dicoma niccolifera</i>	На родовищах силікатного Ni (перидотитові масиви) на Південному й Середньому Уралі Австралія, Нова Каледонія, Зімбабве	Д.П. Малюга, М.М. Сто-рожева М.М. Cole, В.С. Severne, Т. Jaffre, Н. Wild
Cu		
<i>Alyssum bertolonii</i> <i>Alsine verna</i> <i>Armeria halleri</i> <i>A. campestris</i> <i>Silene otites</i> <i>Miclicholera nitida</i> <i>Scoplothila liguta</i> <i>Viscaria alpina</i> <i>Melandrium dioicum</i> <i>Polycarpaea spirostylis</i> <i>Amorpha canescens</i>	В Італії на офілоніті, на мансфельдських мідних сланцях Центральної Європи; в Чехії, Словаччині на мідних родовищах На сульфідних родовищах Північної Норвегії, Північної Австралії (шт. Квінсленд)	G. Minguzzi, O. Verguano J. Vogt, J.M. Mueller, F.M. Bayley, J.R. Wheeler
<i>Buteloua rothrockii</i> <i>Eschscholtzia mexicana</i> <i>Huptis suaveolens</i> <i>Quercus turbinella</i> <i>Polycarpaea glabra</i> <i>Ecbalium lugardae</i>	На сульфідних рудах США (шт. Міссурі) На мідних рудах США (шт. Аризона), Австралія, Ботсвана, Папуа-Нова Гвінея, Південно-Західна Африка, Заір, Зімбабве	J.M. Mueller T.S. Lavering et al., L.C. Huff, Н. Almond, W. Nicolls, М.М. Cole, N.D. Roex, М.М. Cole, М.М. Cole, N.D. Roex, F. Malaisse et al., Н. Wild

2.4. Індикація геологічних порід

Продовження табл. 2.24

Вид	Місце спостереження	Автор
<i>Albizzia</i> sp. <i>Helichrysum leptolepis</i> <i>Haumaniastrum roberttii</i> <i>H. catangense</i> <i>Celosia trigyna</i> <i>Becium homblei</i>		
Zn		
<i>Viola lutea</i> var. <i>calaminaria</i> <i>V. sagittata</i> <i>Thlaspi cepaeifolium</i> <i>Alsine verna</i> var. <i>calaminaria</i> <i>Armeria halleri</i> <i>A. bottendorfensis</i> <i>Silene vulgaris</i> <i>Festuca ophioliticala</i> <i>Cistus monspeliensis</i> <i>Minuartia verna</i> var. <i>calaminaria</i> <i>Eriachne mucronata</i> <i>Polycarphae synandra</i> var. <i>gracilis</i> <i>Tephrosia</i> sp.	На гальмейних ґрунтах Південної та Центральної Європи — Італія, Франція, Нідерланди, Бельгія, Австрія, Сардинія; на Балканах, а також у США	С.В. Викторов и др., W. Nicolls
	Австралія	М.М. Cole et al.
Se		
<i>Astragalus pectinatus</i> <i>A. pattersonii</i> <i>A. arctius</i> <i>A. preussii</i> <i>Aplipappus fremontii</i> <i>Stanleya pinnata</i>	На ґрунтах з високим вмістом Se в США (штати Дакота, Вайомінг, Колорадо та ін.) У Північній Америці — Канада (штати Альберта, Саскачеван, Манітоба), Гаваї, Пуерто-Ріко; в Південній Америці — Колумбія	O.F. Beath, C.S. Gilbert, H.F. Eppson, H.L. Cannon C.F. Quinn, J.L. Freeman, M.L. Galeas
Ag		
<i>Eriogonum ovalifolium</i> <i>Lonicera confusa</i>	У США (шт. Монтана); в Австралії (шт. Квінсленд) на родовищах срібла та золота	F.M. Bailey
Au		
<i>Lonicera confusa</i>	В Австралії (шт. Квінсленд) на кварцево-золотих жилах	F.M. Bailey et al.
Sn		
<i>Trientalis europaea</i> <i>Gnaphalium suaveolens</i> <i>G. qualea</i> <i>Sempervivum soboliferum</i>	На ґрунтах і відвалах з оловом у Центральній Європі (Саксонія); на ґрунтах з Sn у Бразилії	P. Krush

Р о з д і л 2. Індикація стану екосистем та їх забруднення

Закінчення табл. 2.24

Вид	Місце спостереження	Автор
Pb		
<i>Amorpha canescens</i> <i>Polycarphae synandra</i> var. <i>gracilis</i> <i>Tephrosia</i> sp.	На ґрунтах з Pb у США (штати Мічіган, Вісконсін), Австралія	М.М. Cole et al., С.В. Викторов и др.
Fe		
<i>Acacia patens</i>	Австралія	М.М. Cole
U		
<i>Astragalus preussi</i> <i>Aster venusta</i>	Австралія	Н.Л. Cannon
Co		
<i>Crotalaria cobalticola</i> <i>Silene cobalticola</i> <i>Haumaniastrum roberttii</i> <i>H. katangense</i>	Заїр	P. Duvigneaud, F. Malaisse et al.

татом уникнення ними конкуренції з боку інших видів і розселення в умовах, у яких відсутня інтенсивна конкуренція.

Очевидно, що це не цілком правильно, оскільки для представників роду *Minuartia* зазначають загальну тенденцію до утворення форм, приурочених до субстратів з аномально високим вмістом деяких сполук (так, *Minuartia setacea* відома як індикатор ртуті) (Sykora, 1959). Тому, ймовірно, основою цих явищ є якісь загальніші, ще недосліджені біогеохімічні причини.

Добрими прикладами індикаторів міді у Європі є *Lychnis alpina*, *Armeria maritima*, *Minuartia verna*, в Північній Азії — *Gypsophila patrinii*, в Австралії — *Polycarphae spirastylis*, в Центральній Африці — *Becium homblei*, *Haumaniastrum katavense*, в Мексиці — *Eschscholzia mexicana*. Для пошуку покладів кобальту й міді використовують 3 види-індикатори — *Haumaniastrum roberttii*, *Crotalaria coba* та *Silene cobalticola*, що зростають у межах відомої дуги Шаба в Заїрі та мідного поясу в Замбії (Брукс, 1978). Ще з XIX ст. відомі так звані мідисті мохи, що зростають на ґрунтах з високим вмістом міді у Скандинавії й США. Вони належать до 2 родів: *Mielichhoferia* (*M. elongata* — Скандинавія, *M. macrocarpa*, *M. mielichhoferi* — США) та *Merceya* (*M. latifolia*, *M. mielichhoferi*), які проте складно ідентифікувати, а через це й використовувати для біоіндикації.

У літературі є інформація про наявність рослин-індикаторів для пошуку золота, срібла, алюмінію, заліза і навіть алмазів, але останні дослідження це не підтверджують, тому вона підлягає великому сумніву.

За останні десятиліття все більше уваги приділяють дослідженню зв'язків рослинних угруповань з покладами корисних копалин. Встановлено, що хоча такі угруповання чи характерна флора самі по собі не є прямими індикаторами корисних копалин, але дають добру характеристику району, відображують закономірності розподілу геологічних порід, літологічний

2.4. Індикація геологічних порід

склад, що полегшує пошук. До фітоценотичних індикаторних ознак належать зміни проективного покриття, частоти трапляння, дисперсії й характер розміщення рослин на різних гірських породах. Особливе місце, як зазначено вище, належить дослідженню так званої флори серпентинів, якій ще в XIX ст. приділяли особливу увагу. Виділено «серпентиновий комплекс», який пізніше досліджували з різних аспектів. Прикладом є використання рослинності серпентинитів (у Новій Зеландії — *Myosotis monroi*, *Pimelea suteri*) для пошуку хромітових покладів (Lyon et al., 1968) або виявлення рослин, які містять селен, що опосередковано свідчить про наявність уранових покладів (Cannon, 1955). Рослинність, характерна для серпентинитів, є індикатором нікелю, хоча деякі вчені (Lee et al., 1975) вважають, що її формування зумовлено наявністю магнію. Зв'язок різних угруповань рослин з геологічними породами на прикладі Карпат показала Л.І. Мілкіна (1985). У чорницево-ялинових лісах на прихованокам'янистих ґрунтах переважає ожика лісова (*Luzula sylvatica*), на шебенистих кварцито-подібних пісковицях — щучка звивиста (*Hirschfeldia flexuosa*), на суглиннистих буроземах — щитник картузіанський (*Dryopteris carthusiana*). У геоботанічних зведеннях можна знайти інформацію про індикаторне значення тих або інших синтаксонів певного типу геологічних порід (Ellenberg, 1979).

У США геоботанічні й біогеохімічні методи з виявлення рудних родовищ інтенсивно розвивались після війни (Lovering et al., 1950), хоча значно раніше В. Бетман і Л. Уеллс у шт. Монтана встановили, що багато рослин дуже хворобливо реагують на надлишок міді в субстраті, тому можуть слугувати індикаторами ореолу її розсіяння (Bateman, Wells, 1917).

У 1947—1948 рр. у шт. Аризона у районі Сан-Маньюеля проведено комплекс біогеохімічних і геоботанічних спостережень для з'ясування геохімічної картини розсіяння міді навколо мідного родовища в умовах пустелі. У процесі робіт було виявлено деякі види рослин, які зростають у межах цього району лише на окисненій руді, що містить мідь, тому вони є її індикаторами: *Eschscholzia californica*, *Quercus turbinella* і *Bouteloua rofrockii*. Особливо цікавим виявився перший вид; завдяки своїм яскравим оранжевим квіткам він був добре помітний і чітко слідував за ґрунтами, що містили мідь, не лише на територіях з корінними виходами окисненої руди, а й на інших породах, покритих рудними наносами (Lovering et al., 1950). Інший вид цього роду (*Eschscholzia haichowensis*) використовували як індикатор мідних руд у Китаї (Се Сюе-цзинь, Сюй Бай-лян, 1954).

Геоботанічні методи інтенсивно розвиваються у процесі пошуку радіоактивних елементів. У цьому найбільша заслуга належить Х. Кеннон, яка встановила низку видів-індикаторів — супутників уранових руд (головним чином селену) для США. Серед них відзначимо *Astragalus pectinatus*, *A. bisulcatus*, *A. dodgeanus*, *A. preussi*, *A. thompsonae*, *A. confertoflotus*, *Stanleya pinnata*, *Aster venustus*, *Oryzopsis hymenoides* (останні 2 види потребують дуже малих доз селену). Автором зафіксовано гальмування росту у деяких видів під впливом селену (наприклад, у *Allium acuminatum*), а також виявлено чимало непрямих показників, що свідчать про поклади урану; до них належать передусім наявність гіпсофілів. Останні пов'язані з ураном, оскільки сульфіди, супутні урановим рудам, після деяких перетворень сприяють накопиченню гіпсу в ґрунті (Cannon, 1955, 1960, 1971).

Отже, можна констатувати, що геоботанічні методи індикації родовищ рудних корисних копалин посідають важливе місце серед інших методів пошуку. Один з видатних фінських біогеохіміків К. Ранкама (Rankama, 1947) виділяв геоботанічні дослідження як особливий, своєрідний метод пошуку та розглядав його нарівні з хімічними і біогеохімічними методами. Велику увагу приділяли цьому питанню І.І. Гінзбург (1957) і Р.Р. Брукс (1982, 1986), які у своїх монографіях присвятили геоботанічним методам пошуку руд кольорових і рідкісних металів окремі розділи.

2.4.2. Зоологічні підходи до пошуку корисних копалин

Хоча на перший погляд така ідея здається абсурдною, проте у літературі є дані щодо прямого чи опосередкованого використання тварин з метою як індикації корисних копалин, так і встановлення меж їх поширення. Р.Р. Брукс (1986) відзначав декілька чинників, коли інформація про тварин може бути застосована для індикації: 1) клінічні симптоми отруєння тварин важкими металами; 2) симптоми, спричинені надмірним впливом одного елемента і нестачею інших; 3) використання тварин, як безпосередніх помічників пошуків корисних копалин.

Перший чинник виявляється у біогеохімічній ендемії (місцева хвороба), яка спостерігається у тварин (людини) у тих місцевостях, де не вистачає певного хімічного елемента, наприклад йоду. Біологічну реакцію тварин (рослин), що виникає внаслідок надмірної дії чи нестачі певного елемента, використовують як критерій біогеохімічного районування. У регіонах, де є поклади важких металів (міді, свинцю, цинку), частота захворювань на розсіяний склероз значно вища, порівняно з іншими. Взаємозалежність між захворюванням домашніх тварин і ступенем й характером мінералізації середовища у Великій Британії встановили Дж. Вебб та співавт. (Webb et al., 1968). Зокрема, виявлено високий ступінь кореляції між захворюванням корів і нестачею міді у їх крові. У свою чергу, ця нестача пов'язана з високим вмістом молібдену в навколишньому середовищі, споживання якого у процесі харчування інгібує засвоєння міді.

У США (шт. Колорадо) встановлено, що під час випасання худоби, яка споживала певні види астрагалів, у їх організмах накопичувався селен, що пов'язано з покладами уранових руд. Таким чином, відкриття покладів урану було зроблено в результаті аналізу ланок ланцюга взаємопов'язаних фактів: хворі тварини — рослини-індикатори селену — зв'язок селену з урановими рудами.

Звичайно, безпосереднє відкриття покладів корисних копалин не можна розглядати як результат дослідження захворювання домашніх тварин, але такий зв'язок було встановлено.

Іншим напрямом є застосування службових дресированих собак у Фінляндії для пошуку сульфатовмісних валунів і місцезнаходження мідних руд. У Швеції східноєвропейських вівчарок використовували для пошуку валунів піриту, халькопіриту, піротину, що знаходились у ґрунті на глибині 10—20 см (Brooks, 1972; Nilsson, 1973).

2.4. Індикація геологічних порід

Наявність у печінці форелі райдужної (*Solmo goidneri*) і лососевих риб (*S. darkii*, *Onkorhynchus nerka*) цинку, міді, молібдену пов'язують з високою його концентрацією в геологічних відкладах, через які протікають річки. Зафіксовано підвищену концентрацію свинцю і цинку в морських водоростях (*Fucus distichus*) і мідіях (*Mytilus edulis*) поблизу підводних покладів цих руд на заході Гренландії.

Цікаві факти застосування термітів для пошуку корисних копалин у Зімбабве наводив У. Вест (цит. за: Р.Р. Бруксом, 1986). Терміти, які значно поширені у цій місцевості, постійно потребують води, але у зв'язку з тривалими посухами (6—9 міс) використовують запаси підземних (грунтових) вод, що залягають на глибині до 60 м. Прокладаючи туди шлях крізь тріщини, заповнені пухкими породами, які містять руду, вони виносять залишки цих порід на поверхню і будують з них термітники. Результати досліджень термітників були подвійного характеру: їх розміщення індикувало місцеположення тріщин, а хімічний склад відображав склад підземних порід, зокрема наявність золота і міді. Аналогічну технологію досліджень було застосовано під час відкриття покладів золота у пустелі Калахарі (Брукс, 1986).

Однак використовувати тварин з метою індикації складно як через їх рухливість, довгі міграційні шляхи, так і проблеми, пов'язані з ефектом акумуляції певних елементів, але такі дані не мають залишатись поза увагою дослідників.

2.4.3. Фітоіндикація покладів нафти і газу

Для пошуку нафти і газу фітоіндикація є дуже актуальною, проте ботанічні індикатори застосовують значно рідше, ніж під час пошуку металевих руд. З'ясовано, що нафтові бітуми і близькі до них речовини дуже впливають на зростання та розвиток рослин, що може привести до появи нових дрібних внутрішньовидових одиниць. Про це свідчать як спостереження за рослинністю бітумінозних ґрунтів у природі, так і лабораторні експерименти з вирощуванням рослин на ґрунтах, які штучно збагачували бітумами. Особливо цікаві результати досліджень на грязьових вулканах. У природних умовах М.Г. Попов (1949) встановив появу на бітумінозних ґрунтах грязьового вулкана Магунтан дрібних ендемічних видів *Artemisia limosa*, *Primula sachalinensis* і *Gentiana paludicola*, близьких до значно поширених видів цих родів (*Artemisia borealis*, *Primula farinosa* і *Gentiana auriculata*), але відмінних від них розмірами, будовою листків, характером опушення і навіть іншим життєвим циклом (чітко дворічним у *Artemisia limosa*). На грязьових вулканах Закавказзя П.Д. Ярошенко (1927, 1932) знайшов ендемічну для них форму курая (*Salsola ericoides* var. *foliosa*). Зафіксовано також випадки хворобливих змін у рослин, що виростили на ґрунті, просоченому нафтою: в'янення, викривлення стебел тощо.

З 1947 р. геоботаніки Всесоюзного аерогеологічного тресту проводили спеціальні дослідження з метою виявлення ботанічних індикаторів нафти і газу. У 1948 р. В.С. Вікторов, К.А. Востокова і М.С. Касьянова на ділянках бітумінозних ґрунтів у Західному Казахстані відзначили деякі своєрідні риси у рослин, що зростали в умовах підвищеної бітумінозності. Так, було

констатовано гігантизм у *Salsola rigida*, *Anabasis aphylla* та видів роду *Suaeda*, повторне цвітіння у *Pyrethrum achilleifolium*, активна повторна вегетація у *Agropyrum sibiricum*. Помічено, що внаслідок гігантизму, повторного цвітіння і повторної вегетації ділянки з підвищеною бітумінозністю виділялись краще розвиненим рослинним покривом.

Проведення досліджень в наступні роки, в яких брали участь Д.Д. Вишивкін, Л.Ф. Воронкова та інші, показало, що на бітумінозних ґрунтах поряд із гігантизмом з'являються деякі хворобливі зміни у рослин — нарости, викривлення, а також потворний непропорційний розвиток усієї рослини; частіше ці аномалії фіксували у представників родини *Chenopodiaceae* і дещо рідше в інших родин.

З окремих аномалій можна спостерігати появу витягнутих (свічкоподібних) форм у *Echinopsilon sedoides*, *Atriplex canum*, *Nanophyton erinaceum*; кулястих форм (внаслідок посиленого галузження бічних гілок) у *Ofaiston monandrum*, *Salicornia herbacea* і видів роду *Petrosimonia*; хворобливого здуття, пригніченості у *Halocnemum strobilaceum*, *Kalidium foliatum*, *Anabasis brachiata* (у останнього супроводжується карликовістю).

Результати цих досліджень (Несветайлова, 1953; Викторов, 1955; Восстокова і др., 1955) використовують у методах пошуку нафти і газу (Карцев та ін., 1954). Із застосуванням геоботанічних ознак зроблено спробу виявлення розсіяної бітумінозності на плато Устюрт. У результаті вдалось встановити існування зони концентрування геоботанічних ознак підвищеної бітумінозності в південній частині плато (Викторов, 1957).

Подібні методи пошуку нафти розробляють у Західній Європі. Так, П. Тіссен-Борнемісса використовував як індикатори нафтогазоносності специфічні зміни, викликані впливом етилену і його гомологів, у рості і розвитку рослин (Rankama, 1947).

Біоіндикацію покладів нафти і газу, що характеризуються наявністю важких вуглеводнів, досліджував В.Д. Авдєєв, але отримані ним дані, на жаль, не були опубліковані (автор брав у них безпосередню участь протягом 1969—1970 рр.). Територія досліджень охоплювала Заволжя і Приуралля. Такими біоіндикаторами він вважав флору «кам'янистих степів», поширених у лісостеповій і степовій зонах Поволжя й Приуралля, що є хоча й досить різними за домінантами угрупованнями, але характеризуються особливим флористичним складом. Вони не мають чіткої зональної приуроченості, а від справжніх степів відрізняються «напівпустельним виглядом» (за візуальністю, а не географічним поширенням). В еколого-топологічному аспекті ці степи приурочені до сухих схилів різної крутизни за наявності ґрунтів невеликої потужності, або останні зовсім не розвиваються і на поверхню виходять поклади пермського періоду — мергелі, доломіти, рідше — вапняки, гіпси, пісковики. Рослини «кам'янистих степів» досить ксеротичні, світлолюбні, вегетативні органи в них часто опушені, що за зовнішнім виглядом нагадує флору напівпустельного типу. Для розвитку такої рослинності необхідні відповідні зовнішні умови (відкритий горбистий рельєф, не покритий лісом). Після знищення цієї рослинності окремі її види добре відновлюються, у зв'язку з цим вони часто заселяють оголені схили.

До складу рослин-індикаторів флори «кам'янистого степу» В.Д. Авдєєв включив види, наведені у табл. 2.25.

2.4. Індикація геологічних порід

До наведеного переліку видів, з одного боку, можна додати такі, ступінь трапляння яких у цих угрупованнях понад 50 %, але вони мають широку еколого-ценотичну амплітуду і оптимум їх зростання знаходиться поза межами угруповань цього типу: ластовень лікарський (*Vincetoxicum hirundinaria*), костриця валіська (*Festuca valesiaca*), келерія гребінчаста (*Koeleria cristata*), люцерна серповидна (*Medicago falcata*), шавлія поникла (*Salvia nutans*), скорзонера стиснута (*Scorzonera stricta*), ковила волосиста (*Stipa capillata*) тощо, які, безумовно, не є індикаторами. З іншого боку, більш-менш рідкісні види, ступінь трапляння яких нижчий за 10 %, проте оптимум зростання їх знаходиться саме у цих умовах: житняк пустельний (*Agropyron desertorum* — 0,2), цибуля лінійна (*Allium lineare* — 2,0), ц. нерівнобічна (*A. obliquum* — 0,2), ц. пряма (*A. strictum* — 4,4), бурачок звивис-

Т А Б Л И Ц Я 2.25. Перелік видів «кам'янистого степу», сукупність яких індікує поклади нафти у Заволжі й Приураллі

Вид	Трапляння, % кількості ділянок	
	Татарстан (56 ділянок)	Башкортостан (45 ділянок)
<i>Agropyron pectinatum</i> — житняк гребінчастий	12	47
<i>Allium globosum</i> — цибуля шароподібна	20	9
<i>A. rubens</i> — ц. червонувата	—	18
<i>Alyssum lenense</i> — бурачок ленський	—	36
<i>Amygdalus nana</i> — мигдаль низький	18	22
<i>Artemisia salsoloides</i> — полин солянковидний	5	11
<i>Asperula petraea</i> — маренка кам'яниста	2	15
<i>Aster alpinus</i> — айстра альпійська	23	40
<i>Astragalus austriacus</i> — астрагал австрійський	64	22
<i>A. helmii</i> — а. Гельма	7	20
<i>A. macropus</i> — а. великорожковий	9	31
<i>A. testiculatus</i> — а. яйцеплодий	13	11
<i>A. wolgensis</i> — а. волзький	11	27
<i>A. zingerii</i> — а. Цингера	20	16
<i>Carex pediformis</i> — осока стоповидна	66	76
<i>Centaurea marschalliana</i> — волошка Маршалла	55	51
<i>C. ruthenica</i> — в. руська	11	29
<i>C. sibirica</i> — в. сибірська	—	24
<i>Clausia aprica</i> — клаузія сонцелюбна	9	40
<i>Crambe tataria</i> — катран татарський	4	9
<i>Echinops ritro</i> — колючник круглоголовий	59	73
<i>Elytrigia lolioides</i> — пирій пажитницевий	13	—
<i>Ephedra distachya</i> — ефедрa двоколоскова	11	27
<i>Eremogone koriniana</i> — пустельниця корина	—	31
<i>Euphorbia sequieriana</i> — молочай Сег'є	29	71
<i>Erucastrum elongata</i> — рогач видовжений	2	16
<i>Galatella villosa</i> — солонечник волохатий	14	46
<i>Galium octonarium</i> — підмаренник восьмилисточковий	54	82
<i>Gypsophila altissima</i> — гіпсолубка найвища	70	49
<i>Hedysarum argyrophyllum</i> — солодушка срібнолиста	—	27

Р о з д і л 2. Індикація стану екосистем та їх забруднення

Закінчення табл. 2.25

Вид	Трапляння, % кількості ділянок	
	Татарстан (56 ділянок)	Башкортостан (45 ділянок)
<i>H. gmelini</i> — с. Гмеліна	36	2
<i>H. grandiflorum</i> — с. великоквіткова	23	40
<i>H. rasoumovianum</i> — с. Разумовського	4	18
<i>Helictotrichon desertorum</i> — вівсюнець пустельний	14	24
<i>Hieracium virosus</i> — нечуйвітер отруйний	11	46
<i>Iris pumila</i> — півники карликові	2	7
<i>Jurinea arachnoidea</i> — юринея павутиниста	39	60
<i>Koeleria sclerophylla</i> — келерія жорстколиста	32	42
<i>Krascheninnikovia ceratoides</i> — крашенинніковія рогата	9	24
<i>Linum flavum</i> s. l. — льон жовтий	25	18
<i>Meniocus linifolius</i> — плескатоплідник льонолистий	14	9
<i>Onosma simplicissimum</i> — оносма найпростіша	71	87
<i>Oxytropis floribunda</i> — гострокільник різнобарвний	5	18
<i>O. hippolitii</i> — г. Іполіта	20	7
<i>O. spicata</i> — г. колосистий	9	53
<i>Polygala sibirica</i> — китятки сибірські	11	38
<i>Potentilla arenaria</i> — перстач пісковий	57	73
<i>Tanacetum millefolium</i> — пижмо тисячолісте	32	44
<i>T. sclerophyllum</i> — п. жорстколисте	—	18
<i>Scabiosa isetensis</i> — шершавниця ісетська	29	47
<i>Scorzonera austriaca</i> — скорзонера австрійська	23	38
<i>Scutellaria oxyphylla</i> — щитівниця гостролиста	—	22
<i>Stipa korshinskii</i> — ковила Коржинського	29	22
<i>S. lessingiana</i> — к. Лессинга	36	29
<i>S. sareptana</i> — к. сарептська	30	4
<i>Thymus baschkiriensis</i> — чебрець башкирський	18	24
<i>Th. guberliensis</i> — ч. губерньський	36	34
<i>Th. cimicinus</i> — ч. клонавий	30	11
<i>Verbascum foenicum</i> — дивина фіолетова	11	31
<i>Viola ambigua</i> — фіалка сумнівна	38	58

тий (*Alyssum tortuosum* — 7,2), полин Лерхе (*Artemisia lerchiana* — 0,9), астрагал каменоломний (*Astragalus rupifragus* — 4,0), а. борознистий (*A. sulcatus* — 2,2), а. тонколистий (*A. tenuifolius* — 4,0), а. рогатий (*A. cornutus* — 0,4), кучерявка кушова (*Atraphaxis frutescens* — 0,2), гвоздика гостровидна (*Dianthus acicularis* — 0,7), колючник круглоголовий (*Echinops spaerocephalus* — 0,2), молочай хрящуватий (*Euphorbia glareosa* — 2,7), солонечник найвужчий (*Galatella angustissima* — 0,9), с. Гаупта (*G. hauptii* — 4,0), гоніолімон високий (*Goniolimon elatum* — 7,7), лещиця Патріні (*Gypsophila patrinii* — 0,2), юринея дрібноквіткова (*Jurinea multiflora*), левкої запашний (*Matthiola fragrans*), гірськоколосник щитковий (*Orostachys thyrsiflora*), бедринець титанолубний (*Pimpinella tragium* subsp. *titanophila*), шивереція гикавковидна (*Schivereckia berteroides*), рутвиця смердюча (*Thalictrum foetidum*), тюльпан Біберштейна (*Tulipa biebers-teinii*), фіалка карликова (*Viola pumila* s. l.).

Аналіз списку показує, що у ньому немає жодного виду 5-го класу постійності, тобто частота трапляння понад 80 %, а до 4-го класу належать

2.4. Індикація геологічних порід

лише 12 видів. Це означає, з одного боку, відсутність окремих видів, що були б надійними індикаторами для пошуку покладів нафти, а з іншого — доволі різномірний, «строкатий» склад такої флори, яку можна було б розкласти на окремі групи. Разом з тим за структурою і домінуючим складом описані угруповання досить різні, вони ніби «пронизані» згаданими характерними видами, склад яких коливається від конкретних умов.

Під час дослідження степів В.Д. Авдєєв звернув увагу на те, що така своєрідна флора трапляється на південному сході Татарстану і на півдні Башкортостану, обмежена з півночі р. Кама, а із заходу — р. Волга, тобто регіоном, багатим на поклади нафти, тоді як інші регіони Татарстану визначені геологами як безперспективні щодо неї, хоча візуально придатні території для оселення таких видів тут є. Місцезнаходження «кам'янистих степів» такого типу загалом збігаються з покладами нафти, хоча зрозуміло, що кожне з них не може бути діагностовано через вплив інших зовнішніх чинників, зокрема, відсутності відповідних форм рельєфу, високого заліснення, заболочення чи розорювання територій (рис. 2.18, 2.19). Відзначимо, що більшість названих видів (або їх близькі аналоги) трапляється в Україні на виходах крейди басейну р. Сіверський Донець і формує фрагменти таких угруповань.

Для пояснення механізму такого зв'язку В.Д. Авдєєв спирався на думку геолога В.А. Соколова (1956), який вказував, що вихід нафти у вигляді її вільного впливу на земну поверхню як результат міграції з глибше розмішених нафтогазоносних порід — явище дуже рідкісне. Значно частіше фіксуються видимі виходи газів, таких, як метан, етан, пропан і бутан, у вигляді непомітних для ока хімічних і біохімічних явищ, що заслуговують на увагу. Щодо мікрогазопроявів, які відбуваються внаслідок міграції глибинних газів, В.А. Соколов мав на увазі не стільки земну поверхню і ґрунтовий покрив, де помітити ці явища складно, скільки підґрунтові породи і верхні шари корінних порід, де ці явища фіксують.

Як слушно вважав В.Д. Авдєєв, метан не маркує місце покладів нафти, оскільки, по суті, є болотним газом. Йдеться про так звані важкі вуглеводні, що становлять 30—47 % у складі нафти Татарстану й Башкортостану. Однак при цьому наївно було б думати, що за наявності цих індикаторів прямо по вертикалі на глибині знаходиться нафта. Доведено, що виходи газів залежать від структури геологічних порід, які залягають вище. На думку В.А. Соколова (1956), гази, що мігрують і доходять до земної поверхні, формують газову аномалію, яка виявляється у вигляді найвищих концентрацій у межах нафтогазоносних площ, але може мати і складніший характер. Аномалії можуть бути розміщені як під склепінням структури, так і над її крилами або навіть на відстані від них. У експедиції, очолюваній В.Д. Авдєєвим, ми не раз спостерігали таке цікаве явище: на розмішених поруч схилах, близьких за всіма зовнішніми ознаками, в одному разі набір названих видів був наявний, в іншому — відсутній.

Разом з тим використання фітоіндикаторів доцільне. Якщо геофізичні методи дають змогу з великою точністю оконтурювати відповідні підземні структури, але не дають відповіді, чи є у них нафта, то рослинні індикатори можуть допомогти розв'язати це питання, тобто їх застосовують як допоміжні.

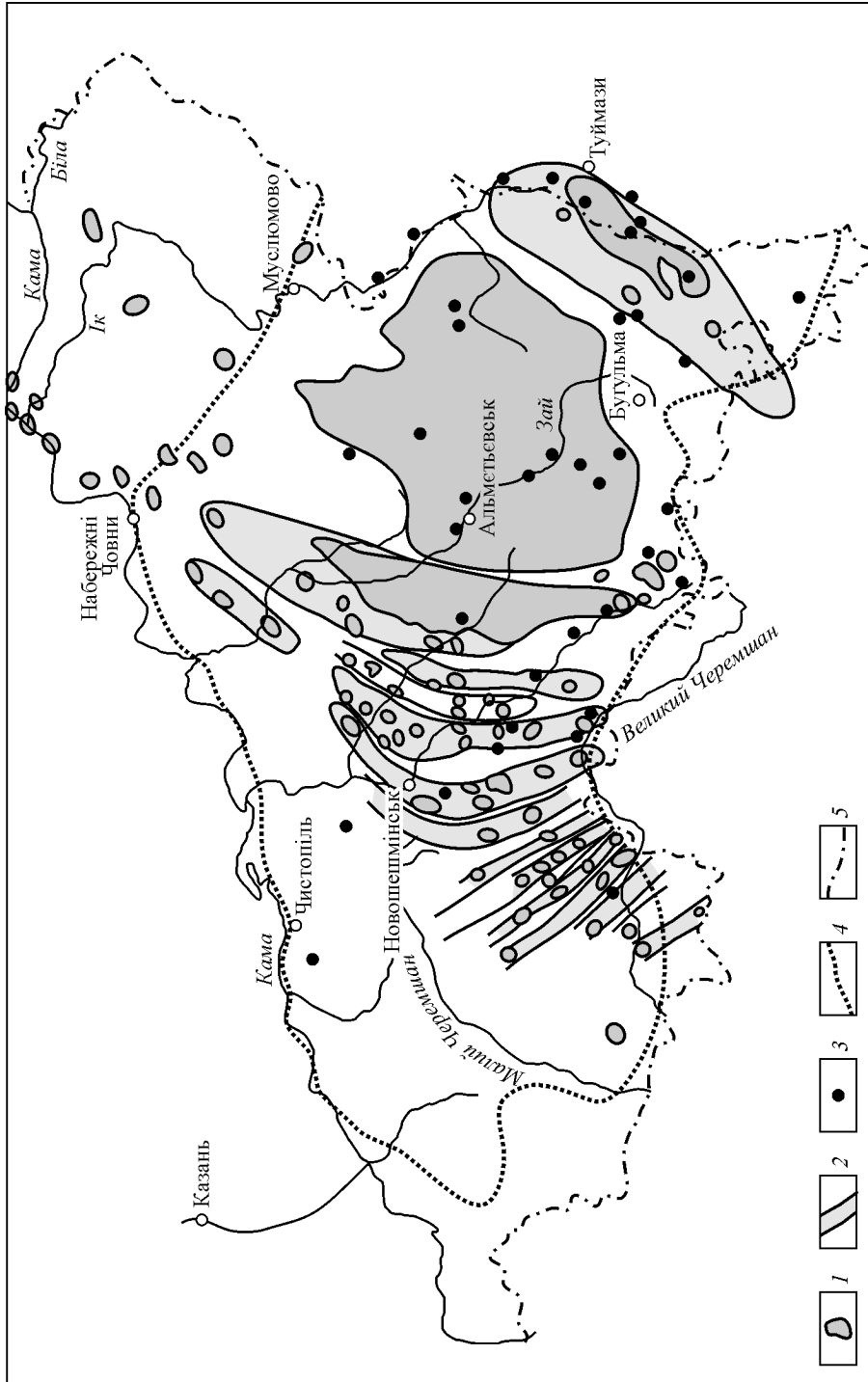


Рис. 2.18. Розподіл рослинності «кам'янистого степу» стосовно зон нафтогазонакопичення у Закам'ї (Татарстан) (Авдеев, неопубліковані дані):

1 — родовища нафти; 2 — зони нафтогазонакопичення; 3 — ділянки «кам'янистого степу»; 4 — межа дослідженої території; 5 — кордон Татарстану

2.4. Індикація геологічних порід

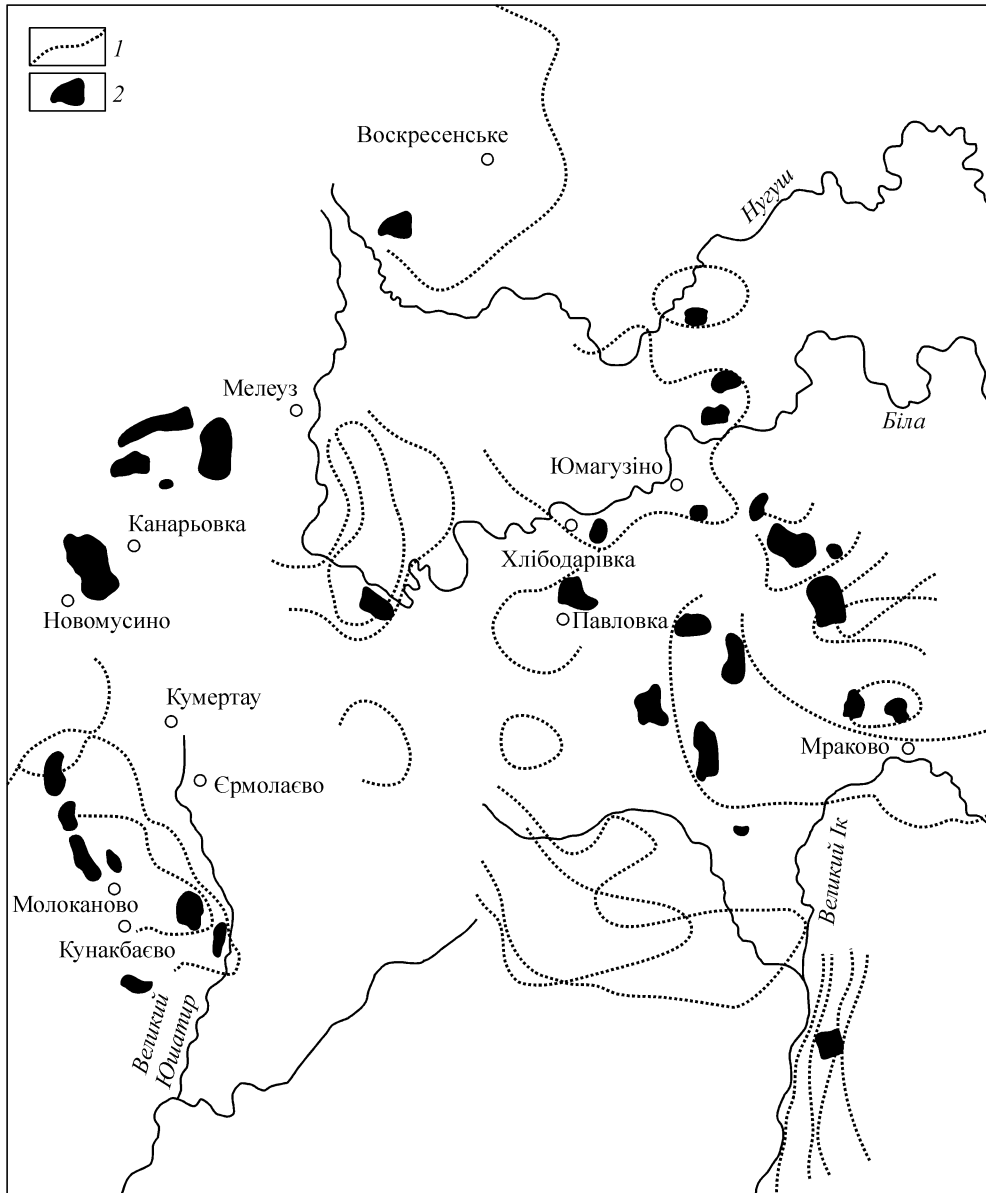
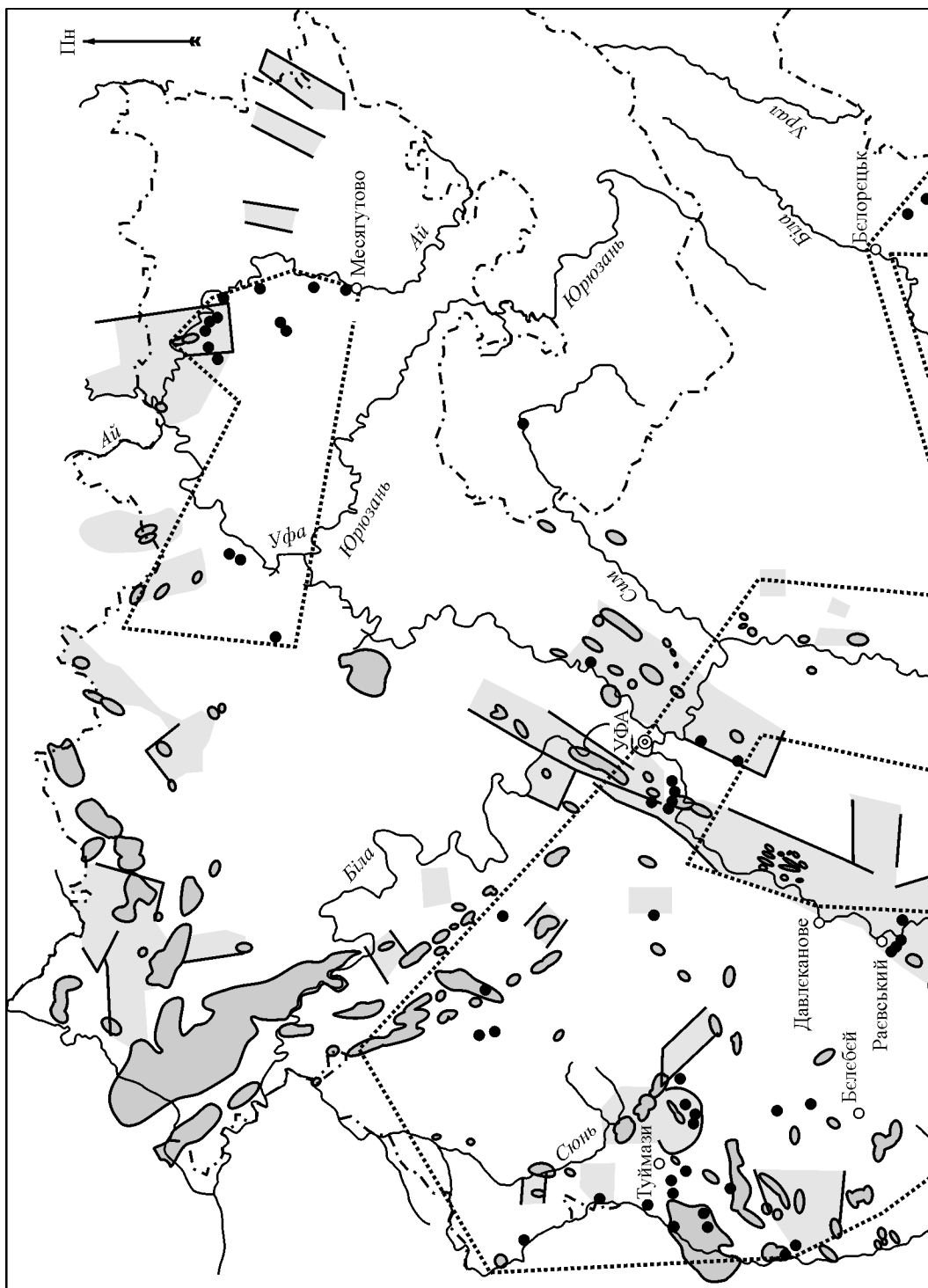


Рис. 2.19. Поширення індикаторної рослинності «кам'янистого степу» в нафтогазоносних зонах Приуралля (Авдеев, неопубліковані дані):

1 — зони підвищеної концентрації важких вуглеводнів; 2 — ділянки індикаторної рослинності

При цьому В.Д. Авдеев наводить приклади пунктів зростання індикаторних видів, які він відзначив раніше, ніж геологи відкрили нафту: с. Метелі біля р. Ай (1962), район с. Тумутук (1961), між р. Біла та с. Мраково (1962). Вчений зафіксував перспективні ділянки в Заураллі в районі Белорецьк-Сібая, у якому тоді нафторозвідники ще не працювали (рис. 2.20).

Розділ 2. Індикація стану екосистем та їх забруднення



2.4. Індикація геологічних порід

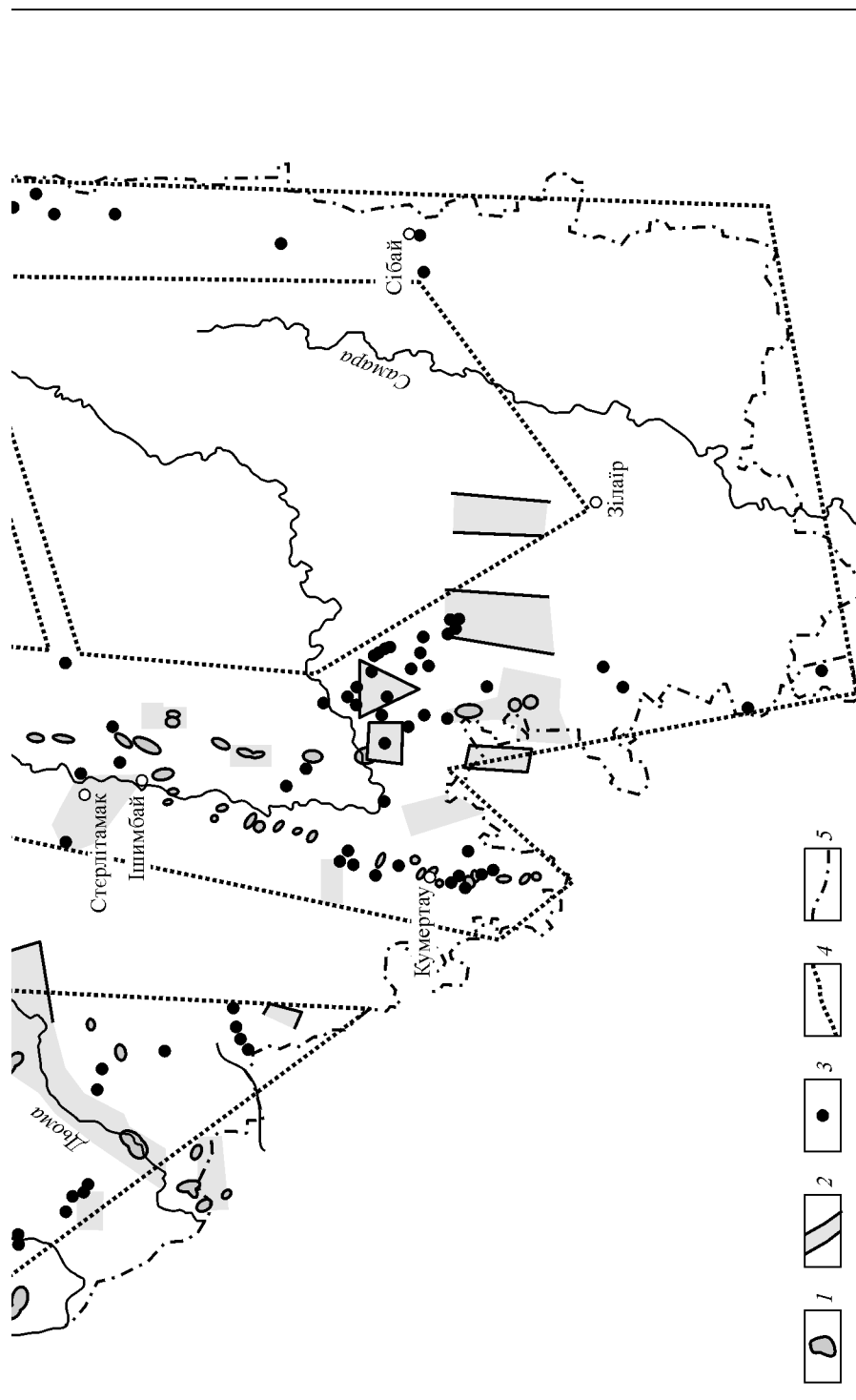


Рис. 2.20. Загальна схема поширення ділянок «кам'янистого степу» та розміщення нафтогазоносних зон у Заволжі та Приураллі (Башкортостан) (Авдеев, неопубліковані дані):

1 — нафтові й газові родовища; 2 — перекативні ділянки за даними геологів; 3 — ділянки «кам'янистого степу»; 4 — межа дослідженої території; 5 — кордон Башкортостану

Р о з д і л 2. Індикація стану екосистем та їх забруднення

Натомість у місцях, де вели інтенсивні пошуки нафти (села Муради-мово, Акташ та Новонікольське), відповідні біоіндикатори на відповідних типах рельєфу не були зафіксовані. У перспективі відсутність там покладів нафти підтвердили.

Наведені приклади вказують на те, що прямих індикаторів певних корисних копалин не існує. Разом з тим допоміжна, посередня біоіндикація, що свідчить про характер структури геологічних порід, певні процеси, які відбуваються в них, дає цінну інформацію, яку можуть і мусять використовувати геологи.

Дотепер проблема пошуку нафти і газу з використанням рослин-індикаторів залишається однією з найменш розроблених. Найбільше ускладнення полягає в тому, що польові спостереження не дають змогу чітко відділити специфічну дію нафтових бітумів від впливу сполук, які можуть супроводжувати нафтові поклади і давати ореоли розсіяння навколо них, але можуть траплятись і без зв'язку з нафтою (йодиди, броміди, борати). Часто це призводить до різних непорозумінь під час розробки прогнозів, тому ботанічні методи виявлення покладів нафти і газу потребують суттєвого удосконалення.

Паралельно розробляють й інші методи, наприклад, оцінюють органічні речовини підземних вод, які залягають у нафтогазоносних районах. Для цього використовують такі показники, як тип води, мінералізація, відношення вмісту гелію до аргону, підвищений вміст метану та відсутність кисню. На такі показники відповідно реагує мікрофлора, що може бути індикатором (Альтовський, 1962; Швець, 1970).

Отже, біологічні методи пошуку корисних копалин інтенсивно розробляються і отримують все більшого визнання у практиці геологорозвідувальних робіт.

РОЗДІЛ 3

ІНДИКАЦІЯ ЗМІН ЕКОСИСТЕМ У ПРОСТОРІ Й ЧАСІ

3.1. ІНДИКАЦІЯ КЛІМАТУ

3.1.1. Індикація палеоклімату і стратиграфії геологічних відкладів

Індикація відіграє важливу роль у розвитку наук, які займаються дослідженням історичних змін на нашій планеті (геологія, палеокліматологія, палеонтологія тощо). Хоча раніше на цих аспектах індикації не наголошували, однак за останні роки на них звертають особливу увагу (Клімат ..., 2004), бо, по суті, це один з основних методів дослідження, завдяки якому формується відповідна основа історизму (еволюції), спадковості, визначається місце тих або інших геологічних порід у системі їх відкладів.

Можна виділити два основні напрями біоіндикації історичних змін: *стратиграфію* і *палеокліматологію*, які тісно пов'язані між собою.

Стратиграфія неможлива без біоіндикації, оскільки близькі за фізичним або хімічним складом осадові породи (вапняки, пісковики тощо) саме завдяки наявності в них викопних решток тварин і рослин можна ідентифікувати, віднести до того чи іншого періоду, зіставити з аналогічними породами інших регіонів, і таким чином дослідити історію розвитку нашої планети. Деякі осадові шари, особливо морського походження, містять викопні рештки тварин і рослин. Ці випадкові сліди вимерлої фауни і флори, їх зміна в стратиграфічному розрізі дає, хоч і не повну, та все ж чітку картину розвитку життя географічних міграцій фауни з часом, що використовується для біоіндикації, та змін клімату (рис. 3.1). Організми у верхній частині розрізу відкладені пізніше, ніж ті, що збереглись в нижній. Для спрощення вважають, що ідентична біота розвивалась скрізь в цей самий час, тому можна скласти стратиграфо-біотичну колонку, придатну для всіх районів певного континенту. З одного боку, простежуючи зміну організмів у викопному стані на геологічних розрізах, з іншого — ідентичність цих організмів у різних регіонах земної кулі, вчені зробили висновки щодо характеру кліматичних змін, які відбувались на планеті.

Палеоклімат, на відміну від геологічних порід або скам'янілих решток організмів, не залишає прямих слідів, не зберігається, тому для його оцінювання використовують непрямі методи, зокрема біоіндикацію. Палеокліматологу на відміну від метеоролога не потрібен жоден інструмент: ні термометр, ні дощомір, ні барометр. Він вивчає геологічні та палеонтологічні дані, шукає ті ознаки, що відображають характер клімату, тому біоіндикаційний метод тут є одним з найголовніших.

Р о з д і л 3. Індикація змін екосистем у просторі й часі

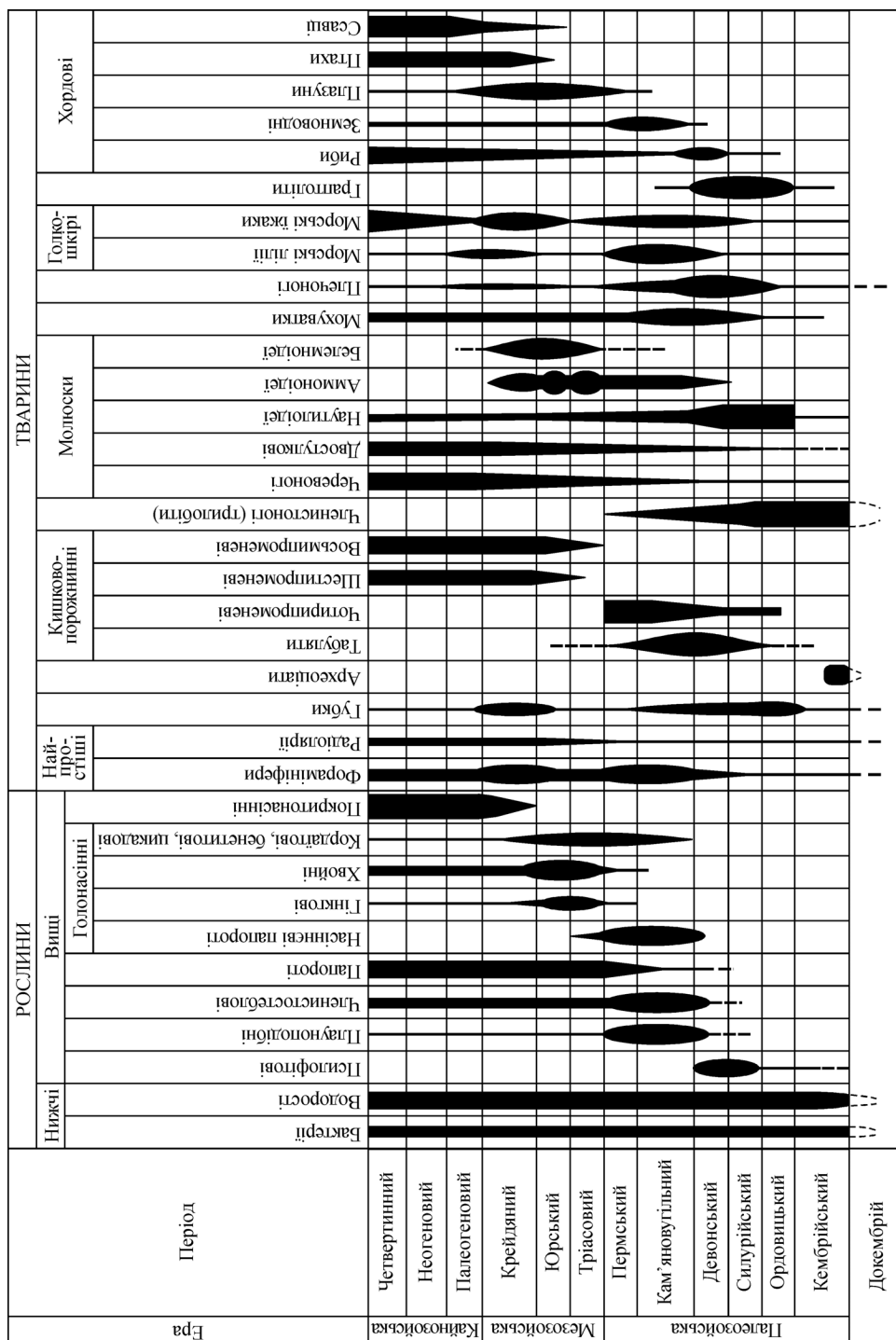


Рис. 3.1. Схема геологічного поширення основних груп органічного світу (Левитес, 1970)

3.1. Індикація клімату

У процесі вивчення природних умов минулого отримують інформацію про кліматичні умови віддалених епох, адже процеси формування осадових відкладів, вивітрювання гірських порід, розвитку водойм, існування живих організмів залежали від атмосферних факторів. Інтерпретація матеріалів щодо природних умов геологічного минулого пов'язана з певними труднощами. Однією з них є необхідність використання принципу актуалізму, тобто припущення, що в минулому існували такі самі зв'язки між кліматом і природними явищами, які існують нині. Хоча, з погляду багатьох дослідників, можна вважати доведеним з високим ступенем ймовірності встановлення найзагальніших закономірностей кліматичних умов геологічного минулого — температурного режиму, вологості, вмісту CO_2 у тропосфері тощо (Левитес, 1970).

Під час дослідження кліматів минулого використовують дані щодо структури осадових порід, геоморфологічних показників та матеріали про викопні флору і фауну. В основу першого підходу покладено добре вивчені зв'язки літогенезу з кліматичними факторами. Так, зокрема, в умовах вологого і жаркого клімату відбувалось інтенсивне хімічне вивітрювання гірських порід, що призвело до руйнування нестійких мінералів. За умов сухого і жаркого клімату хімічне вивітрювання було менш інтенсивне, за таких умов більшого значення набувало руйнування гірських порід під дією вітру й коливань температури, коли відбувалось накопичення гіпсу, кам'яної солі, доломітів. Ще менш суттєвим було хімічне вивітрювання в умовах холодного клімату, коли переважали процеси фізичного вивітрювання, за якого зберігались малостійкі в хімічному відношенні мінерали. Умови зволоженості сприяли накопиченню вугілля, залізних руд, каолінів, бокситів (Вахрамеев, 1985). Для вивчення режиму атмосферних опадів і формування льодовикового покриву широко застосовують геоморфологічні показники. Серед них дані щодо положення берегової лінії океану, висоти снігової лінії в горах, матеріали щодо змін рельєфу під впливом льодовиків, коливання рівня замкнутих водойм (наприклад, Каспію). Також для вивчення умов зволоження й термічного режиму суттєвими є дані щодо характеру викопних ґрунтів (зокрема, сліди вічної мерзлоти дають змогу встановити межі зон із холодним кліматом), географічного розподілу живих організмів, особливо рослин (зокрема, результати аналізу викопного пилку та спор рослин), що дають можливість судити про склад рослинного покриву цього регіону.

Для визначення палеотемператур використовують метод вмісту нукліда ^{18}O у викопних рештках водяних тварин. Встановлено, що відношення кількості ^{18}O до ^{16}O у черепашках молюсків та інших рештках морських організмів залежить від температури й знижується в напрямку низьких температур (високих широт і високогірних районів). Проаналізувавши перелічені методи, варто зазначити, що за винятком відносно короткого сучасного проміжку часу майже всі наявні дані щодо кліматів минулого стосуються режиму температури повітря біля земної поверхні, температури поверхні суходолу, температури водойм і меншою мірою — режиму зволоження.

Давня рослинність, як і тваринний світ, є основним біологічним свідком кліматів минулого. Склад палеофлористичних угруповань, виявлення

палеофлористичної зональності дають змогу відповідно інтерпретувати ці дані в кліматичному аспекті (Чумаков, 2004). Багато дослідників вважають такий метод палеокліматичних реконструкцій за допалеогеновими флорами якщо не єдиним, то, принаймні, провідним. Ступінь надійності викопних рослин, як показників клімату, зростає, коли їх кількість дає можливість провести статистичну обробку матеріалу. Наймасовішим та широко поширеним палеоботанічним матеріалом є спори і пилок давніх рослин. Палеопалінологічні матеріали дають усереднену характеристику флори на відміну від рослинних макрозалишків, які приурочені до місць зростання. У процесі інтерпретування комплексів за різними параметрами можна відтворити кількісні співвідношення таксонів, приурочених до певних місць зростання. За аналогом з відповідними рангами таксонів сучасної флори можна припустити приналежність рослин до кліматичних умов помірних, субтропічних або тропічних зон, а також до певних параметрів вологозабезпеченості (мезофіти, ксерофіти, гігрофіти).

На основі узагальнення цих даних будують палеобіогеографічні карти, що разом з літолого-палеогеографічними дають можливість реконструювати палеокліматичні пояси (Чумаков, 2004). На сьогодні розроблено методику не лише якісних, а й кількісних параметрів палеоклімату (Герман, 2004).

У назвах геологічних епох, періодів використані назви біологічних об'єктів, які несуть смислове навантаження і є індикаторами. Астрофізичний вік Землі оцінюють 5—6 млрд років, а вік земної кори — 4,6 млрд років. Найстарішим документованим слідом живих організмів є 2,7 млрд років, з цього роблять висновки, що життя існує близько 4 млрд років.

Усю історію формування Землі ділять на два великі еони: криптозой — таємного життя, що тривав понад 3 млрд років, і фанерозой — відкритого (явного) життя — 570—600 млн років.

Криптозойський еон розпочався з моменту утворення Землі — 4,6 млрд років тому. Він охоплює період формування протокори й протоокеану і закінчується широким поширенням високорозвинених організмів з добре вираженим зовнішнім скелетом. Криптозой прийнято поділяти на архейську та протерозойську ери, кожна з яких тривала близько 2 млрд років.

Індикувати ці ери важко, оскільки прямих викопних решток організмів немає, проте, з одного боку, наявність слідів амінокислот, кулеподібних і паличкоподібних тіл біологічного походження, з іншого — відсутність викопних рослин чи тварин, засвідчують існування простих анаеробних форм життя, які не могли фосилізуватись.

Нині в докембрійських відкладах різних континентів відкрито сотні місцезнаходжень поховань мікроорганізмів. У їх складі наявні рештки різних за біологічною природою груп мікро- і макроскопічних бактерій, ціанобактерій, грибів, різних водоростей, фауністичні рештки, велика кількість решток палеобіоти, що не піддається ідентифікації.

Знахідки найдавніших мікрофосилій засвідчують те, що близько 4 млрд років тому у водному середовищі первісних океанів з'явилися перші живі організми, які мали гранично простий і примітивний фізіологічний апарат. Ними могли бути своєрідні бактерії, які характеризувались низькоенерге-

3.1. Індикація клімату

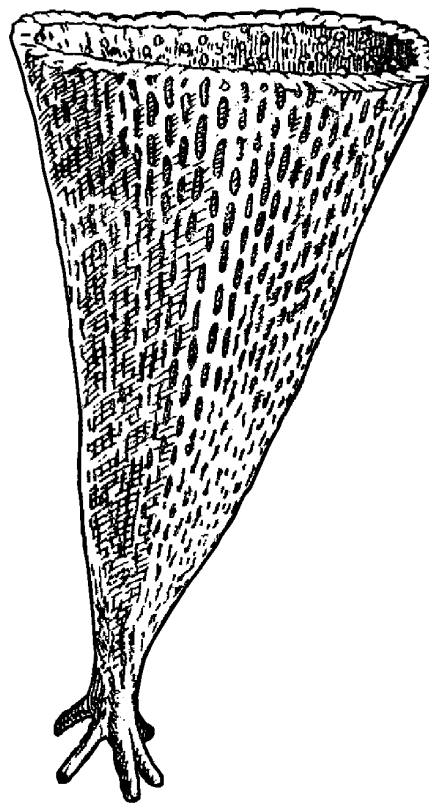
Рис. 3.2. Губка роду *Ventriculites* — представник фауни архейської ери (Левитес, 1970)

тичною формою безкисневого фотосинтезу. Можна припустити, що поширення їх обмежувалось розміщенням джерел сірководню. Поява ціанобактерій (синьозелених водоростей), здатних до високоенергетичної форми фотосинтезу, визначила можливість широкого розселення цих прокариотів у водному середовищі. З появою достатньої кількості вільного кисню спрацював механізм зворотного зв'язку, який стримував збільшення кількості кисню в атмосфері, зберігаючи його на рівні близько 1 % вмісту сучасної атмосфери.

Архейська ера (3,6—2,6 млрд років), що представлена в Україні відкладами Українського щита, є початковим етапом формування земної кори і зародження життя. Мінерали цього періоду мають інший хімічний склад, ніж ті, які утворились пізніше. Зокрема, відклади заліза представлені FeS , FeO , а не Fe_2O_3 , що засвідчують недостатню кількість кисню в атмосфері, тому цю еру називають аноксигенною. Наявність вищих форм розвитку строматолітів, мікрофітолітів, комплексу кутикулових спор засвідчує масове існування синьозелених водоростей, грибів. Припускають, що в архей були широко розвинуті одноклітинні мікроскопічні організми, а можливо, й багатоклітинні, але без мінерального скелета. Численні знахідки різноманітних строматолітів синьозелених водоростей у рифейських відкладах дають змогу розмежувати три комплекси і зробити висновок про те, що близько 1,6—1,3 млрд років тому було досягнуто рівня організації еукаріот, що має виняткове значення для еволюції життя на Землі.

У цих же породах знайдено відбитки медуз, черв'яків, восьмипроменевих коралів, поріфер (рис. 3.2), тобто багатьох груп безхребетних, що є вагомим доказом наступного складнішого етапу розвитку Землі.

Протерозойська ера (2600—570 млн років) ділиться на нижній і верхній протерозой, а останній включає два періоди: рифейський та вендський. Додатковим аргументом щодо панування в цю епоху фотосинтезуючих й аеробних примітивних організмів, які не збереглись, є відповідний хімічний склад порід, що містять оксиди заліза (Криворізький і Білозерський залізорудні басейни). Вони могли сформуватись лише за наявності вільного кисню, яким була насичена атмосфера. Утворення графітів у цей період



пов'язують з накопиченням в осадах вільного вуглецю, який міг закріплюватися у карбонатах, а отже, у водному середовищі були організми, оболонки яких могли фіксувати карбонати кальцію.

«Візитною карткою» палеонтологічного життєопису докембрію є *строматоліти*. Ці дуже своєрідні вапнякові споруди є продуктом життєдіяльності синьозелених водоростей, які, на думку деяких учених, створювали їх для захисту від згубного сонячного ультрафіолету.

Строматоліти, які раніше помилково вважали докембрійськими колоніями коралів, є надзвичайно оригінальними спорудами чи рифами. Вони складаються з горбистих кірок карбонату кальцію, що осаджується на зовнішній поверхні колонії одноклітинних синьозелених водоростей. Унаслідок життєдіяльності цих водоростей строматоліти утворюються і дотепер. Якраз сучасні представники водоростей і дали можливість розшифрувати їх давню природу, а також переконатись у відповідності архітектури строматолітових споруд до певних різновидів синьозелених водоростей.

Крім строматолітів є й інші продукти життєдіяльності докембрійських синьозелених водоростей — *мікрофітоліти*, розміри яких коливаються від декількох міліметрів до декількох сантиметрів. Вони утворюються внаслідок відкладення водоростями сезонних карбонатних кірок навколо окремих уламків гірських порід на дні водойм.

Останнім часом розпочато вивчення «молекулярних скам'янілих решток» як біомаркерів еволюційних процесів. Це складні органічні молекули, що збереглись у біогенній речовині — керогені. Розшифрування біомолекул дає змогу відновлювати хронологію появи великих груп організмів на Землі. У подальшому такі дослідження сприятимуть створенню біохімічної шкали геологічного часу.

На сьогодні є певні підстави стверджувати ймовірність появи й поширення багатоклітинних тварин десь на початку рифейського періоду, коли фотосинтетична діяльність примітивного рослинного світу створила в атмосфері парціальний тиск кисню, який значно перевищив пастерівський рівень оксигенізації.

У наш час ґрунтовні уявлення про докембрійських тварин дає доволі добре вивчена викопна фауна «термінального рифею». Вперше представників цієї фауни знайшов геолог Р. Сирігт у напівпустельному гірському районі рудника Едіакари, розміщеного північніше від м. Аделаїда (Південна Австралія). Ця фауна належить до потужної товщі білих кварцитів Раунслі (вік 650—700 млн років), що утворюють верхню частину формації Паунд серії Уїлпена. Потужність цієї серії досягає 6 км. Фауну Едіакари вважають тепер одним з феноменів палеонтології докембрію. У процесі її багаторічного дослідження виявлено 29 видів, що належать до 25 родів безхребетних морських тварин. Із них 13 родів медузоподібних, а також численні кільчасті черви, безпанцирні трилобіти й петанолами (це досить екзотичні організми, дуже схожі на сучасні «м'які корали» (альціонарії) чи «морське пір'я» (пенатулярії)).

Нині у відкладах вендського періоду відзначено таких безхребетних тварин: бентоносні та пелагічні кишковопорожнинні класів Hydrozoa, Siphonophora, Conulata Anthozoa; кільчасті черви, поліхети; членистоногі класів Trilo-

3.1. Індикація клімату

bitomorpha, Crustacea, Orpuchomorpha; погонофори; губки, багатоклітинні водорості — вендотеніди та чимало проблемних решток, копролітів, слідів життєдіяльності невизначених типів організмів (Гниловская и др., 1988).

У вендському періоді з'явилися кнідарії (кишквопорожнинні, жалкі) — одні з найдавніших багатоклітинних. Це переважно морські поодинокі або колоніальні організми, для яких характерні дві життєві форми: прикріплений поліп і вільноплаваюча медуза.

Відмінною рисою фауни пізнього протерозою є відсутність у її представників мінеральних скелетних утворень. Водночас дивує чудова збереженість і численність відбитків безхребетних тварин. Це можна пояснити або відсутністю на той час труподів та інших організмів-деструкторів, або незначною їх роллю у трофічних системах. Важливо зазначити наявний гігантизм у різних великих груп вендської фауни. В її комплексах трапляються медузоїди діаметром понад 0,5 м, дікінсонії довжиною 1,0 м та перистоподібні колоніальні чарноїди довжиною понад 1,0 м. Це, очевидно, засвідчує філогенетичний глухий кут в еволюції цих тварин.

Значний інтерес для вчених становлять рештки вендсько-едіакарської біоти, виявлені у відкладах венду України. Насамперед йдеться про широківідому численну фауну переважно медузоїдних Українського Придністров'я і виявлені протягом останніх років сліди життєдіяльності морської іхнофауни (м'якотілі тварини, що зариваються у ґрунт). Нині також вивчені рештки флори венду, різні водорості та гриби (Гниловская и др., 1988).

Фанерозойський еон — це наступний, хоча і набагато коротший, ніж криптозой, етап історії формування Землі. Він характеризується наявністю власне різноманітних решток організмів, на основі яких можна зробити детальніший поділ порід і часу на ери, періоди та епохи, відстежити відповідні зміни клімату.

Палеозойська ера (570—230 млн років) індикуються багатством форм рослинного (мохів, плауноподібних, хвощоподібних, папоротеподібних, голонасінних) і тваринного світів (в морях — трилобітів, кишквопорожнинних граптолітів, коралів, брахіоподів, червононогих молюсків, риб; на суходолі — комах, амфібій, рептилій) і швидкою, порівняно з попередніми, їх еволюцією. Зокрема, життя вийшло на суходіл, ускладнився колообіг, почали утворюватись відклади порід органічного походження, формуватись ґрунти. Палеозойська ера поділяється на шість великих періодів, сліди яких у вигляді відповідних геологічних порід добре індикуються за фосилізованими рослинними і тваринними організмами.

Кембрійський період (570—500 млн років) характеризувався відкладами кварцових пісковиків, алевролітів та аргілітів, які відомі в Україні лише зі свердловин району Карпат на глибині від 180 до 4000 м і мають потужність від 350 до 1200 м. Це засвідчує, що лише в районі Карпат існував морський басейн, а більшість території України була суходолом. Кембрійський період характеризувався наявністю лише водяних організмів. Відбувався розквіт синьозелених і червоних водоростей, організмів своєрідного типу — археоціат (близькі до губок), трилобітів і брахіопод. З'явилися кишквопорожнинні коралоподібні поліпи — табуляти, вищі ракоподібні (остракоди), примітивні двостулкові, головоногі молюски — хіоліти (карпоїдеї), перші напівхор-

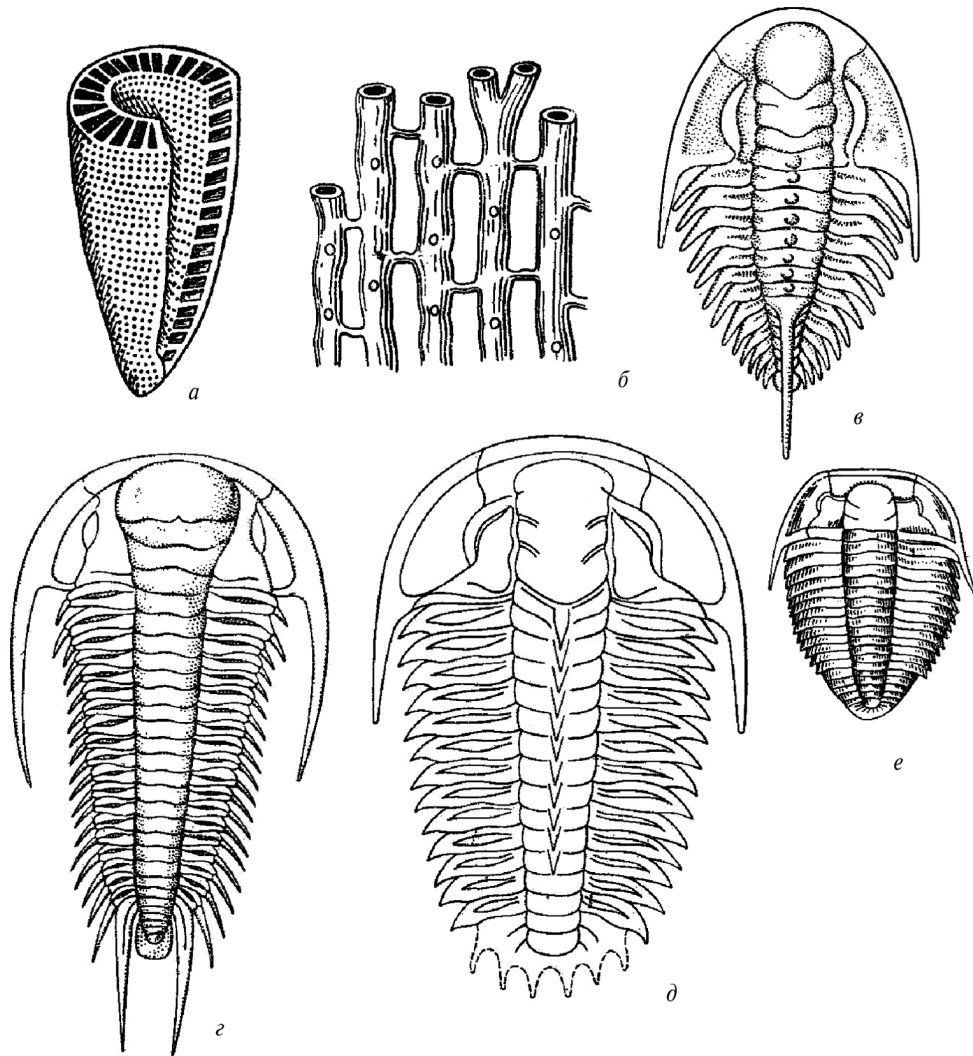


Рис. 3.3. Індикатори фауни кембрійського періоду (Левитес, 1970):
 а — археоціат (*Archaeocyathus*); б — табулята *Syringopora*; трилобіти: в — *Olenellus*; г — *Paradoxides*;
 д — *Olenoides*; е — *Olenus*

дові — граптоліти. Виникли організми неясного систематичного положення, що нагадували зуби, можливо, риби, молюски чи поліхети, які отримали назву «коноданти». Поділ кембрійських відкладів діагностують за *трилобітами* (рис. 3.3).

Залишки однотипних безхребетних як сучасних тропічних, так і помірних зон свідчать, що широтної зональності органічного світу не існувало, однак зафіксовано відмінність між Атлантичним і Тихоокеанським зоогеографічними регіонами, яка обумовлена не кліматом, а географічним бар'єром. Вимирання організмів, що формували рифи (археоціат), і збіль-

3.1. Індикація клімату

шення трилобітів, які жили в умовах накопичення мулу, свідчить, що клімат ставав менш посушливим, вологішим, а збільшення опадів призводило до розвитку денудаційних процесів, виносу з материків мулу та відкладення його в морях.

Ордовицький період (500—440 млн років) представлений вапняками, пісковиками, аргілітами, алевролітами, не має потужних відкладів в Україні, оскільки ця територія тоді була суходолом і лише в Прикарпатті існував морський басейн, де відбувалось накопичення відкладів, які тепер занурені на глибину від 120 до 5000 м і відслонюються на поверхні у Придністров'ї. У цей період з тварин широко розвивались губки (літїстїди), кишковопорожнинні (строматопори), коралові поліпи (інкомунікатні табуляти), головоногі (трилобіти, ендocerатити й актиноцератити), брахіоподи (ортиди і пентамериди), пістоїдеї та безосні граптоліти, з рослин — основні типи водоростей (рис. 3.4). З'явилися нові організми серед тварин: кишковопорожнинні корали (ругози, хететиди та геліолітоїдеї), мохуватки, голкошкірі бластоїдеї, морські лілії (криноїдеї) та морські їжаки, а також перші безщелепні риби — телодонти, а серед рослин — мохи. Вимерли головоногі молюски ендocerатити та кишковопорожнинні безосні граптоліти. Саме останні є діагностичними ознаками ордовику. Наявність великої кількості решток панцирів тепловодної фауни одного типу, які утворили потужні поклади вапняків, засвідчують, що клімат був жаркий і посушливий, а моря теплі на всій земній кулі. Тобто зональності не існувало і життя вирувало в морях.

Силурійський період (440—410 млн років) включав вапнякові та вапняково-глинисті відклади потужністю в різних місцях від 300 до 1030 м, які залягають на західних схилах Українського щита і занурені на значну глибину. Характерний розквіт кишковопорожнинних (строматопор), коралових поліпів (інкомунікатних табулят, чотирипроменевих коралів, ругоз, геліолітоїдеї), головоногих молюсків (актиноцератит і наутілоїдеї), брахіопод (пентамерид та атрипід), мохуваток (трепостомат), напівхордових граптолітів (аксонофор), безщелепних риб. Індикуються силурійські породи за таксономічним різноманіттям *граптолітів*, які інтенсивно еволюціонували (рис. 3.5). У кінці періоду вимерли кишковопорожнинні корали (геліолітоїдеї та інкомунікатні табуляти), голкошкірі цистоїдеї, аксонофори, з'явилися акулородібні риби акантодії та перші рослини — псилофітоподібні та плауноподібні, які були пов'язані з прісноводним середовищем. Тобто життя з морських басейнів почало переміщуватись у прісноводні, що стало проміжною ланкою виходу його на суходіл. Інтенсивне накопичення потужних відкладів карбонатів засвідчує підвищення сухості та аридизації клімату, а отже, зменшення опадів і припливу річкових вод. Більша частина сучасної України була розміщена на материку, який швидко розмивався, проте були й морські басейни.

Судячи з повсюдного поширення теплолюбної фауни (брахіопод, молюсків, ракоподібних остракод, трилобітів, мохуваток і коралів, які формували рифи й відклади вапняків), клімат був однотипний, жаркий, посушливий, тропічний. Однак в окремих місцях спостерігались поклади граптолітів, що жили в прибережних зонах, де був приплив прісних вод.

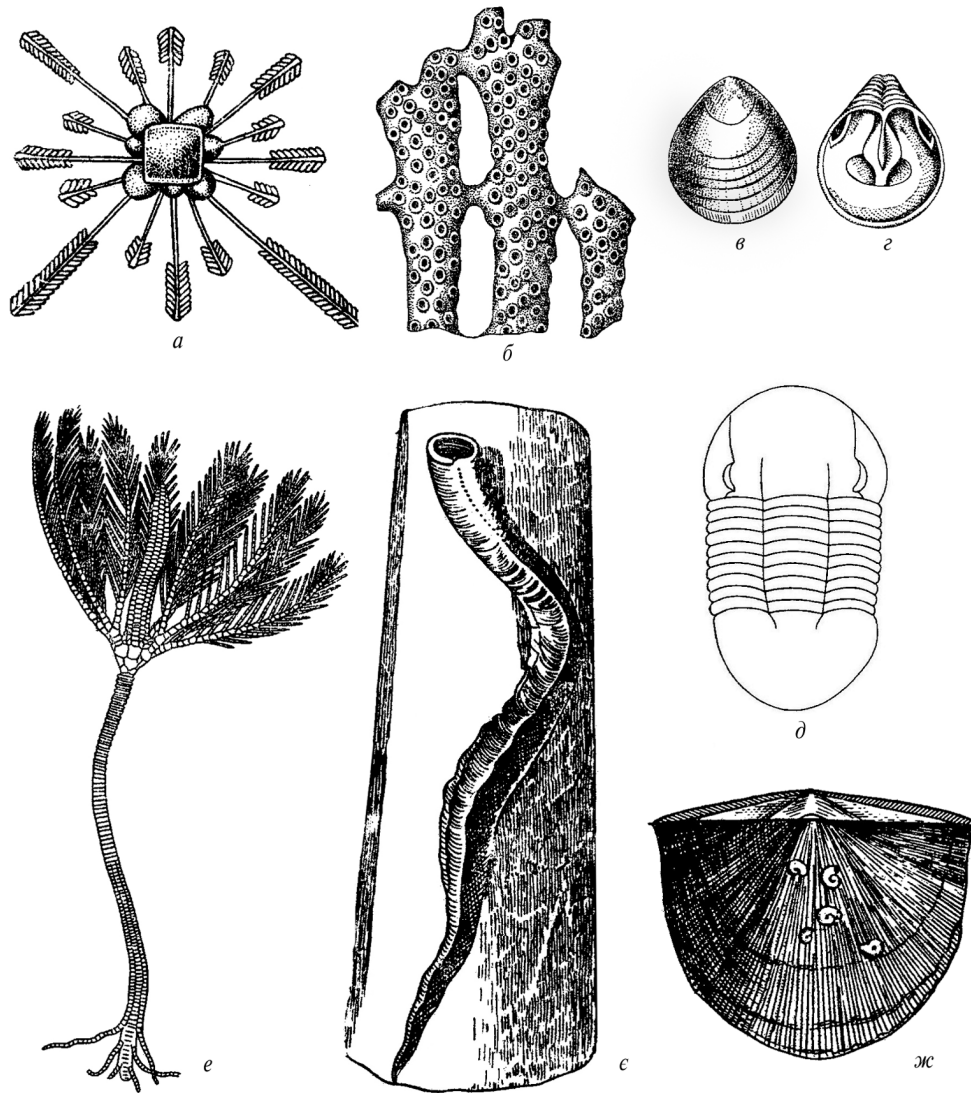


Рис. 3.4. Індикатори фауни ордовицького періоду (Левитес, 1970):
a — колонія *Diplograptus* (підтип граптоліти); *б* — мохуватка поліпора; плечоногі молюски *Obolus appolinis*: *в* — вигляд ззовні, *г* — вигляд зсередини; *д* — трилобіт *Illaenus*; *е* — морська лілія; *ж* — скам'янілі рештки черв'яків *Serpula*; *ж* — прикріплені *Spirorbis* до мушлі плечоногого молюска

Девонський період (410—350 млн років) представлений різними геологічними породами (вапняками, пісковиками, доломітами, аргілітами, сланцями тощо), з якими пов'язані поклади нафти й газу, що залягають на різній глибині і мають різну потужність. Це свідчить про складні тектонічні процеси.

Період індикуюється появою головоногих молюсків (гоніатитів, бактритів, наутілоїдей), перших павукоподібних і чотириногих земноводних (стегоцефалів), судинних рослин (плауноподібних, членистостеблових, папоротей

3.1. Індикація клімату

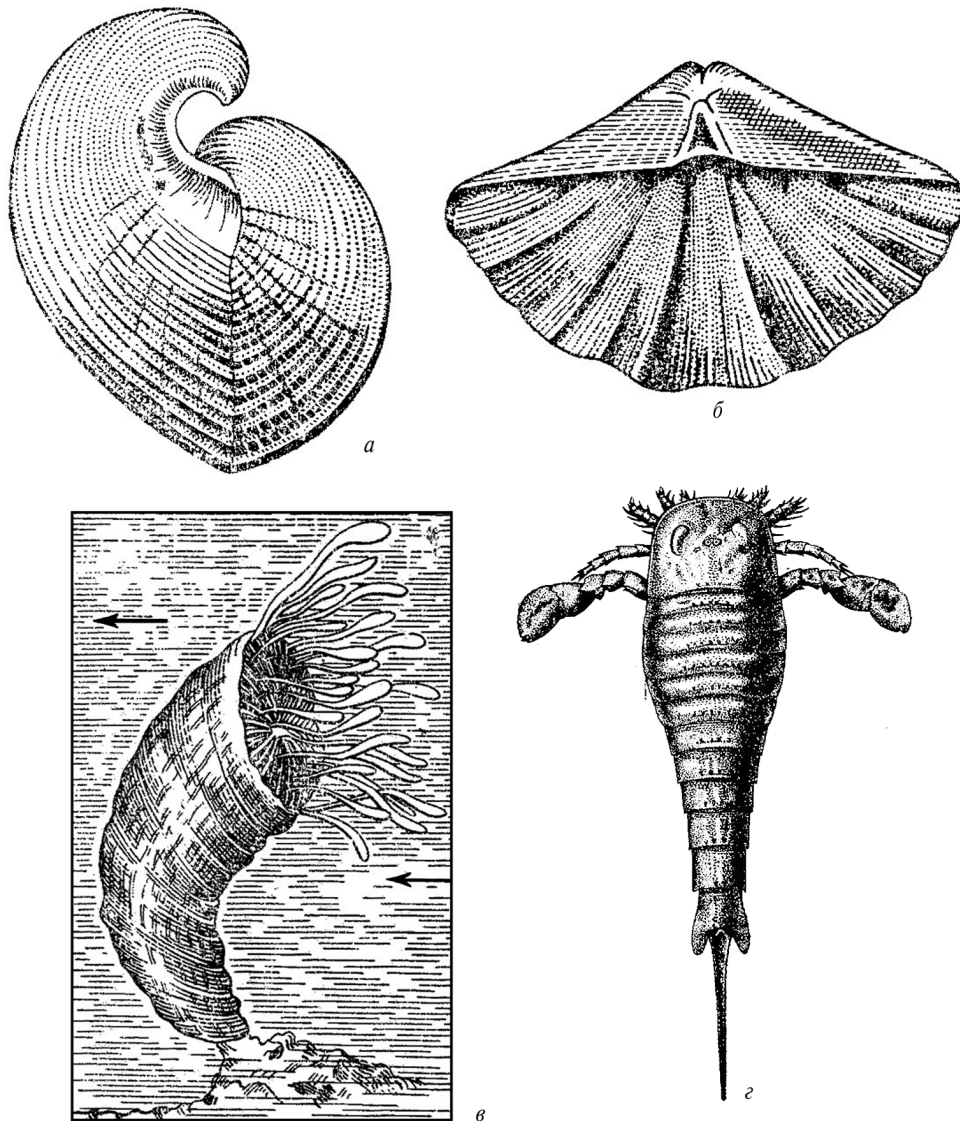


Рис. 3.5. Індикатори фауни силурійського періоду (Левитес, 1970):
а — плечоногий молюск роду *Pentamerus*; б — плечоногий молюск роду *Spirifer*; в — чотирипромене-
вий корал *Zaphrentis*; з — скорпіоноподібний *Eurypterus*

та перших голонасінних), розквітом морських безхребетних: кишковопорожнинних (строматопор), коралових поліпів (інкомунікатних табулят та ругоз), мохуваток (криптостомат), плечоногих брахіопод (спіріферид, строфоменід і теребратулід), морських лілій (криноїдей) та пануванням риб (панцирних, акантод, китицеперих та дводишних) (рис. 3.6).

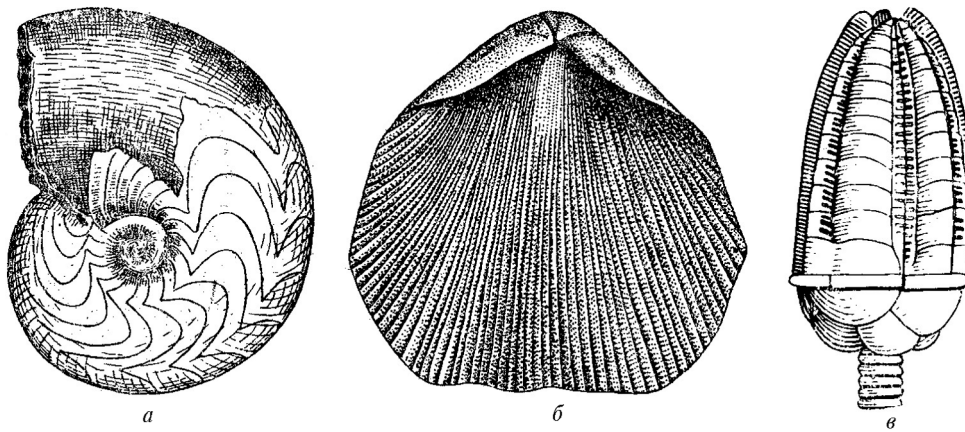


Рис. 3.6. Індикатори фауни девонського періоду (Левитес, 1970):

a — амmonoїдея *Manticoceras*; *б* — плечоногий молюск *Pentamerus*; *в* — морська лілія *Cupressocrinus*

У морях панували синьозелені, харові водорості та нематофіти, що мали довгі стовбури. Оцінка співвідношень між різними групами організмів показує, що відбувалось скорочення чисельності організмів, які жили в мулі на мілководдях (трилобітів), вимирання граптолітів і прогресивний розвиток тих тварин, які формували рифи (чотирипроменевих коралів, морських лілій). Наявність ракоподібних остракод і двостулкових молюсків у відповідних відкладах засвідчує, що вони освоїли континентальні водойми, а отже, екологічна диференціація на морські й континентальні водойми поглиблювалась.

У відкладах червоних оксидів заліза знайдено викопних псилофітів, характерних для силуру й девону, — найдавніших судинних рослин трав'янистого та деревоподібного габітусу без коренів і листків (рис. 3.7). Це означає, що відбувалось висихання морів і підняття суходолу, сильна, найграндіозніша на землі аридизація клімату, яка охоплювала великі території. Тиск життя і поява нових еконіш привели до виходу рослин на суходіл. Псилофітова флора не була диференційована зонально, тобто клімат був термічно однотипний, або це ще не впливало на процеси видоутворення, оскільки рослини були земноводні, пов'язані з водним середовищем і фактор аридності не мав лімітувального значення. Проте видовий склад був доволі багатий. Для території Руської платформи наведено близько 1000 видів рослин, які ідентифіковано на основі спор (Нейштадт, 1960).

У середині девону зафіксовано вимирання псилофітів і поява зовсім інших рослин — *гієнівої флори* (протолепідофітів, прапапоротей, протоартикулят), які мали чітко виражений стовбур, розгалужену крону, а отже, характеризувались інтенсивнішими процесами асиміляції, що засвідчує гумідизацію клімату.

У пізньому девоні знайдено папороті, лепідофіти, хвощоподібні, птеридосперми, перші голонасінні, що були заввишки до 1 м та мали кореневу систему. Це *археоптерісва* флора, яка формувала наземні угруповання і появу ґрунтів в умовах жаркого клімату. Отже, процеси накопичення органіч-

3.1. Індикація клімату

них речовин переважали над процесами розкладання, що могло відбуватись в умовах жаркого вологого клімату. Такі екотопи сприяли подальшій еволюції тваринного світу, зокрема, з'явилися перші чотириногі земноводні — стегоцефали — завдовжки від 25 до 200 см, тіло яких було вкрите панциром і в окремих місцях шкірою, а личинки жили у воді та дихали зябрами.

Кам'яновугільний період (карбон) (350—285 млн років) характеризувався накопиченням аргілітів, алевролітів, пісковиків і кам'яного вугілля, які перешаровувались між собою і сягали значної потужності. В Україні вони досить поширені, головним чином у Донецькому та Львівському прогінах, Дніпровсько-Донецькій западині та інших місцях. Ці породи виходять на поверхню в Донбасі, Криму і Карпатах.

Період індукується розквітом безхребетних високоспеціалізованих кореніжок форамініфер-фузулінід, чотирипроменевих коралів (рис. 3.8), що представлені загонами кишковопорожнинних хететид та ругоз, мохуваток — криптосто мат, червононогих моллюсків — продуктид і спіріферид, голкошкірих морських лілій та бластоїдей, павуків, земноводних стегоцефалів, судин-

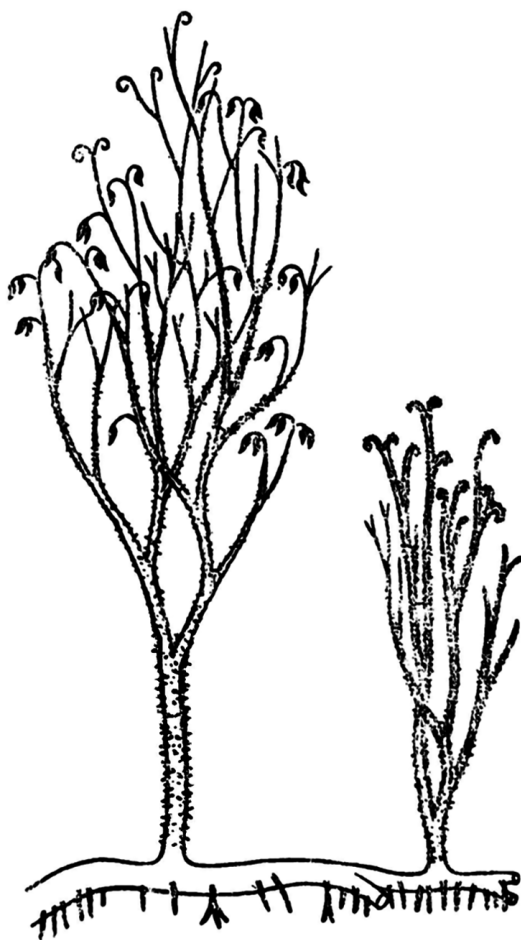


Рис. 3.7. Псилофіт — характерний представник флори силурійського й девонського періодів (Левитес, 1970)

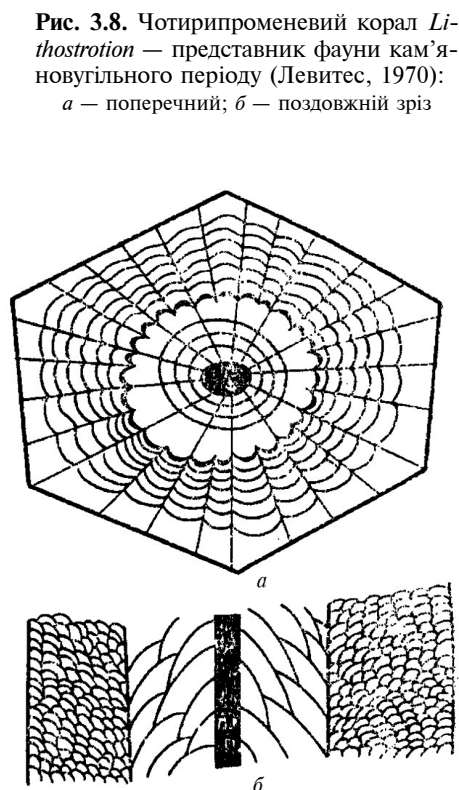
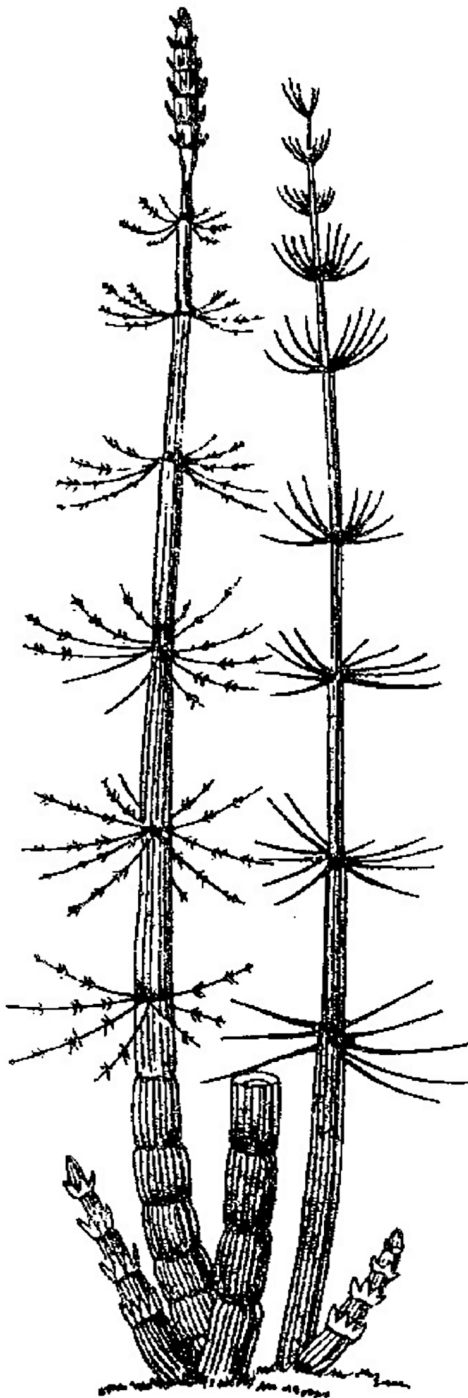


Рис. 3.8. Чотирипроменевий корал *Lithostrotion* — представник фауни кам'яновугільного періоду (Левитес, 1970):
а — поперечний; б — поздовжній зріз

Рис. 3.9. Деревоподібний членистостебловий *Calamites* — представник флори кам'яновугільного періоду (Левитес, 1970)



них плауно-подібних, членистостеблових — каламітів, папоротей, преридоспермід і кордаїтів (рис. 3.9).

Поява белемніт, первиннобезкрилих і давньокрилих комах, рептилій. Хоча рослинність в екологічному відношенні однотипна і вузькоспеціалізована, але її особливість полягає в тому, що вона займає поверхню суходолу і не пов'язана з морем, як і плазуни, що були захищені панциром від висихання і відкладали яйця на суходолі. Оскільки серед відкладів вапняку практично немає, а багато рослин і їх спор збереглось в фосильному стані, то це свідчить про жаркий, але постійно вологий, гумідний клімат, за якого рослини формували угруповання типу лісів на заболочених перезволожених екоотопах. Доказом цього є окремі комплекс індикаторних ознак у рослин: 1) великі розміри (висота 30—50 м), а отже, велика біомаса; 2) наявність ризофорів — поверхневих широких коренів, які утримували рослину і одночасно забезпечували її дихання; 3) сильний розвиток у стеблах і листках повітряноносної тканини, що формується за умови сильного перезволоження і сприяє газообміну; 4) великі розміри клітин, розвиток серцевини і кори інтенсивніший, ніж лубу (дереви); 5) кауліфлорія — розвиток у лепідофітів та каламітів на стовбурах і гілках генеративних органів; 6) відсутність річних кілець, що засвідчує відсутність коливання клімату.

У карбоні вперше зафіксовано зміну екологічних типів рослинності,

3.1. Індикація клімату

що свідчить про диференціацію природних умов, а отже, і зміну клімату. Виділяють три окремі великі зони (фітогеографічні області): *тунгуську*, *вестфальську* та *гондванську*.

Тунгуська північноєвразійська область діагностується такими таксонами, як кордаїти, лепідофіти (кнорії, лепідодендропсиси, ангародендри), у яких відсутні повітроносні тканини, а наявні річні кільця, що засвідчує коливання клімату. Центральна *вестфальська область*, яка простягалась від Шотландії до Північного Китаю, цікава тим, що тут на великих територіях переважали хвойні (кордаїти) та перші насінневі рослини — птеридосперми. Це були ксерофітні рослини, що формували розріджені угруповання, тобто вони індикують аридні умови, які нагадують савану. Південна *гондванська область* характеризувалась наявністю лепідодендронів, сублепідодендронів, аннулярій, лепідофітів, каламітів, що росли на болотистих місцях (рис. 3.10). Така диференціація була зумовлена швидше за все не пониженням температури, а мабуть, періодами посухи, хоча в кінці карбону на території о-ва Індостан зафіксовано похолодання і навіть зледеніння.

Пермський період (285—230 млн років) характеризувався такими геологічними відкладами, як червонобарвні глини, алевроліти та пісковики з

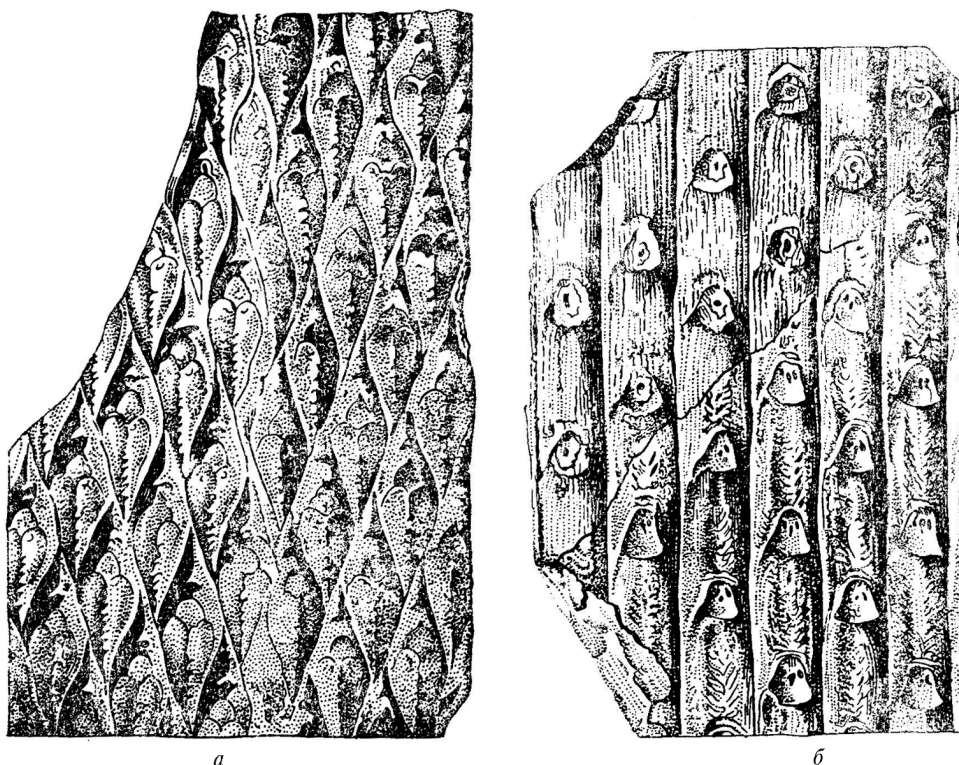


Рис. 3.10. Відбитки кори давніх плауноподібних фауни кам'яновугільного періоду (Левитес, 1970):

a — *Lepidodendron*; *b* — *Sigillaria*

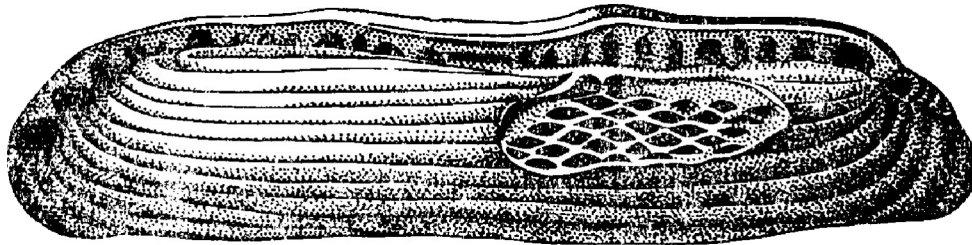


Рис. 3.11. Корененіжка форамініфера-фузулініда — представник фауни пермського періоду (Левитес, 1970)

прошарками вапняків, доломітів, ангідритів і калійної солі, що найповніше представлені в Україні у Дніпровсько-Донецькій западині. Індикуються розквітом у морях корененіжок форамініфер-фузулінід (рис. 3.11), кишковопорожнинних хететид, ругоз, мохуваток криптостомад, плечоногих продуктид і спіріферид, а на суходолі — земноводних стегоцефалів, анапсидних і синапсидних рептилій. Скорочується чисельність хрящових риб, китицеперих і дводишних, вимирають акулородібні риби акантоди. У кінці періоду зникають деякі безхребетні: корененіжки форамініфери-фузулініди, коралові поліпи табуляти, ругози, головоногі молюски бактрити, гоніатити, мохуватки криптостомати, голкошкірі бластоїдеї й такі брахіоподи, як ортиди, продуктиди, зокрема, основні групи спіріферид і морських лілій.

Із рослин відмирають птеридосперміди, основні групи плауноподібних та членистостеблових (каламіти і клинолистники). З'являються різні групи голонасінних (цикадові, гінкгові та хвойні). Індикатором пермських відкладів є кордаїти (зоналетес). Така специфіка флори і фауни засвідчує дуже жаркий ксеричний клімат. Аналіз структури рослинних відкладів різних частин світу свідчить про ускладнення рослинного світу і диференціацію не лише через зміну температури, а й розподіл атмосферних опадів, які були лімітувальним фактором.

У Євразії збільшувалась територія, покрита хвойними листопадними (кордаїтами), що є індикатором помірного клімату, бо вони мали річні кільця, птеридоспермовими, представниками гінкгових (байєра), цикадофітів (птерофілум), що мали лускоподібні листки. Зафіксовано багато видів сфагнових мохів. Натомість не траплялись лепідофіти, каламіти, сфенофіли, папороті, що засвідчує розширення аридної зони і сезонні коливання клімату. Ця багата (до 1000 таксонів) тунгуська флора з доповненням специфічної північної фауни безхребетних слугує індикатором теплопомірного клімату (Наугольных, 2004).

Південніше (від Середньої Азії до р. Амур) знаходилась область тропічної вестфальської флори, представленої вологолюбними лепідофітами, каламітами та папоротями. Найхарактернішим для цих угруповань був гіганоптерис — велична папороть, що формувала високі зарості на приморських смугах. Для морів характерна рифоутворювальна фауна з інтенсивним карбонатним накопиченням, що засвідчує їх доволі високу і постійну температуру протягом року.

Від Індії до Антарктиди виділяють область бідної (до 80 таксонів) гондванської флори, у якій відсутні лепідофіти, великі птеридосперми, деревні

3.1. Індикація клімату

папороті, а наявні дрібні птеридосперми чагарникового типу (глосоптерис, гангамоптерис), хвощі (шизоневра, філотека), багато кордаїтів, що могли утворювати ліси. Ці хвойні, які мали річні кільця, не зафіксовано у тропічній вестфальській флорі. У морській фауні відсутні корененіжки форамініфери-фузуліниди, коралові поліпи табуляти, сифонові водорості, що могли існувати лише у теплих насичених карбонатами водах. Усе це вказує на те, що південна півкуля була охоплена похолоданням і знаходилась у зоні помірного клімату.

Отже, в пермський період, що характеризує кінець палеозойської ери, формується широтна зональність екосистем. У кінці цього періоду вимерло 90 % морських організмів і близько 70 % наземних, що засвідчує суттєві зміни клімату, можливо, викликані космічними наслідками (падінням астероїда) (Клімат ..., 2004).

Мезозойська ера (230—65 млн років). Кінець палеозою і початок мезозою характеризувався інтенсивними горотворними процесами, формуванням і дрейфом великих масивів континентів, скороченням морських басейнів. Основним індикатором розподілу мезозойських відкладів, що включає тріасовий, юрський та крейдяний періоди, є *амоніти* із класу головоногих молюсків, які з'явилися ще на початку девону, а зникли в кінці крейдяного періоду і характеризувались величезним різноманіттям (викопних решток відомо понад 1700 видів).

Тріасовий період (230—200 млн років) представлений відкладами глин, пісків, вапняків, мергелів і магматичних порід, поширених на Лівобережній Україні, у Криму та Закарпатті, де були моря, а більшу частину території України займали суходоли. Відслонення мають потужність від 280 до 1500 м. Цей період особливий в історії розвитку Землі, бо його початок і кінець характеризується біотичними «кризами», суть яких полягає у вимиранні організмів одного типу і появи іншого (Golonka et al., 1994; Кузнецова, Корчагин, 2004). Індикується відбитками головоногих молюсків — цератитів, збільшенням двостулкових і червононогих молюсків, що засвідчує їх розквіт, оновленням складу форамініфер, ракоподібних остракод, морських лілій, брахіопод, появою шестипроменевих та восьмипроменевих коралів, правильних морських їжаків (рис. 3.12), в кінці періоду — головоногих філоцератид.

Поява планктонних форамініфер, які інтенсивно розвивались в юрський та крейдяний періоди, свідчить про потепління океанів, підвищення рівня моря, розвиток великих епіконтинентальних басейнів, гумідизацію клімату, посилення процесів вивітрювання та збільшення стоку біогенних елементів із суходолу в моря. Ця група тварин є одним із найважливіших індикаторів, який використовують у палеонтології (Кузнецова, Корчагин, 2004). Зміни серед хребетних виявились у тому, що вимерли стегоцефали, синапсидні й багато представників анапсидних рептилій, а з'явилися текодонти, ящуротазові динозаври, архаїчні ссавці. Рослинні рештки бідні, мали ксерофітний характер, що вказує на погані умови фосилізації. Споріві рослини втратили провідну роль; панували голонасінні (гінкгові, цикадові, хвойні — предки соснових і подокарпових), з'явилися бенетити, які відрізнялись невеликими розмірами, незначною площею листової поверхні і тон-

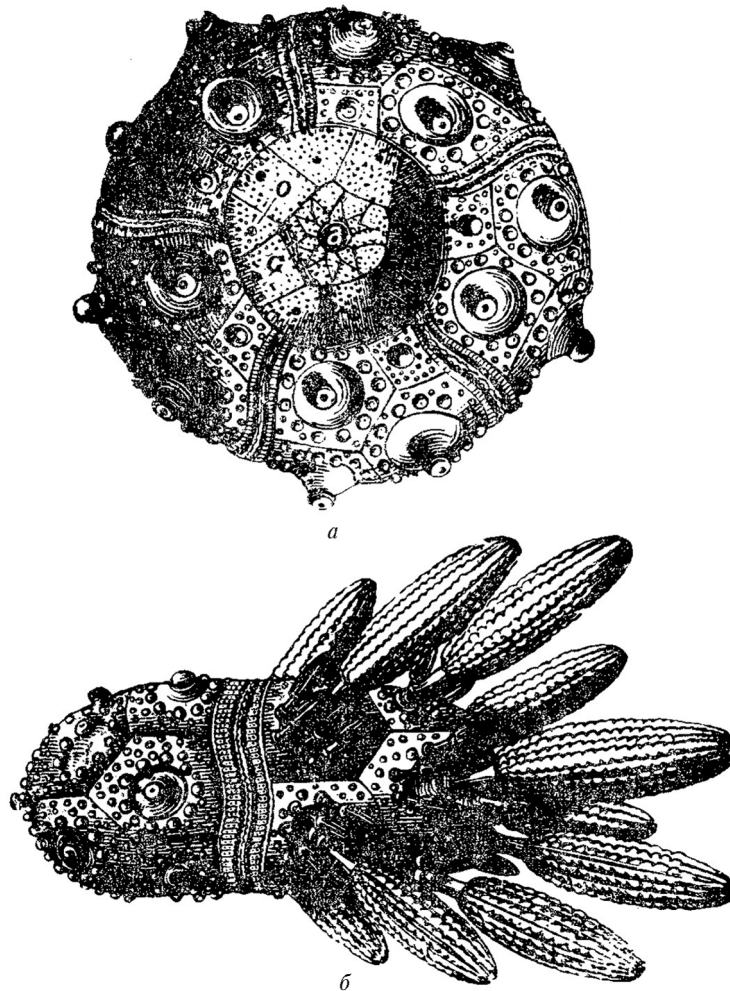


Рис. 3.12. Правильний морський їжак *Cidaris* — характерний представник фауни тріасового періоду (частково реставрований панцир з голками) (Левитес, 1970):
a — вигляд зверху; *b* — вигляд збоку

кою шкірястою їх будовою, ускладненням жилкування, що свідчить про подальшу аридизацію клімату, а отже, осушення територій.

У напрямку на схід (східні райони Європи, Сибір, Китай) у флорі переважали хвощі, папороті, кордаїти, що засвідчує її мезофітніший характер, який посилювався в Східній Азії, де панувала цілком мезофітна флора. Натомість південна гондванська флора була збагачена тропічними теплолюбними рослинами, тобто зональність диференціювалась і зони просувались з півночі на південь.

Моря, судячи з відкладів видового складу амонітів і пластинчатозябрових молюсків — пелеципод, були диференційовані меншою мірою, ніж суходіл, і характеризувались постійно високою температурою, однак на осно-

3.1. Індикація клімату

ві порівняння фауни можна виділити дві зони, умовно названі тропічною та бореальною.

Доволі багато і повно в Україні представлені різноманітні, переважно піщано-глинисті, карбонатні і теригенні породи, потужністю від кількох до 10 тис. м, що засвідчує опускання і трансгресію морів, яка наприкінці періоду змінилась регресією. Особливо добре це виражено на території Гірського Криму, де гори складені саме з юрських вапняків.

Юрський період (200—145 млн років) індикується скам'янілими моллюсками, коралами, брахіоподами, голкошкірими, із хребетних — іхтіозаврами і плезіозаврами, що вказують на високу і сталу температуру води. Проте багато відбитків рептилій свідчить, що вони вели наземний спосіб життя і харчувались різноманітною їжею, хоча деякі з них (птеродактилі) добре літали. Так, у той час існували найбільші за всю історію тварини: сухопутні рослиноїдні рептилії — диплодоки, стегозаври, бронтозаври і хижі — цератозаври і алозаври. Для цього періоду характерна поява дрібних ссавців, перших птахів і метеликів, тобто біота активно еволюціонувала в напрямку освоєння вільної екологічної ніші — атмосфери. Із рослин знайдено багато відбитків голонасінних (гінкгових, саговникових, бенетитових, хвойних), менше — папоротей і хвощів. З'явилися діатомові водорості, які добре збереглися у викопному стані завдяки наявності панцира, тому є добрими індикаторами. Порівняння видового складу різних часових зрізів юри різних регіонів дає підставу стверджувати, що в нижній і середній юрі відбувалась гумідиція тропічного клімату і слабка регіональна диференціація. Якщо в Центральній Азії переважали хвойні та гінкгові (соснові, хвойно-гінкгові, подокарпові ліси), то в Європі, Східній та Південній Азії — ще цикадофіти (цикадофітно-хвойно-гінкгові ліси) з папоротями (діптерієві, мараттієві), що свідчить про гумідніші умови. У морях зафіксовано панування як найпростіших нодозарієдів, шестипроменевих коралів, так і амонітів й белемнітів (рис. 3.13).

Пізньоюрські відклади характеризуються червоним кольором (оксиди заліза), в яких відсутні рештки флори. Це свідчить про аридний клімат, що призводив до швидкого розкладання органічних речовин і не сприяв фосилізації. Доказом цього є відносно багаті рештки хвойних (брахіфілумів, пагіофілумів, араукарій) з короткими лусками, рідкісність мезофільних подозамітесів, пітіофілумів, пілітесів, скорочення папоротей та відсутність хвощів. Навіть цикадофіти, які є загалом мезофітами, в цей період характеризувались родами (замітес, псевдоцикас), що мають шкірясті листки та розвинену кутикулу. Серед папоротей теж з'являлись ксерофітні види: стахіптерис, ломатоптерис, склероптерис (останній мав не лише шкірясті листки, а й волокна). Однак ксерофітні угруповання були не всюди: на узбережжі теперішнього Тихого океану знайдено відбитки, які свідчать про панування мезофітних голонасінних гінкгових лісів.

В Україні накопичено значний палінологічний матеріал, що характеризує юрські відклади. Загалом рослинному покриву всіх регіонів України властива велика схожість систематичного складу. Аналіз спорово-пилкових комплексів дає змогу припускати існування як на півдні, так і на півночі України значних озерно-алювіальних рівнин, зарослих тропічними та суб-

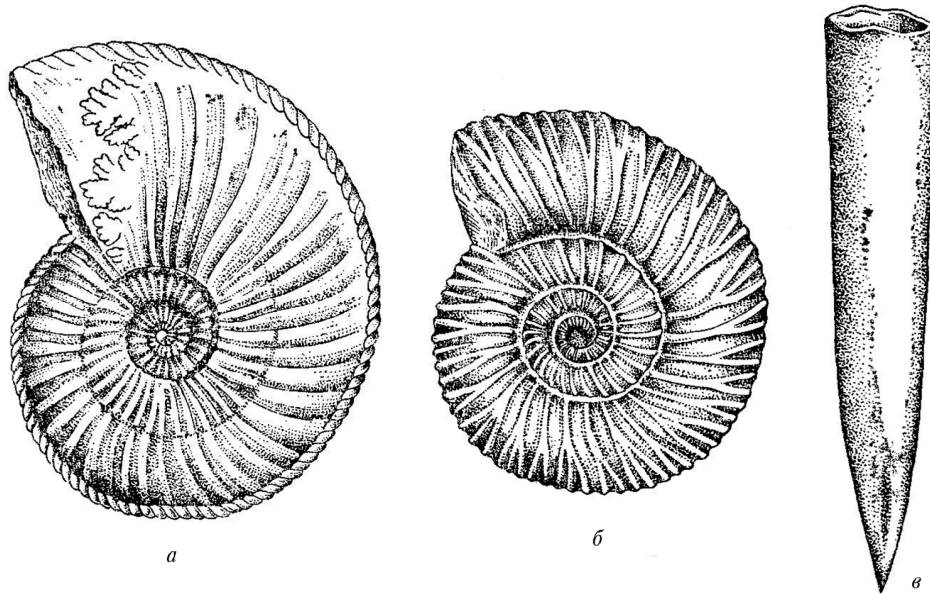


Рис. 3.13. Молюски юрського періоду (Левитес, 1970):
a — *Amaltheus*; *б* — *Perisphinctes*; *в* — *Pachyteuthis*

тропічними папоротями, що утворювали зарості. Певні коливання в їх систематичному складі в різних районах викликали не кліматичні, а, швидше, якісь місцеві, можливо, едафічні чи гідрологічні причини.

У середині юри (байос-баті) на території України можна виокремити дві широтно розмішені (з урахуванням положення полюса в юрський період на північному сході Євразії) ботаніко-географічні зони: північну, що охоплювала Дніпровсько-Донецьку западину, Український щит, північно-західну окраїну Донбасу, та південну, куди входили Карпатський регіон, Гірський Крим і Причорномор'я. Південніше розміщення другої зони обумовило певні особливості рослинності. За загальної схожості рослинних угруповань південної та північної зон для останньої було характерним поширення таксонів, властивих районам з помірним кліматом, а також виключення зі складу фітоценозів деяких таксонів, що однозначно вказували на тропічні або субтропічні умови (наприклад, рід *Klukia*) чи на аридність клімату (хвойні родини хейролепідієвих). Із усього цього можна припустити, що північна зона перебувала в більш помірних і гумідних умовах клімату, ніж південна.

Пізньюорські (оксфорд-кімеріджські) спорово-пилкові комплекси відомі для території Дніпровсько-Донецької западини, північно-західних окраїн Донбасу, Українського щита, Гірського Криму, Карпатського регіону. Для всієї території України зафіксовано одноманіття цих комплексів. У них абсолютно переважає пилко ксерофільних рослин роду *Classopollis* родини Cheirolepidiaceae. Зрідка трапляються поодинокі пилкові зерна подозамітових і двомішковий пилко хвойних, дуже рідко — спори папоротей, що належать до циатейних і диксонієвих.

3.1. Індикація клімату

Трансгресія пізньоюрського моря поглинула великі площі понижених озерно-алювіальних рівнин і прибережних низин з їх папоротевими заростями. Підвищення середньорічних температур і суттєве осушення ґрунтів, що відбулось під впливом різкої аридизації клімату, призвели до корінної перебудови всіх рослинних угруповань та витіснення їх угрупованнями представників родини хейролепідієвих.

Отже, на основі зіставлення викопних решток біоти нижньої й середньої юри можна індикувати наявність зон, які просунулись відносно тріасу північніше на 12—15°, а потепління супроводжувалось аридизацією. Морський басейн протягом юрського періоду все більше диференціювався, ніж у тріасі, й поділ на «тропічну» та «бореальну» області фіксувався краще: на півночі простежувалось збідніння фауни, а на півдні — поява нових родів. Наприкінці періоду цей поділ став ще чіткішим, що індикується появою ендемічних таксонів.

Крейдяний період (145—65 млн років) представлений потужними (від 500 до 3000 м) відкладами крейди, глин, пісків, каоліну, вапняків, аргілітів, алевролітів, мергелів, туфів тощо, які зверху покриті кайнозойськими відкладами, але в окремих регіонах (Донеччина, північно-західна частина Волино-Поділля, Передгірський Крим, Карпати) відслонюються. Наявність таких відкладів свідчить про те, що відповідна територія була вкрита морем, а решту території займав суходіл. Такий строкатий розподіл залягання цих порід вказує на значні тектонічні рухи, неодноразові трансгресії та регресії морів.

Період індикується відбитками найпростіших нодозарійд, роталіід, шестипроменевих кремнистих і вапнякових губок, коралових поліпів склерактиній, головоногих молюсків (літоцератид, філоцератид, амонітид) та белемнітів, червононогих та двостулкових (рудистів) молюсків, брахіопод (ринхонелід, теребратулід), неправильних морських їжаків (рис. 3.14), з хребетних — плазунів (мезозаврів, іхтіоптеригій, завроптеригій). На суходолі жили птахотазові й ящеротазові динозаври, літаючі птеродактилі. Саме з цього періоду відомі рештки перших зубатих і «нових» птахів, тригорбих та багатогорбих ссавців, перших комахоїдних, із рослин панували папороті та голонасінні (бенетитові, багато цикадових і гінкгових), з'явилися покритонасінні.

Якщо в морських відкладах північної зони фіксуються лише групи амонітів і белемнітів, то в південних морях — фауна багатша і різноманітніша (морські їжаки, корали, молюски — амоніти (гопліти, кріоцераси, дессацераси), белемніти (дювалія), плечоногі брахіоподи, пластинчатозяброві рудисти, двостулкові тригонії, червононогі неринеї, мохуватки тощо), причому вже тут виділяється низка комплексів: на мілководдях — амонітово-белемнітова фауна, що засвідчує постійну солоність і високу температуру, а в місцях коливання показників цих факторів — пелициподово-гастроподова фауна. Дослідження розподілу різних таксонів дало змогу зробити висновок про те, що води північної зони мали помірну, знижену температуру (12—17 °С), тому цю зону умовно називають «бореальною», а південну зону з теплими водами — «тропічною» (Клімат ..., 2004).

Аналогічні, але різкіші контрасти простежувались у материковій біоті. Рештки рослин вказують на панування флори аридного типу. В крейдяний

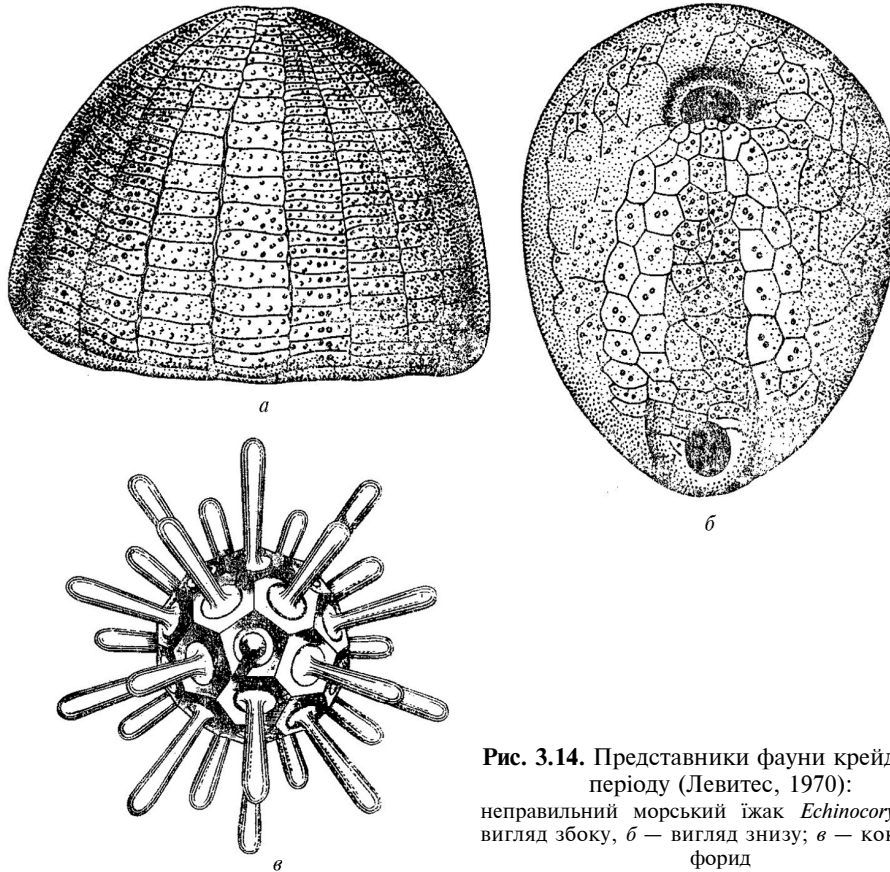


Рис. 3.14. Представники фауни крейдяного періоду (Левитес, 1970):
 неправильний морський їжак *Echinocorys*: *a* — вигляд збоку, *б* — вигляд знизу; *в* — коколітофорид

період зафіксовано знахідки частин рослин і пилок різних найпримітивніших родин покритонасінних: магнолій, лаврів, платанів, траходендронів, евкаліптів, дубів, а також хвойних: соснових і таксодієвих. Натомість різко скорочується кількість гінкгових та домінуючих в мезозої подозаміт і пітіофілумів, із цикадових — бенетитів й саговників. Якщо порівняти морфологічні та фізіологічні особливості покритонасінних з іншими представниками судинних рослин мезозою, то різниця полягає в тому, що покритонасінні краще адаптовані до сухого континентального клімату: меншої вологості повітря, бо їх провідні пучки сприяють кращому засвоєнню ґрунтової вологи за умови більшого сезонного коливання температур і атмосферних опадів, а будова листків краще пристосована до інтенсивної сонячної радіації. Це означає, що лімітувальними стали інші екологічні чинники: наростання сонячної радіації, а в результаті збільшення фотосинтезуючої діяльності, поглиблення сезонної диференціації клімату. Поряд із цим реалізуються нові преадаптивні можливості рослин, пов'язані з запиленням комахами, новими способами перенесення діаспор. Наприкінці періоду зафіксовано вимирання всіх груп амонітів, рудистів, неренеїд, динозаврів, літаючих і мор-

3.1. Індикація клімату

ських ящурів, зубатих птахів та тригорбих ссавців, а із голонасінних рослин — бенетитових, цикадових, скорочення кількості гінкгових, натомість розвиток хвойних (сосна, ялина, модрина, тсуга, кедр), таксодієвих (таксодіум, секвойя), поява таких покритонасінних, як сережкоцвіті (верба, береза, вільха) та ін.

Наприкінці мезозойської ери на основі біоіндикації чітко визначено серйозні якісні зміни геологічного розвитку Землі, еволюційного процесу, однак причини цього до кінця не встановлені (Клімат ..., 2004). Вважаємо, що цю суттєву зміну комплексу факторів зумовлено такими космічними причинами, суть яких полягала в тому, що біота не відповідала новим екологічним умовам, які проявлялись в похолоданні, сезонній диференціації клімату, щільності атмосфери, можливо, адаптивні резерви цих організмів відносно зміни умов були вичерпані. Окремі з них, менш спеціалізовані, отримали можливість заповнити нові екологічні ніші завдяки ширшим адаптивним можливостям, які стимулювали їх еволюцію і перемогу в боротьбі за життя.

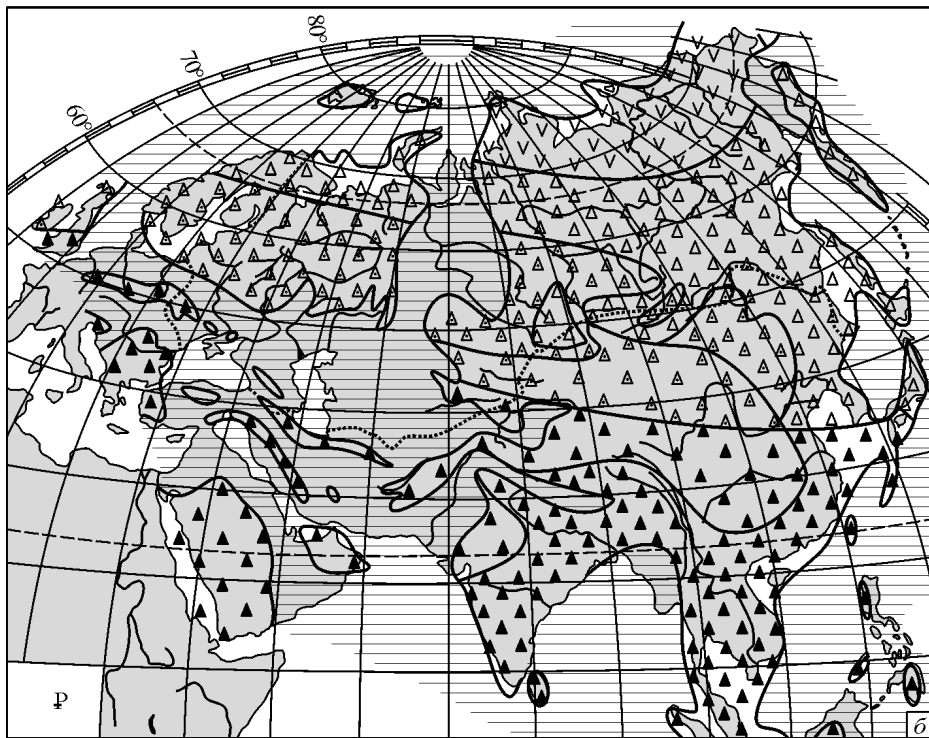
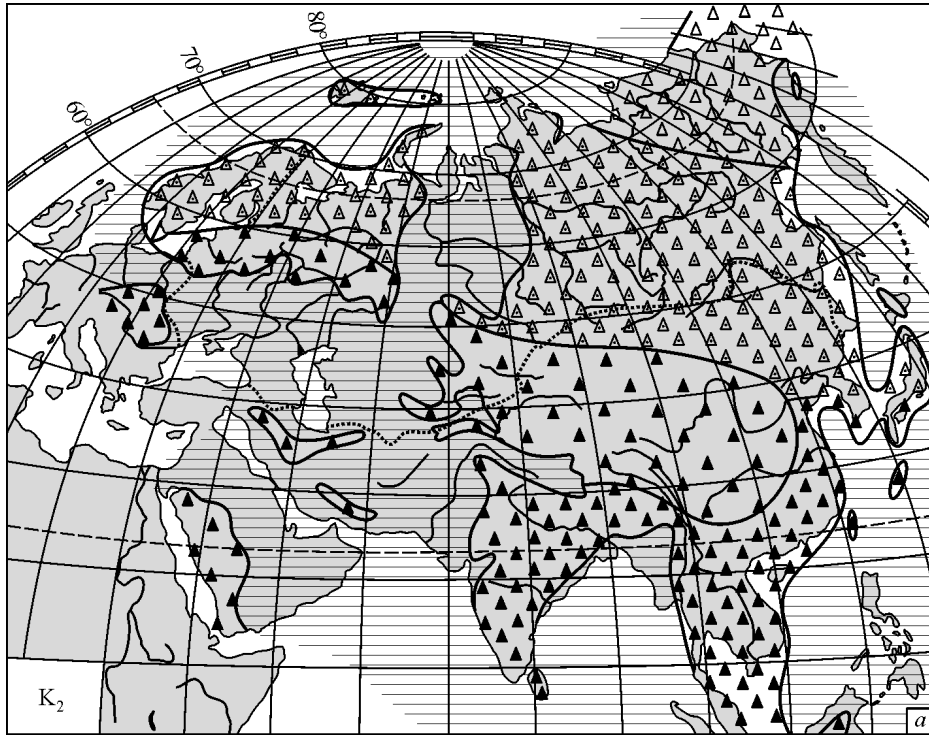
Кайнозойська ера (65 млн років — дотепер) характеризується значними подіями в геологічній історії Землі, зокрема, суттєвими змінами розподілу суходолу і моря, горотворними процесами (альпійський орогенез), наступом льодовиків, відкладами четвертинних порід, що відображено у відповідній зональності рослинності, яка змінювалась (рис. 3.15).

Біота відповідно реагувала на такі зміни, що залишились в кам'яних «літописах», які є основою індикації. При цьому літописи стають детальнішими, повнішими, оскільки крім скам'янілих решток використовують фосилізовані рештки та спори. Застосування останніх (так званий палеопалінологічний аналіз) дає багатий матеріал для інтерпретації. Іншим важливим методом, який допомагає розуміти еволюцію, а отже, інтерпретацію історії Землі і окремих компонентів, є філогенетичний аналіз, коли систематичні дані інтерпретують в еколого-історичному аспекті (Вульф, 1944; Попов, 1963; Камелин, 1973). На сьогодні для цього використовують аналіз ДНК, що відображає не лише ступінь спорідненості таксонів, а й час їх дивергенції.

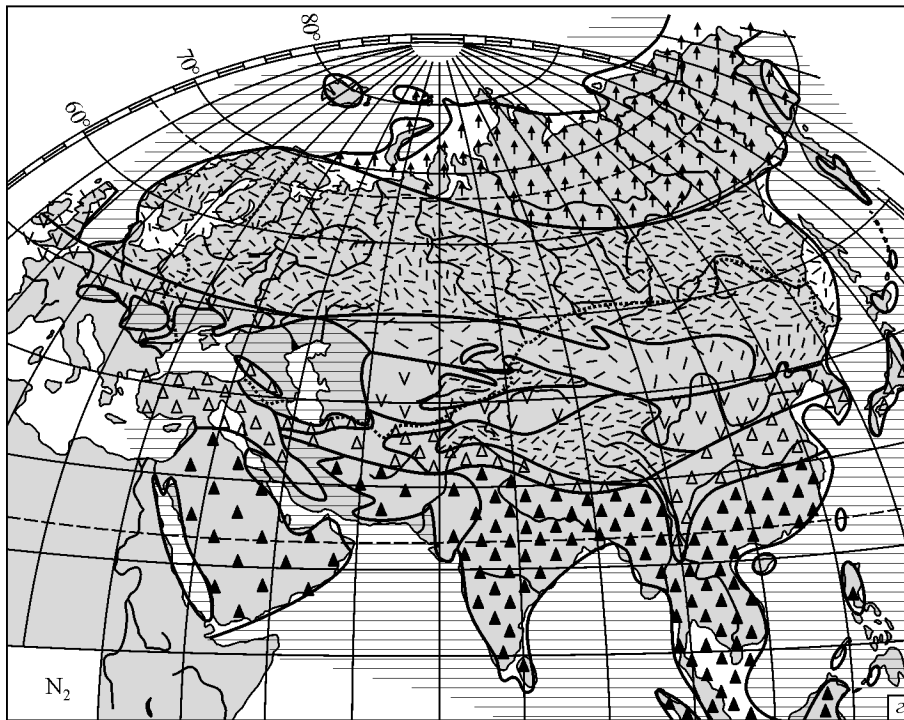
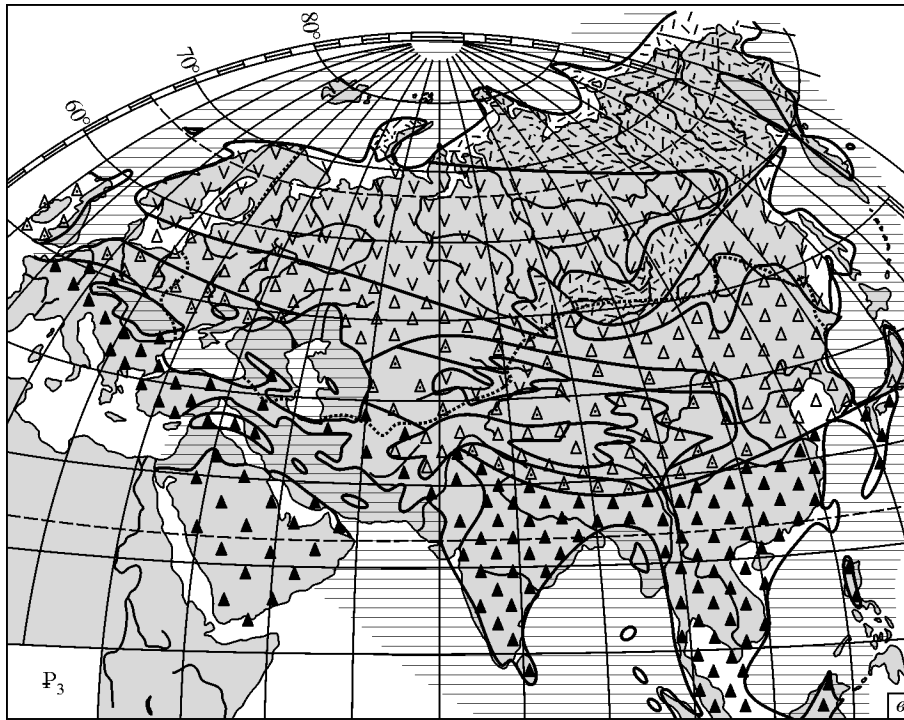
Кайнозой поділяється на три періоди: палеогеновий, неогеновий та антропогеновий (четвертинний), що представлені відповідними системами.

Палеогеновий період (65—23 млн років) поділявся на палеоцен, еоцен і олігоцен. Характеризувався різноманітними відкладами (глауконітовими пісками, кремністими пісковиками, глинами, алевритами, алевролітами, опоками, трепелами тощо), які в Україні поширені повсюдно і у великому обсязі. Потужність окремих горизонтів коливається від 20 до 200 м, а максимум — до 3500 м. З ними пов'язане залягання сланців, нафти, бурого вугілля, марганцевих руд, скловидних пісків тощо. Залягання та потужність цих порід свідчать про значні орографічні процеси, трансгресії та регресії морів. У морських відкладах зафіксовано рештки нумулітид, роталіїд, різноманітних двостулкових і червононогих моллюсків, зокрема різнозубих і неогастропод. На суходолі панівне становище займали сумчасті та примітивні ссавці з відповідною спеціалізацією (комахоїдні, копитні, хижаки тощо). Значного розквіту набули покритонасінні рослини. При цьому спостері-

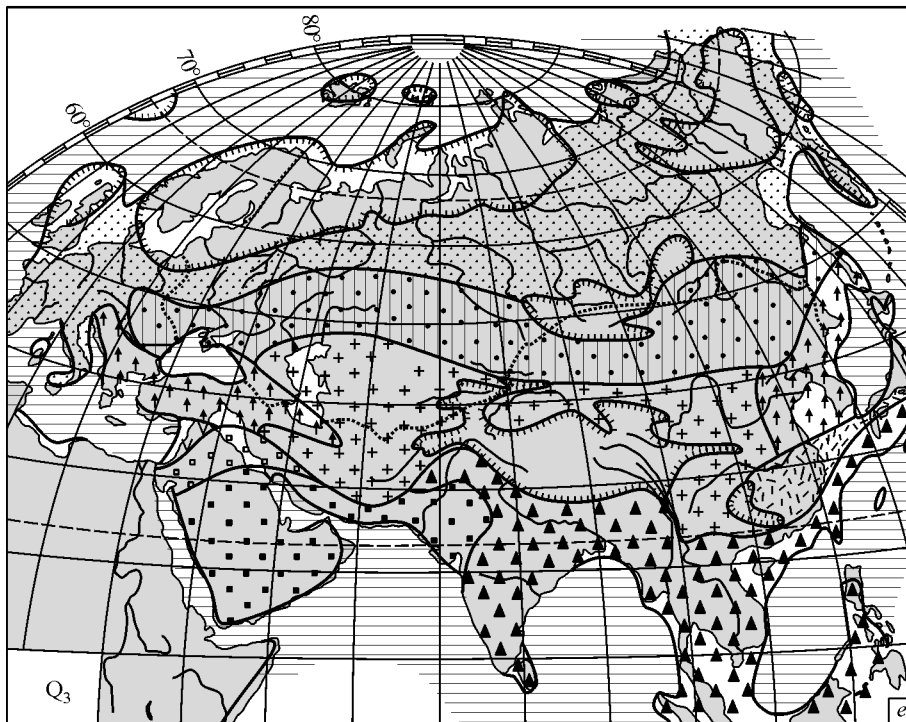
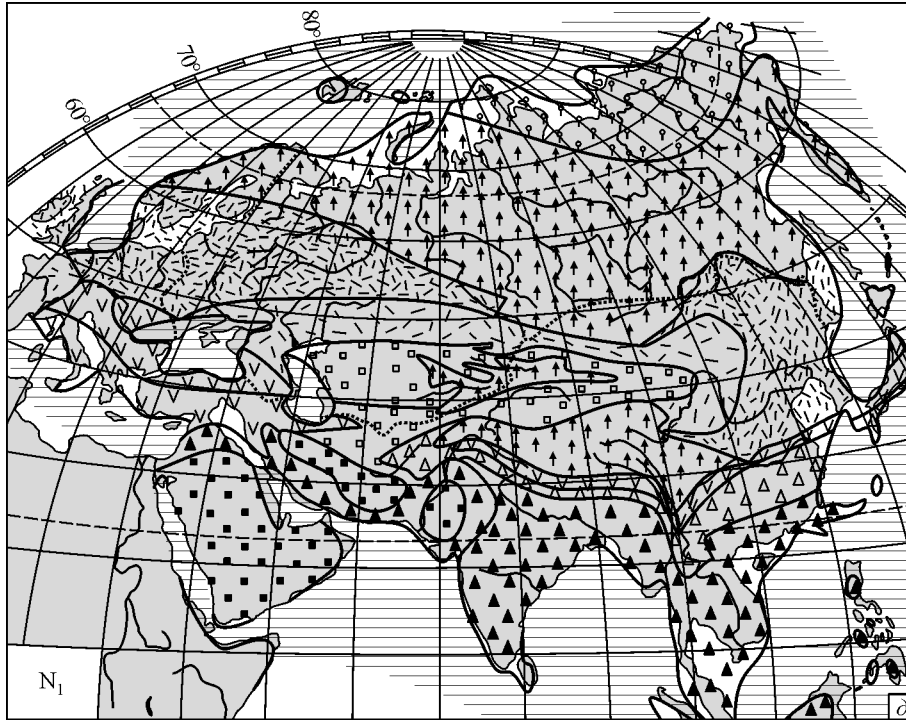
Р о з д і л 3. Індикація змін екосистем у просторі й часі



3.1. Індикація клімату



Розділ 3. Індикація змін екосистем у просторі й часі



3.1. Індикація клімату

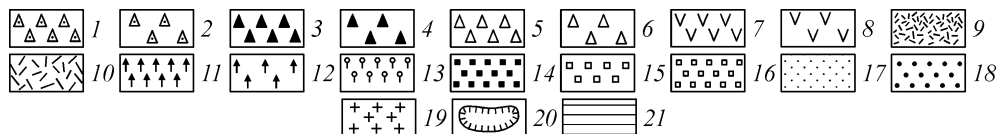


Рис. 3.15. Геоботанічна зональність Євразії у різні геологічні епохи (Синицин, 1967):
a — пізня крейда; *b* — палеоцен, еоцен і ранній олігоцен; *в* — пізній олігоцен; *г* — міоцен; *д* — пліоцен; *e* — плейстоцен; 1 — переважно вічнозелені ліси з теплолюбними широколистяними і таксодієвими рослинами; 2 — їх ксерофільне рідколісся; 3 — тропічна вічнозелена рослинність; 4 — її ксерофільне рідколісся; 5 — хвойно-широколисті ліси з вічнозеленими рослинами; 6 — ксерофільне рідколісся і субтропічна савана; 7 — хвойно-широколисті ліси з теплолюбними широколистяними і таксодієвими, а також вічнозеленими рослинами у підліску; 8 — савано-степ; 9 — мішані хвойно-широколисті ліси багатого складу з теплолюбними широколистяними і таксодієвими рослинами; 10 — степ типу прерій; 11 — мішані хвойно-широколисті ліси збіденого складу; 12 — степ; 13 — хвойні ліси (за участю широколистяних); *пустелі*: 14 — тропічні; 15 — субтропічні; 16 — перехідні до пустель помірного клімату; 17 — тундра і тундро-степ; 18 — холодний степ; 19 — сухі степи Центральної Азії; 20 — льоди; 21 — море

галась їх певна географічна спеціалізація, яка відображена в термінах «полтавська» і «тургайська» флори, та посилювалась від палеогену до неогену. «Полтавська» — тропічна флора, займала південні регіони і була неоднорідна, що свідчить про суттєві екологічні зміни у тропіках. З одного боку, ми спостерігаємо тут ядро мезофільних рослин, аналог сучасних індонезійських лісів (пандануси, діптерокарпові, фікуси, бананові, пальми, бамбуки, магнолії, лаври, деревоподібні папороті, дуби), з іншого — ксерофільних (протейні, миртові, сумахові, пальми з дрібними шкірястими зморшкуватими листками, різко вираженими жилками, що засвідчує умови високої температури й посухи). Розміщення гілок на стовбурах вказує на те, що крона не змикалась, була розрідженою, утворювались паркові ліси, рідколісся — палеосавани.

«Тургайську» флору зафіксовано ближче до полюсів і високогір'їв. Вона представлена листопадними рослинами, що свідчить про зимове зниження температури. В її складі виділяють два типи: гумідний (палеонеморальний), який добре зберігся в фосилізованому стані, та аридний (палеостеповий), що зберігся гірше і реконструюється за філогенетичним аналізом окремих таксонів.

Зміна екологічної ситуації добре індикуюється за зміною фауністичних комплексів. Так, на зміну вимерлих мезозойських плазунів — динозаврів — прийшли ссавці, серед яких виділяють три послідовні комплекси різної екології та спеціалізації. Першим комплексом була *диноцератова* фауна (палеоцен-еоцен), основними представниками якої були давні копитні (пантодонті, диноцерати, бронтотерії, тапіроподібні), що населяли вологі заболочені ліси. Цей комплекс змінився *бронтотерієвою* фауною (еоцен-олігоцен), індикаторами якої були непарнокопитні (бронтотерії та амінодонті), великі свиноподібні (ентелодонті, антракотерії, тапіроподібні та халікотерії). Бронтотерії були великими тваринами розміром зі слона, що характеризувались значною видовою різноманітністю (лише з Монголії відомо до 30 видів). Характер їх зубів і бивнів свідчить, що вони зривали м'які пагони і харчувались соковитою болотною рослинністю. Положення ніздрів на вершині високого виступаючого носа вказує на те, що вони могли

занурюватись у воду на тривалий час. Аміноданти — масивні малорухливі коротконогі тварини розміром з носорога харчувались соковитою рослинністю і пов'язані з заболоченими мулистими водоймами. Інші представники бронтотерієвої фауни теж були жителями вологих і заболочених лісів.

Наступний комплекс — *індрикотерієва* фауна (олігоцен) — діагностується на основі решток великого носорога-індрикотерія. Аналіз цього комплексу свідчить про його неоднорідність і наявність двох складових: гумідних пралісів і боліт, можливо, як «полтавського», так і «тургайського» типів (свиноподібні ентелоданти, антракотерії, болотні носороги-аміноданти, пристинотерії, тапіроподібні та халікотерії (схизотерії), водні олені-трагуліди, носороги, хижі креоданти), та аридних палеосаван (носороги-індрикотерії, газелі-трагуліди, гризуни, наземні черепахи) (Климат ..., 2004).

Отже, є всі підстави зробити висновок, що в палеогені відбувалась подальша диференціація екосистем і клімату в напрямку формування гумідних й аридних комплексів, а також їх зональної зміни.

Неогеновий період (23—2,6 млн років) поділяється на міоцен і пліоцен. Цей період включає весь комплекс від морських солоноводних до континентальних порід: пісковики, аргіліти, глини, вапняки, брекчії, конгломерати, туфи, піски тощо. З цими відкладами пов'язане залягання залізної руди, нафти, газу, бурого вугілля, озокериту, гіпсів, ангідритів, мінеральних термальних вод тощо.

У неогені остаточно сформувались гірські системи в Україні (Крим і Карпати), що супроводжувалось вулканічною діяльністю та вертикальним коливанням земної кори. Значна територія була зайнята морем, зокрема, Понтійським на півдні України.

Неогеновий період індикується наявністю всіх груп (родів) безхребетних, які існують і тепер, розквітом найпростіших міліолід, черевоногих і двостулкових молюсків, мохуваток хейлостомат, неправильних морських їжаків. Із ссавців переважали плацентарні: мастоданти, олені, верблюди, свиноподібні, носороги, гіпаріони, хижаци, гризуни.

Серед рослин відомі викопні рештки хвойних (таксодієвих, соснових) і листяних (ліквідамбр, лапіна, гікорі, бук, дуб, нісса), що свідчить про доволі багатий склад лісів, утворений теплолюбними елементами. На півночі Європи зафіксовано представників мезофільних хвойно-широколистих лісів з участю вічнозелених, кількість яких з просуванням на південь збільшувалась. У Сибіру відзначено хвойно-широколісті ліси, у Центральній Європі — широколісті, а на півдні Центральної Європи та Закавказзі — субтропічну рослинність.

У пізньому міоцені в Північно-Східній Азії рештки хвойних порід переважають над листяними, склад яких збіднений. Збіднення листяних порід зафіксовано і в Європі. Отже, можна підсумувати, що термічна диференціація біоти в міоцені посилювалась, помірні зони просувались на південь, а зональність ставала контрастнішою і складнішою. У південній зоні Європи відзначено збільшення кількості берез, тополь, в'язів, сосен і зменшення ялин, модрин, буків, ліквідамбрів, тобто підвищується роль світлолюбних видів і знижується — тіньовитривалих, що індикує підвищення континенталізації клімату в центрі Євразії. Ймовірно, що через континенталі-

3.1. Індикація клімату

зацію могла формуватись і прастепова флора, тобто швидко еволюціонували трави, але їх рештки за таких умов не фосилізувались. Доказом цього є фауністичні рештки тварин пасовищного типу.

Характерною особливістю цього періоду є зміна фаун від індрикотерієвої (лісоболотної) через анхітерієву до гіпаріонової (саванової).

Аналіз викопних решток з відкладів міоцену засвідчує швидку еволюцію окремих представників фауни, зокрема конеподібних, які пристосовувались до швидкого бігу, харчування жорсткими травами. Разом з тим скорочувались знахідки видів, що харчувались соковитою рослинністю боліт і лісів. Цей комплекс відомий як анхітерієва фауна (міоцен), яка крім примітивних коней включала носорогів, мастодонтів, трагулід, оленів-мунтжаків, свиней, газелей, халкотеріїв, гризунів тощо. Цей комплекс теж був неоднорідний і поділявся на дві складові: пралісову (Європа та Східний Китай) і ксерофітну палеосаванову (Центральна Азія).

У міоцен-пліоцені спостерігалась подальша еволюція коней, їх пристосування до швидкого бігу та харчування жорсткими травами, і водночас скорочення видів жуйних тварин, що жили у вологих лісах і болотах. Вимирали ентелодонти і амілодонти, що знаменувало перехід від індрикотерієвої фауни до гіпаріонової.

Аналіз пліоценових відкладів дає змогу виділити низку комплексів, що свідчать про різні екологічні умови їх формування.

Наявність в європейських лісах поряд із соснами, ялинами, тсугою, березою, дубом, кленом таких видів, як бук, горіх, каштан, ліквідамбр і таксодієвих, свідчить, що середні зимові температури мали бути плюсовими, а річна кількість опадів високою (>1000 мм). Пізніше зникають ліквідамбри, секвої, каштани, а потім таксодії, горіхи, граби, дзелкови і, нарешті, тсуги, тоді як дуб, липа та клен залишаються. Зникнення порід, вимогливих до сезонного розподілу тепла й вологи, свідчить про зниження середньомісячної температури січня до мінус 5–10 °С і зниження кількості опадів до 500–600 мм. У цей період зафіксовано формування європейської та східноазійської диз'юнкцій неморальних лісів і випадіння неморального комплексу із центральних регіонів Євразії. У північних і центральних регіонах Євразії виділяють комплекси темнохвойних (ялини, ялиці, тсуги) та світлохвойних лісів, що є ознакою наростання континентальності, яка знижується в напрямку морських басейнів. Останні є важливими осередками формування специфічного клімату і екологічних умов загалом. Це підтверджує те, що в Південно-Східній Європі та Західній і Центральній Азії поряд з підвищенням ролі світлолюбних порід (берези, сосни, в'яза) фіксується панування гіпаріонової фауни (носороги, хоботні, антилопи, верблюди, олені, жирафи, бігаючі птахи — страуси й урміорніси, хижакі — шаблезубі тигри та гієни). Рештки цієї фауни за відсутності фосилізованих знахідок трав, які в ксеротичних умовах не зберігаються, наявність в пилкових спектрах полинових і лободових опосередковано свідчить про можливість існування комплексів типу савани з переважанням ксерофітної трав'янистої рослинності й рідколісся, а паралельно скорочення боліт і заплавлених лісів. Такі біологічні ознаки індикують наростання процесів випаровування, аридизації, а отже, кількість випарованої вологи перевищувала кількість опадів (Синицин, 1967).

Тропічна зона змістилась у теперішню зону субтропіків і тропіків, тропічні комплекси характеризувались наявністю листопадних форм. Це засвідчує, що континенталізація і аридизація в цей період були глобальними процесами, які визначали процеси еволюції біоти на всій земній кулі.

Паралельно відбувались зміни і в морях, хоча не такі значні. Так, моря Центральної Європи населяли двостулкові та червононогі молюски субтропічного й помірною комплексів. У водах Середземномор'я повністю зникли тропічні представники (колоніальні корали, морські їжаки, форамініфери), а значно поширились двостулкові (пектеніди, кордити, плевротомі), мохуватки, устриці, тобто тут утворився *пелецинодо-гастроподовий* субтропічний комплекс, ближчий до помірною комплексу, ніж до тропічного.

Значні горотворні процеси, формування гір альпійської складчастості (Альп, Карпат, Криму, Кавказу) привело до диференціації морських басейнів і їх ізоляції (Паннонського, Дакійського, Понтійського, Каспійського), а отже, опріснення води, про що свідчить зміна фауни.

Прогресування клімату від помірно теплою до помірно вологою та похолодання спричинило зледеніння, що суттєво вплинуло не лише на зміну біоти, а й на глобальні географічні та геологічні процеси.

Антропогенний (четвертинний) період (2,6 млн років — дотепер) поділяється на два відділи: плейстоцен і голоцен. Характеризувався комплексом геологічних відкладів, поширених в Україні майже повсюдно. Вони мають різноманітний склад і відносно невелику потужність (від кількох до 100 м). Представлені континентальними лесовими еолово-делювіальними, льодовиковими (власне льодовиковими моренними та піщаними воднольодовиковими флювіогляціальними), алювіальними і морськими типами. Антропогенний період характеризувався значною швидкістю й контрастністю природних процесів. Його особливість полягає у масштабному похолоданні північної півкулі та утворенні льодовиків, а також розвитку людини як потужного геологічного фактора.

Перехід до антропогенного періоду знаменувався вимиранням типових представників гіпаріонової фауни, появою коней, великорогих і благородних оленів, еласмотеріїв, мамонтів, слонів-трогонтеріїв, верблюдов, носорогів, зубрів, турів, ведмедів, вовків тощо. На початку плейстоцену клімат був тепліший, ніж сучасний, про що свідчить поширення теплолюбної флори та фауни значно північніше сучасних ареалів.

Геологи встановили, що в середині плейстоцену, близько 1 млн років тому, на планеті відбулось сильне похолодання і сформувались льодовики, що охоплювали великі території. Їх вплив простежується за специфікою орографії (рельєфу), геологічних відкладів (морен, пісків), характеру формування ґрунту, а особливо викопних решток біоти. Детальніші дослідження дали змогу виділити чотири льодовикові періоди (гюнц, міндель, рисс, вюрм), які чергувались з відповідними міжльодовиковими періодами. На півночі України наявні моренні відклади двох зледенінь — міндельського та рисського, але на основі викопних решток простежується детальніша диференціація. Натомість на півдні України, яка не була покрита льодовиками, формувались лесові відклади потужністю 10—50 м, що поділялись на горизонти, між якими залягали викопні ґрунти, багаті на органічні ре-

3.1. Індикація клімату

човини. З проведених досліджень було зроблено висновки, що лесові горизонти відповідають періодам зледеніння (стадіалів) міндельського, рисського, вюрмського, а міжлесові ґрунти — потеплінням (інтерстадіалам). Застосування спорово-пилкового аналізу дало змогу провести зіставлення, стратиграфію цих відкладів і встановити загальні закономірності зміни біоти, виділити місця (рефугіуми), у яких могла зберігатись рослинність в льодовикові періоди. Встановлено, що льодовикові епохи супроводжувались не лише похолоданнями, а й аридизацією клімату, про що свідчить збільшення пилку світлохвойних (сосни) та дрібнолистих (берези) порід, а міжльодовикові — потеплінням та зволоженням (гумідизацією), що індикується наявністю широколистих (дуба, липи, граба, бука) та темнохвойних (ялини) порід. При цьому з переходом від ранніх до пізніших епох видовий склад термофільних елементів збіднився. Якщо в палеогені наявний пилок каштанів, лапини, падуба, шовковиці, дзелькови, восковника, то в наступні епохи ці таксони випадають зі спектрів. Після наступу міндельського льодовика відзначається пилок сосни (дуба, берези, вільхи, осики підродів *Diploxyylon* і *Haploxyylon* тощо). Під час міндель-рисського інтерстадіалу зафіксовано поступове підвищення ролі видів лісової флори (дуб, дрібнолиста та пухнаста липи, граб, береза, вільха, ялина, бук) та кущів (крушина, ліщина, яловець, бруслина), що знову свідчить про потепління та зволоження клімату. В лісостеповій зоні України можна виділити фази широколисто-соснових лісів типу борів і суборів, у яких поступово збільшується роль вологолюбних рослин — ялини, модрини, бука і теплолюбних — хмелеграба, шовковиці, горіха, каштана, болотного кипариса та інших. Пізніше теплолюбні та вологолюбні породи зникали, а кількість пилку сосни досягала 90 %. Хоча для цих комплексів відзначено зростання кількості лободових до 30 %, полинових до 20 %, розанових і бобових до 10 %, однак швидше за все не ці таксони визначали характер рослинності. Вони індикували лише наростання ксеротичної складової, у якій важливу роль могли відігравати злаки і складноцвіті, пилок яких зберігається дуже погано. Як вважає більшість гляціологів, зледеніння викликали не стільки зниження температури, скільки підвищення зволоження, а танення льодовиків — сухість і ксеричність умов. Саме з другим етапом льодовикових фаз — таненням льодовиків — ми синхронізуємо формування ксеротичних комплексів на півдні України (Дідух, 2008).

Особливо значущим був наступ максимального рисського льодовика, межі якого в Україні зафіксовано на півночі Полісся, а його талі води доходили до Дніпропетровська. Спорово-пилкові спектри південних регіонів цього періоду представлені переважно сосною та березою, що індикують сухий і холодний клімат. У цей період похолодання було настільки сильне, зими тривалі, а літо коротке, що теплолюбні флора і фауна зникли і формувались паркові рідколісся з ксеротичним трав'яним покривом, так звані перигляціальні степи. Навіть у Криму панували соснові та ялівцеві рідколісся, а теплолюбні мезофільні елементи збереглись лише у глибоких долинах, ущелинах гір.

У наступну рисс-вюрмську епоху Д.К. Зеров (1946) виділив такі фази змін рослинного покриву: 1) сосни; 2) сосни та широколистих порід; 3) гра-

ба; 4) сосни та берези, що індикують зміну клімату від холодного континентального до вологого теплого і знову похолодання. Вчені вважають, що за оптимальних умов цієї епохи широколисті ліси займали великі площі, проте Кримський і Кавказький ексклави були ізольовані, бук і ялиця, а також теплолюбні породи не поширювались у рівнинних регіонах України. Ізоляція південних ексклавів була зумовлена поширенням на півдні України ксерофітних угруповань, на місці яких пізніше формувались степи.

Наступний вюрмський льодовик хоча й не займав таких великих площ, проте його вплив був теж суттєвим, про що свідчить скорочення мезофітної біоти і розширення континентальних соснових і березових лісів (Гричук, 1950, 1989; Артюшенко, 1970). Можливо, саме в цей період на півдні України сформувались понтичні степи, представлені ксеротичним різотрав'ям, невисокими кущами, посухостійкими деревами. Сучасне диз'юнктивне поширення деяких видів рослин (граба, бруслини карликової, в'язі стрункого тощо) вказує, що рефугіумами листяних лісів цього часу могли слугувати Крим, Подільська і Придніпровська височини, Донецький кряж.

У післяльодовиковий голоценовий період на основі спорово-пилкових комплексів було розроблено шкалу Блітта—Сернандера та виділено фази зміни рослинності, які супроводжувались відповідними змінами клімату (Величко, 1973):

1. Пребореальна (10 300—9000 рр.) — скорочення площ тундри і «перигляціальних» тундро-степів і розширення березово-соснових лісів. Клімат прохолодний і сухий.

2. Бореальна (9000—8000 рр.) — панування березово-соснових і бореальних лісів, а на півдні — степів. Клімат прохолодний та сухий, що характеризується ксеротермією.

3. Атлантична (8000—5000 рр.) — панування широколистяних лісів з дуба за теплого та вологого клімату, пом'якшення зим.

4. Суббореальна (5000—3000 рр.) — розширення хвойних лісів з участю сосни, ялини, модрина, що індикує похолодання та підвищення вологості, коливання клімату та посилення його аридизації.

5. Субатлантична (3000 р.) — поширення неморальних тіньовитривалих порід (бука, граба, липи, клена), що свідчить про відносне похолодання та збільшення вологості.

На півдні України у зв'язку з розвитком кочових племен, випасанням ними худоби і випалюваннями формувалась степова рослинність, в якій основою домінуючих видів були злаки.

Історія рослинності та розподіл її по поверхні планети відображають історичні та географічні закономірності зміни клімату. Зокрема, періоди «розквіту» рослинності припадають на гумідні фази (поліхронні флори), а періоди «криз» збігаються з фазами аридизації клімату (перехідні флори). Останні супроводжувались докорінними оновленнями складу та освоєнням нових екологічних умов.

Отже, використання біоіндикації дає змогу не лише логічно побудувати картину еволюції біоти Землі, а й суттєво доповнити дані щодо оцінки геологічних і географічних змін, клімату.

3.1.2. Методичні аспекти індикації клімату на основі спорово-пилкового аналізу

Якщо біоіндикаторами кліматичних змін попередніх епох слугували викопні рештки рослин і тварин, яких тепер не існує, то четвертинний період представлений нині існуючою біотою, видовий склад і чисельність якої чутливо реагує на зміни клімату. З урахуванням цього зміни клімату четвертинного періоду можна охарактеризувати детальніше. Використовують значно більше біотичних ознак, зокрема спорово-пилковий (палеопалиноморфологічний) аналіз. Його застосування ґрунтується на тому, що пилок викопних видів рослин як відносно консервативну ознаку можна зіставляти з пилом сучасних видів, екологія яких доволі добре вивчена. Разом з тим пилок, як і спори, добре зберігається у кислому середовищі (відкладах торфу, озерному мулі).

Пилкові зерна різних родів і навіть окремих видів різняться за формою, розмірами і будовою стійкого верхнього шару — екзини (рис. 3.16) (Вальтер, 1982).

Відібрані проби торфу обробляють певним методом, внаслідок чого всі органічні речовини розкладаються, вимиваються, а для аналізу залишаються лише спори й пилкові зерна, точніше їх стійка зовнішня оболонка — екзина. У кожній пробі визначають 200 пилкових зерен і спор, з яких обчислюють відсоток окремих видів. Отримані співвідношення є пилковим спектром, а їх зображення на графіку в певній послідовності (наприклад, з різної глибини покладів торфу чи окремих їх шарів) — пилковою діаграмою (рис. 3.17) (Вальтер, 1982).

Методику спорово-пилкового аналізу розробляли на початку ХХ ст. (Г. Лагергейм, В.М. Сукачов, В.С. Доктуровський, Л. Пост, Г. Ердтман та ін.) і у процесі розвитку вона значно удосконалювалась. Уже наприкінці 20-х років ХХ ст. А. Блітт та Р. Сернандер встановили загальну послідовність зміни деревних порід і клімату для Європи в післяльодовиковий період, яку потім уточнювали, доповнювали й розвивали інші автори. Якщо на початкових етапах оцінювали лише співвідношення деревних порід і для аналізу брали лише торф'яні відклади, то пізніше у процесі детальнішого дослідження будови екзини, уточнення значущості класифікаційних ознак спектр пилку розширився і використовували й інші субстрати. В.П. Гричук (1950) удосконалив метод виділення викопних спор і пилку для дослідження осадкових порід. Однак аналіз пилку в цих породах (наприклад, лесах) викликає певні труднощі, пов'язані не лише з поганою його збереженістю, а й з тим, що у ґрунтах із рН > 4,5 інтенсифікується діяльність ґрунтової фауни, внаслідок чого пилок переміщується вертикально на значну глибину.

У процесі розвитку методики дискутували питання перенесення пилку на далекі відстані, його збереження і можливість видової ідентифікації, співвідношення його складу у викопних спектрах і сучасних ценозах тощо. Виявилось, що сосна, вільха, береза та ліщина у пилкових спектрах представлені рясніше, ніж у природних ценозах; у дуба, граба, в'яза, верби цей показник занижений, тоді як у ялини, ялиці та бука така пропорція витримується. У таких видів, як тополя й осика, пилок швидко руйнується і погано

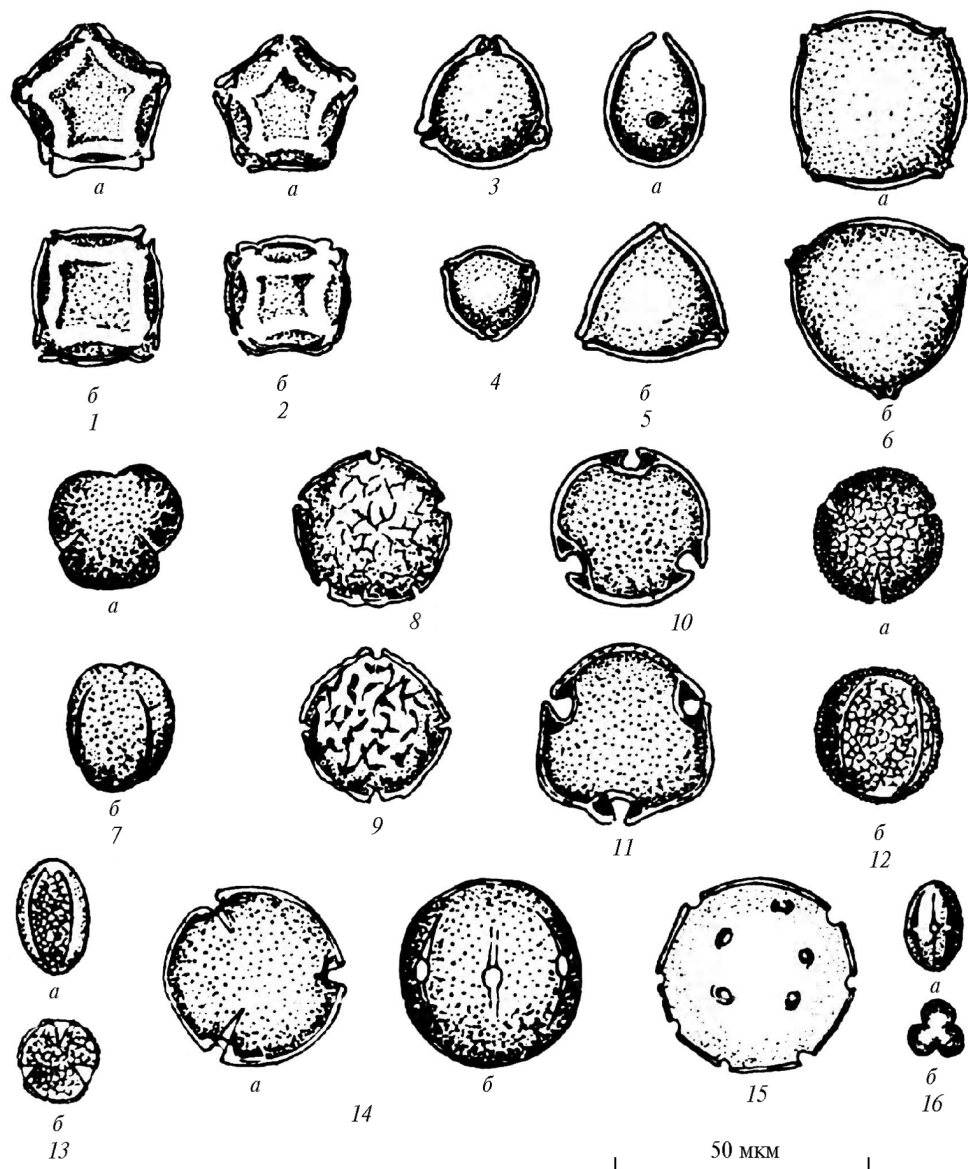
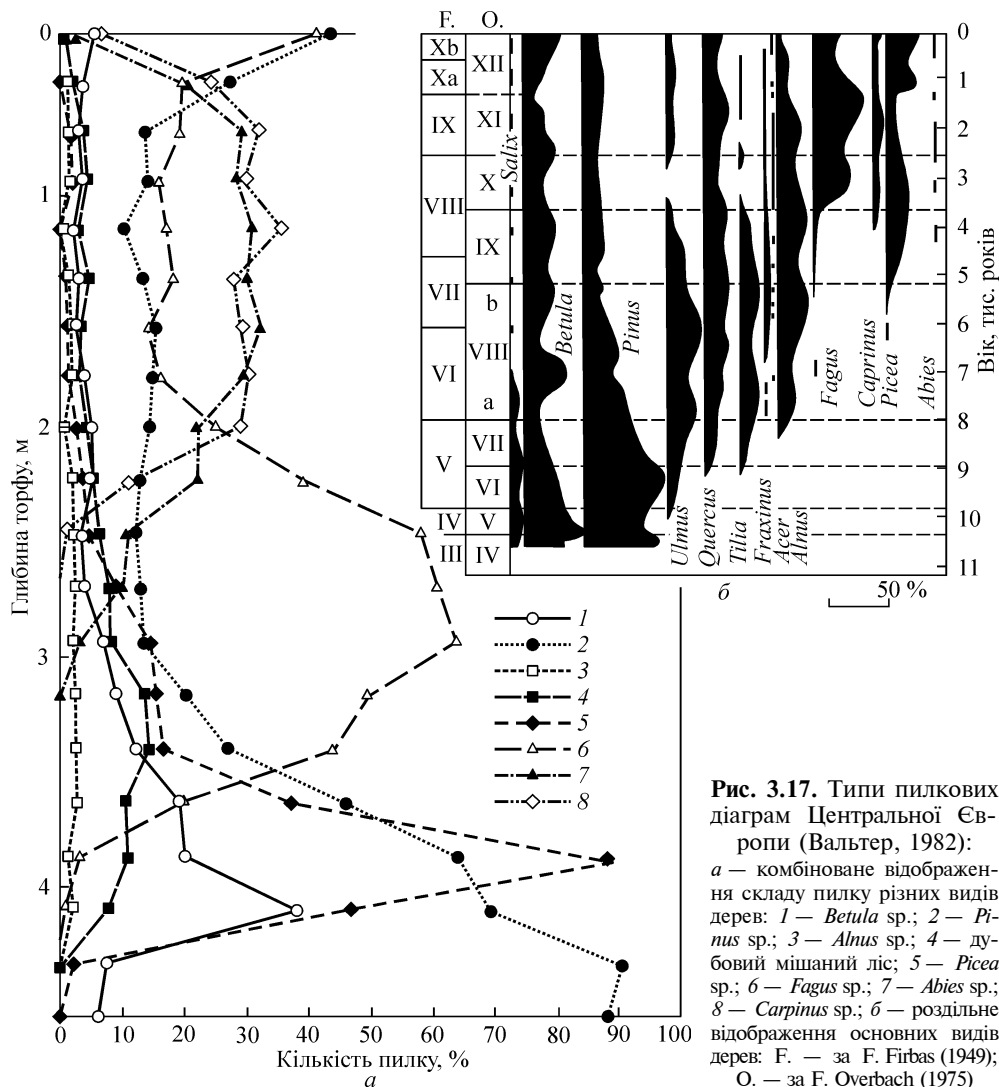


Рис. 3.16. Приклади форм і розмірів пилкових зерен:

1 — вільха чорна (*Alnus glutinosa*); 2 — в. сіра (*A. incana*); 3 — береза (*Betula* sp.); 4 — б. карликова (*B. nana*); 5 — ліщина (*Corylus*); 6 — граб (*Carpinus*); 7 — дуб звичайний (*Quercus robur*); 8 — в'яз гірський (*Ulmus montana*); 9 — в. гладкий (*U. laevis*); 10 — липа серцевидна (*Tilia cordata*); 11 — л. широколиста (*T. platyphyllos*); 12 — ясен (*Fraxinus* sp.); 13 — верба козяча (*Salix caprea*); 14 — бук (*Fagus*); 15 — горіх (*Juglans*); 16 — каштан (*Castanea*); а і б у 1, 2, 6 — варіанти; у 5, 7, 12, 13, 14, 16 — різноманітні положення

3.1. Індикація клімату



зберігається у викопному стані. Останнє характерно і для ентомофільних видів дерев, які теж недостатньо представлені у спектрах. При цьому пилок сосни, ялини, берези, вільхи відноситься на сотні кілометрів, а дуба, граба, бука та деяких ентомофільних деревних видів — на відносно незначні відстані, у зв'язку з чим було запропоновано ввести відповідні поправкові коефіцієнти (Сладков, 1967). У процесі розвитку методики з 50-х років XX ст. для аналізу почали використовувати не лише пилок деревних видів, а й трав'янистих, зокрема, хлібних злаків і бур'янів, що свідчать про розвиток землеробства. Велику увагу приділяли аналізу спектрів наземної поверхні, «пилкових дощів» та зіставленню їх з відповідними типами ценозів (Заклинская, 1951).

Р о з д і л 3. Індикація змін екосистем у просторі й часі

Було сформульовано висновок, що *спориво-пилковий спектр (СПС)* — це не дзеркало кількісного співвідношення видів у фітоценозах. При цьому власне методика, яка ґрунтується на відсотковому співвідношенні пилку, теж недосконала, адже випадіння зі спектра певного типу пилку призводить до спотворення відсоткового відношення пилку інших видів. Ми вже не зважаємо на те, що кількісну пробу (200 зерен) можна відбирати з різної наважки субстрату, тобто концентрація пилку може бути різною. У процесі подальшого розвитку спориво-пилкового методу вносились не лише відповідні корективи, а й суттєві методологічні новації. Зокрема, під час встановлення типових СПС звертали увагу на появу чи зникнення пилку певного виду, загальні закономірності наростання або зниження його показників у діаграмі, точки перетину показників між окремими видами тощо (Гричук, 1950; Wohlfarth et al., 2002).

На основі аналізу великої кількості даних було встановлено типові СПС, які, як видно з табл. 3.1, суттєво відрізняються від видового складу фітоценозів.

Так, виявилось, що у спектрах степових і напівпустельних регіонів відсоток сосни може бути вищим (75—100 %), ніж у власне хвойних лісах

Т А Б Л И Ц Я 3.1. Спориво-пилкові спектри, типові для зон Руської рівнини (Гричук, 1950)

Пилок і спори	Тундра	Ліси			Лісостеп	Степ ковилловий	Напів- пустеля
		хвойні	хвойно-ши- роколисті	широко- листі			
<i>Загальний склад</i>							
Пилок дерев	30—40	50—85	45—80	40—70	5—30	<20	<5
Пилок трав і кущиків	25—45	5—25	10—40	20—60	60—85	75—90	90—100
Спори	20—50	10—35	5—15	5—30	<20	<20	<10
<i>Пилок дерев</i>							
<i>Picea</i>	15	40—100	45—95	<10	—	—	—
<i>Pinus</i>	5—75	40—100	45—95	10—70	35—100	75—100	75—100
<i>Betula</i>	5—80	До 70	До 50	До 60	<15	<10	<10
Широколисті породи	—	—	<10	>20	До 30	<10	<10
<i>Пилок трав і кущиків</i>							
Ericaceae	10—80	До 100	До 20	—	—	—	—
Poaceae	20	До 40	5—40	10—30	20—45	10—40	До 30
Cyperaceae	5—80	До 65	<15	<15	До 20	<10	<10
Chenopodiaceae	—	—	—	—	<5	5—30	15—80
<i>Artemisia</i>	—	—	—	—	—	До 20	До 40
Різнотрав'я	До 75	10—85	45—90	60—90	50—80	25—75	20—70
<i>Спори</i>							
Sphagnales	10—50	20—95	<10	<10	—	—	—
Bryales	50—90	До 90	До 95	До 100	85—100	90—100	100
Filicales	+	<10	До 60	До 100	<15	<10	—
Lycopodiaceae	+	До 60	До 30	До 10	—	—	—

П р и м і т к а. «+» — поодинокі зразки спор; «—» — спори та пилок відсутні.

3.1. Індикація клімату

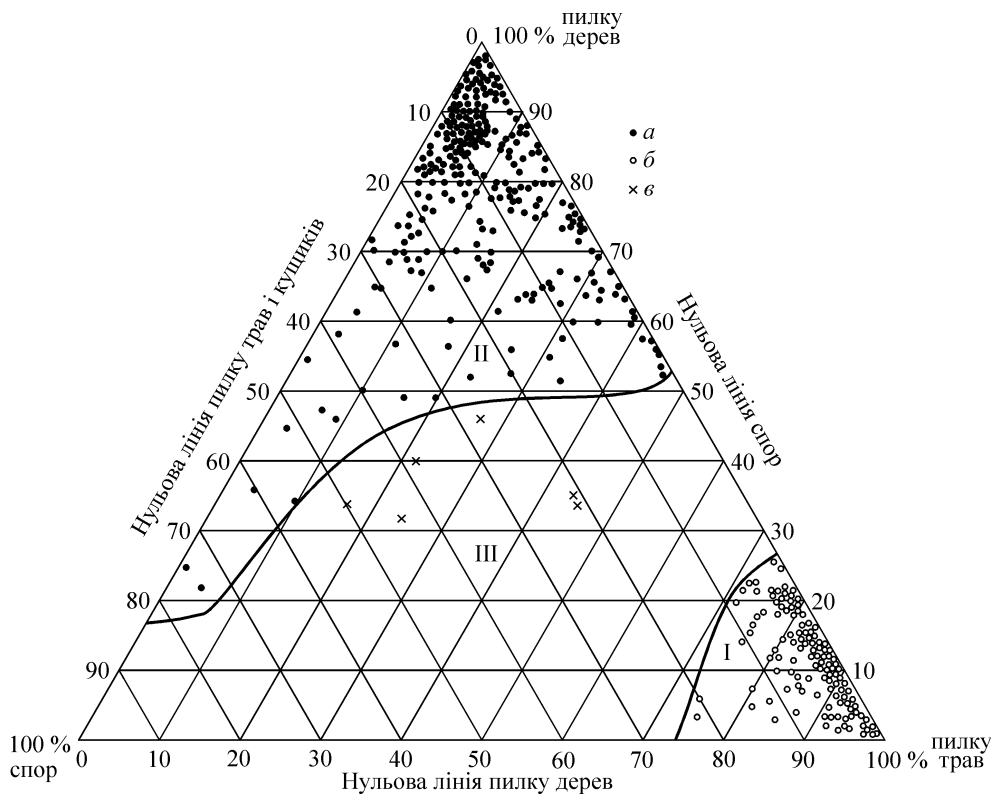


Рис. 3.18. Діаграма пілку деревних порід, трав і кущиків, спор у різних типах спектрів: I — лісова зона; II — тундрова зона; III — степова зона; а — дерева; б — трави; в — спори

(40—100 %). На основі цих порівнянь В.П. Гричук (1950) розробив графічну діаграму (рис. 3.18), яка відображає співвідношення пілку трьох складових: деревних порід — *DR*, трав і кущиків — *TR* і спор — *SP*.

У спектрах степового типу переважає (не менше 70 % загальної кількості зерен) пилок трав і кущиків (полину, лободових і різнотрав'я) за незначної кількості (2—3 %) спор (переважно зелених мохів) і пілку дерев (головним чином сосни).

У спектрах лісового типу переважає пилок дерев (до 80 %), великий вміст спор мохів, папоротей та плаунів (до 35 %), а вміст пілку трав ніколи не буває вищим, ніж дерев; серед пілку трав зазвичай представлені злаки, осоки й різнотрав'я.

У спектрах тундрового типу пилок дерев, трав, кущиків і спори приблизно в однаковій кількості; при цьому серед дерев переважає пилок берези та сосни, серед трав і кущиків — осокових і вересових, серед спор — зелені мохи.

За останні десятиліття велику увагу приділяли використанню спорово-пилкового аналізу (СПА) для оцінювання господарської діяльності людини і розвитку такого наукового напрямку, як археологічна палінологія (Dimbleby, 1985). Було встановлено характерні морфологічні ознаки пілку культур-

них рослин: жита (*Secale cereale*), пшениці (*Triticum aestivum*), ячменю (*Hordeum* sp.), рису (*Oryza sativa*), вівса (*Avena*). Для діагностики землеробства застосовують не лише наявність великого пилку культурних злаків, а й вміст пилку сеgetальних бур'янів (Рябогіна, 2006). Й. Тарнер (Turner, 1964) ввів індекс, заснований на кількісних показниках пилку культурних рослин і бур'янів. Якщо такий індекс нижчий 15 %, то це ознака землеробської культури, якщо вище 50 % — скотарства.

На основі обробки численних спектрів встановлено, що розвиток рослинного покриву, з одного боку, характеризувався коливальними флюктуаційними процесами, з іншого — простежувались певні тенденції змін (похолодання у зв'язку із наступом льодовиків і потепління у міжльодовикові періоди). На загальному фоні цих змін виділено три великих льодовикових періоди (міндель, рисс, вюрм) та два міжльодовикові.

Палеопалінологічні дані свідчать, що між рисським і вюрмським льодовиковими періодами (валдайська епоха), 24—70 тис. років тому, виділяються 12 фаз похолодання та потепління, які характеризувались різною масштабністю й тривалістю (Чеботарева, Данилова-Макарьчева, 1974). Похолодання індикувалось різким збільшенням кількості чагарникових видів вільхи, берези, лободових, полину та ефедри, потепління — різних неморальних видів дерев, що вказує на підвищення лісистості території.

Крім встановлення загальних тенденцій, трендів змін клімату велику увагу приділяли питанням коливання відсотків вмісту пилку, що пояснюється зміною різних природних процесів, насамперед кліматичного характеру (Кожаринов, 1994; Климанов и др., 1995, 2005). Індикація таких змін дає змогу трактувати історичний хід еволюції не як чітко детермінований, а стохастичний процес.

З 80—90-х років ХХ ст. методику СПА вдосконалюють, зокрема, і в пряму пошуку залежностей між СПС та елементами клімату. В.А. Климанов та співавт. (1995), Г.Ф. Букреєва та співавт. (1986, 1995) розробляли аналогово-палінологічні методики, які ґрунтувались на інформаційно-статистичних обчисленнях із застосуванням складних і громіздких аналітичних операцій. Їх складність полягає у тому, що інтегральні показники клімату як комплексного фактора, які не мають математичного виразу, тобто одиниць виміру, необхідно розкласти на такі складові, як середньомісячна температура липня й січня, середньорічна температура, середньорічна кількість опадів, тривалість безморозного періоду тощо. Для встановлення залежності цих показників з палеопалінологічними даними було проведено складні обчислення і встановлено лінійні рівняння регресії (Букреєва, Зубарева, 1987). По суті, розвиток СПА відбувався у напрямку заміни словесних якісних характеристик клімату (холодний, теплий, сухий, вологий) кількісними, цифровими показниками, які слугують основою для проведення відповідних математичних операцій. Цей етап розвитку СПА можна розглядати як формування кількісних шкал, що спостерігалось і в інших наукових напрямках, внаслідок чого відкрито якісно нові можливості застосування цієї методики, зокрема у галузі індикації клімату.

Сучасний етап розвитку (з 2000 р.) СПА полягає у відході від аналізу різноманітних кліматичних факторів і виборі таких показників, які відо-

3.1. Індикація клімату

бражають інтегральні властивості клімату, їх зв'язок з рослинністю, в цьому разі — СПС. Такими показниками є тривалість вегетаційного періоду (d) та індекс сухості (J), який залежить від співвідношення температури й вологості клімату (Будыко, 1977). Зазначимо, що саме такого висновку дійшли і ми (Дидух, 1992), вважаючи, що саме гідротермічний режим визначає закономірності розподілу рослинних угруповань.

За даними М.І. Будыко (1977), для арктичної пустелі й тундри індекс сухості становить 0—0,4, тайги — 0,4—0,8, мішаних лісів і лісостепу — 0,8—1,0, степу — 1,0—2,0, напівпустелі — 2,0—3,0 і пустелі >3 . Розподіл рослинних угруповань від тундри до напівпустель характеризується показниками $J_{\min} = 0,33 - J_{\max} = 3,0$, за межами яких умови для розвитку рослин несприятливі і повноцінні зімкнені ценози не формуються, а виживають лише окремі стрес-толеранти, тому тут ценотичні закономірності не виявляються. Індикатором оголених субстратів у Карелії є пилок *Cenococcium geophilum* (Wohlfarth et al., 2002). За оптимальних відношень температури і вологості $J = 1$, а за дефіциту тепла — $J < 1$, вологи — $J > 1$. Лінія $J = 1$ у Сибіру проходить по південній межі лісової і північній лісостепової зон, тоді як в Україні — між лісостеповою та степовою зонами, і є важливою кліматичною та ботаніко-географічною межею.

На основі розрахунків встановлено залежності між різними кліматичними показниками, зокрема, зміною періоду вегетації рослинного покриву, що залежить від d_1 — теплого та d_2 — холодного періоду року, та індексом сухості. Це виражено у формулі

$$J = 3,62 - 4,8dt_1; \quad dt_1 = \frac{t_1}{2A}; \quad A = \frac{(t_7 - t_1)}{2},$$

де t_7 і t_1 — середні температури найтеплішого (липня) та найхолоднішого (січня) місяців (Коновалов, Иванов, 2006, 2007). Виділивши інтегральні показники клімату, які характеризують його зміну від Арктики до пустелі, автори намагаються знайти спосіб відображення їх зв'язку з показниками СПС, що, по суті, є визначальним моментом біоіндикації. Інакше кажучи, це пошук тієї біологічної ознаки, яка найтісніше корелює із показниками зовнішнього фактора (клімату) і відбиває суттєві закономірності зміни спектра від арктичного через лісовий до пустельного типу. Відомо, що чим більше складових, елементів у взаємодіючих системах, тим складніше визначити ті їх інтегральні поєднання та взаємозв'язки, які відображають суть системи, тому успіх біоіндикації полягає у виділенні такої ознаки, характеристики, властивості клімату, яка б відбивала закономірність зміни СПС. Неодмінною умовою для цієї ознаки, властивості є те, що вона мусить мати певні одиниці кількісного виміру.

У процесі розв'язання цього складного питання О.О. Коновалов і С.М. Иванов (2006, 2007) виходять із такого логічного твердження. Розглядаючи СПС як певну систему елементів, сума яких є постійною, вони зображують її у вигляді прямокутника зі сторонами d_1 та d_2 . Постійна сума цих сторін (наприклад, 8) може мати показники d_1 та d_2 4 і 4, 2 і 6, 3 і 5, 1 і 7, тобто різні, але збільшення одного показника означає зменшення іншого. Зовнішній фактор розглядають як добуток $C = d_1 \times d_2$ і за множини

цих показників отримують різні результати: 16, 12, 15, 7. З урахуванням такої логіки побудовано всю концепцію подальших розрахунків. Хоча автори ніде не згадують, але такий методичний прийом відношення площ до периметра пов'язаний з теорією фракталів і в останні роки все ширше застосовується (Гродзинський, 2005).

За основу СПС автори приймають запропоноване В.П. Гричуком (1950) співвідношення складових: відсоток пилку дерев і кущів — DR ; трав і кущиків — TR ; спор — SP . Наступний крок полягає у тому, щоб із трикомпонентних складових спектра залишити одну групу, яка б відображала загальні закономірності змін клімату. За таку ознаку прийнято показник (відсотковий склад) переважної групи рослин СПС (D_c), яку протиставляють сумарному складу двох інших груп, але всі вони разом за будь-яких умов клімату становлять 100 %, або 1. Однак їх добуток ($C_c = D_c \times 1 - D_c$) є змінною величиною, яка й відбиває вплив зовнішнього фактора — клімату. Оскільки D_c є однією складовою із трьох компонентів, то його мінімальний показник не може бути нижчим за 0,33, а максимальний — 1,0. Відповідно, показник $1 - D_c$ може змінюватись від 0,67 до 0, а добуток C_c — від 0,22 ($D_c = 0,33$) до 0 ($D_c = 1,0$).

Відносно мінімального показника $C_o = C_c / 0,22$ формула має вигляд $C_o = 1 - (D_o) 0,22$. У разі, якщо $D_{\max} = 1,0$, а $D_{\min} = 0,33$, то $D_o = 1,5$, а $D_c = 0,5$.

З урахуванням цього можна зробити висновок, що добуток C_c не залежить від складу переважної групи СПС. При цьому D_c у тундрі та лісотундрі підвищується від 0,33 до 0,6, у тайзі та північному лісостепу — 0,8—1,0, в південному лісостепу та степу знижується від 0,6 до 0,8, в напівпустелі та пустелі — 0,6—0.

На основі відповідних розрахунків було встановлено характер взаємозв'язку між показниками СПС та кліматичними факторами. На думку А.А. Коновалова та С.М. Іванова (2007), для реконструкції палеоклімату за палеопалінологічними даними достатньо визначити відсотковий склад переважної групи (D_c або C замість D), за якою можна обчислити показники dt_7 і dt_1 та інші кліматичні характеристики.

За $J < 1$ $dt_7 = 0,5D_c$; $dt_1 = 1 - 0,5D_c$. За $J > 1,5$ $dt_7 = 1 - 0,5D_c$; $dt_1 = 0,5D_c$.

Відповідно до вищенаведеної формули $J = 3,62 - 4,8dt_1$, знаходимо співвідношення. Тоді $J = 1,5 - D_c$, або $J = 1,5D_c - 0,5$, а $dt = 0,86 - 0,31D_c$, що відображено на графіку (рис. 3.18).

За такими підходами встановлено, що зона переходу від достатнього до недостатнього зволоження (в Україні — від Лісостепу до Степу) є віссю симетрії, де відбувається зміна вектора D_c , який південніше збігається з вектором зміни (періодом теплої пори року), північніше — холодної.

Отримані дані потребують всебічної перевірки, верифікації. Не абсолютизуючи цей підхід, метод, зазначимо, що він заслуговує на увагу, бо відображає загальні тенденції розвитку фітоіндикації: перехід від шкал найменувань до шкал порядків і відношень. Разом з тим він засвідчує подальший розвиток методики спорово-пилкового аналізу, що дає можливість проводити широке коло математичних операцій і виходити на питання оцінювання кількісних показників кліматичних змін та їх прогнозування.

3.1.3. Синфітоіндикація клімату на основі структури ареалів рослин

Ще А. Кернер (Kerner, 1863) писав «... якщо ми розкриємо книгу рослинного царства, то в ній зможемо прочитати про клімат значно повніше і точніше, ніж у пожовтілих аркушах метеорологічних фоліантів. Рослинний покрив — всюди відображення клімату». Рослини чутливо реагують на зміни клімату своєю поведінкою, що виявляється, зокрема, у розширенні та скороченні їх ареалу. В зв'язку з цим виникає цілком закономірне питання: як використати дані щодо структури ареалів для оцінювання кліматичних показників?

За своєю суттю класифікацію ареалів (голарктичний, бореальний, степовий, середземноморський тощо), що відображає територіальний розподіл, можна розглядати як номінаційну шкалу (шкалу назв). Проблема полягає у тому, щоб таку шкалу перевести у цифрові показники, які б забезпечували кількісний вимір ареалів. Таку роботу розпочали ще з 60-х років ХХ ст. (Meusel et al., 1965; Юрцев, 1968), коли замість словесних назв було введено відповідні формули. Наступний етап полягав у тому, що формули було замінено цифровими значеннями у вигляді шкал, на основі яких ведуть оцінку біотопів за терморезимом і континентальністю (Ellenberg, 1979).

Незалежно від цих праць для оцінювання кліматичного режиму Д.М. Циганов (1983) запропонував шкали за чотирма факторами: терморезимом (Tm), омброрезимом (Om), кріорезимом (Cr) та континентальністю клімату (Kn) і провів кількісну оцінку видів рослин. На відміну від шкали Елленберга, що відображає середні показники, шкала Циганова характеризує показники мінімальних і максимальних значень, тобто амплітуду. Ми (Дідух, Плюта, 2000) доповнили ці шкали і створили відповідну базу даних і програму, яка дає змогу проводити математичну обробку та відповідні операції (див. підрозд. 1.3.4).

З метою кількісної оцінки показників клімату ми пропонуємо проводити такий аналіз за його складовими. За основу приймаємо чотири складові клімату, які в різних формах відображені в клімадіграмі Вальтера, що характеризують різні його аспекти: *терморезим* (Tm) характеризує кількість тепла, що отримує певна територія поверхні за певний період (радіаційний баланс, $\text{мДж} \cdot \text{м}^2 \cdot \text{рік}^{-1}$). Шкалу терморезиму будують на основі річних показників радіаційного балансу. Ми слідом за Д.М. Цигановим (1983) прийняли 17-бальну шкалу терморезиму, яка розділяє всі можливі на земній кулі показники радіаційного режиму на рівні проміжки від арктичної ($209 \text{ мДж} \cdot \text{м}^2 \cdot \text{рік}^{-1}$) до екваторіальної зони ($3560 \text{ мДж} \cdot \text{м}^2 \cdot \text{рік}^{-1}$). Отже, ціна одного бала становить $209,3 \text{ мДж} \cdot \text{м}^2 \cdot \text{рік}^{-1}$ (Дідух, Плюта, 1994). Показники терморезиму змінюються з півночі на південь, а їх ізохори мають широкий (горизонтальний) нахил.

Шкала *омброрезиму* (Om) відбиває ступінь аридності-гумідності клімату, що визначається вологістю повітря і пов'язана з кількістю опадів, стоком, випаровуваністю, транспірацією, вологістю ґрунтів тощо (Константинов, 1968; Методы ..., 1981). Показник омброрезиму інтегрує відношення впливу опадів і термічних ресурсів. На клімадіграмі Вальтера (1982) він

відображений наявністю періоду засухи в аридних зонах або її відсутністю в гумідних. Проте цей показник виражається і в кількісних одиницях $O_m = W - E_o$, де W — кількість атмосферних опадів, E_o — випаровуваність, мм. Існує багато методів розрахунку E_o , але ми використали метод Іванова (1957), за яким

$$E_o = 0,0018 (t_{1-12} + 25)^2 (100 - f_{1-12}),$$

де t_{1-12} — середньомісячна температура кожного місяця; f_{1-12} — відносна вологість повітря, %. П.Г. Плюта (Дідух, Плюта, 2000а) побудував відповідні карти цього показника для північної півкулі. На відміну від 15-бальної шкали Циганова (1983) запропонована П.Г. Плютою шкала омброрежиму включає 23 бали від гіпераридного (<2200 мм) до гіперомброфітного (>2000 мм) клімату. Кожен бал шкали відповідає 200 мм. Ізохори омброрежиму загалом теж мають горизонтальний напрямок, який порушується обрисом континентів та океанів і гірськими масивами.

Від обрисів материків й океанів залежать показники *континентальності* (Kn) клімату, які на американському континенті спрямовані у меридіальному напрямку, а в Євразії — мають нахил до 45° з центром у середині континенту. Шкала континентальності клімату відображає складний характер впливу великих площ моря та суходолу на атмосферу і кліматотвірні процеси (центри атмосферного тиску, характеру циркуляції атмосфери, концентрації та розподілу вологи, суми та періодичності опадів, амплітуди температур тощо). Континентальність клімату визначалася за формулою Іванова (1959)

$$Kn = \frac{\sum Tp + Td + 0,25Do}{0,36\phi + 14},$$

де Tp — річна амплітуда температур повітря (середня між найтеплішим та найхолоднішим місяцями), °С; Td — добова амплітуда температури повітря (різниця між середньорічною максимальною та мінімальною температурою повітря), °С; Do — середньорічний дефіцит відносної вологості повітря, %; $0,36\phi$ — лінійна залежність всіх трьох компонентів від географічної широти (ϕ), °С. Загалом замість 10-бальної шкали Циганова було запропоновано 17-бальну шкалу, показники якої коливаються від екстраокеанічного (<61 %) до ультраконтинентального (>210 %) клімату, а кожен бал становить 10 %. Максимальні значення (17 балів) приурочені до таких субтропічних зон, як Сахара — Аравійський п-ів — Передня, Середня та Північна Азія, а на Американському континенті — пустеля Моаб у штаті Юта (США) (Дідух, Плюта, 2000а).

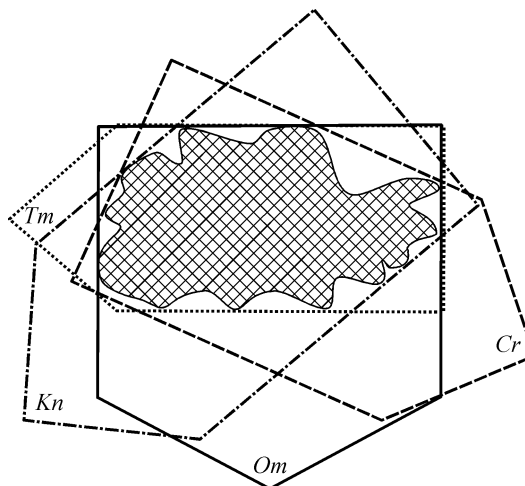
Кріорежим (Cr) відображає ступінь морозності клімату. За основу взято 15-бальну шкалу морозності Циганова (1983), в якій кожен бал має інтервал 4 °С від найхолоднішого гіперкріофітного (< -34 °С — Північна Якутія) до термофітного (>18 °С — постійно висока температура тропічного поясу). Ізохори кріорежиму відбивають співвідношення мінімальних зимових температур і нахил відносно ізохор континентальності на 90°. З наближенням до океану ізохори кріорежиму мають меридіанний напрямок, а в глибині континенту — широтний. У межах України між терморежимом і кон-

3.1. Індикація клімату

Рис. 3.19. Схема бальної оцінки ареалу за показниками кліматичних факторів: *Tm* — термоклімат; *Om* — омброклімат; *Cr* — кріоклімат; *Kn* — континентальність клімату

тинентальністю клімату спостерігається прямолінійна залежність: ізохори розміщені одна відносно іншої під кутом 45° ; між кріорежимом та омброрежимом — оберненолінійна залежність: ізохори розміщені під кутом 215° (Дідух, Плюта, 1994).

Для оцінювання амплітуд обриси ареалів накладають на сітки ізохор, що відображені на картах клімату. Схематично це показано на рис. 3.19.



Кількісні показники, що характеризують амплітуду ареалу відносно сітки ізохор, заносять у комп'ютерну базу даних ECODID, з використанням якої проводять подальші обчислення, наприклад оцінювання показників біотопів. При цьому виникає питання: кліматичні оцінки якої складової біотопу чи екосистеми ми індикуємо? Аналіз численних даних показав, що хоча загалом отримані показники й близькі до зональних, але залежно від типу біотопу відрізняються між собою, і така різниця може досягати понад один бал. Разом з тим показники терморегіму та континентальності нижчі для вологих екотопів, ніж для сухих, що збігається з закономірностями, встановленими для терморегіму ґрунту. Відомо, що з глибиною ґрунту ці показники все більше відрізняються від показників атмосфери і їх значення ніби нівелюються, не залежать від показників атмосфери. Тому логічним є твердження, що на основі фітоіндикації ми отримуємо показники, які характеризують приземну поверхню та верхні шари ґрунту, у яких розміщена основна маса коренів. Ці показники залежать від режиму інсоляції, температури повітря і ґрунту, випаровування, вітру, форми й експозиції рельєфу, типу ґрунту, характеру рослинності (висота, зімкненість, листковий індекс тощо) та інших факторів.

Мікрокліматичні відмінності між лісовими й трав'янистими угрупованнями залежно від характеру рельєфу показано на прикладі профілю, розміщеного біля с. Калинівка Єланецького р-ну та с. Трикрати Вознесенського р-ну Миколаївської обл. (рис. 3.20).

Для оцінювання клімату найчастіше використовують показники температури та кількості тепла, що надходить до поверхні ґрунту і характеризує терморегіму. У межах України найвищі показники термоклімату характерні для західного узбережжя Криму ($263,7$ кДж/см², або 12,6 бала), а найнижчі — для північно-східної рівнинної частини України ($175,8$ кДж/см², або 8,4 бала). Вище рівня моря радіаційний баланс зменшується і на висоті 1900 м над рівнем моря (над р. м.), в альпійському поясі, становить $62,8$ кДж/см², або 3 бала, що за широтою відповідає тундровій зоні.

Р о з д і л 3. Індикація змін екосистем у просторі й часі

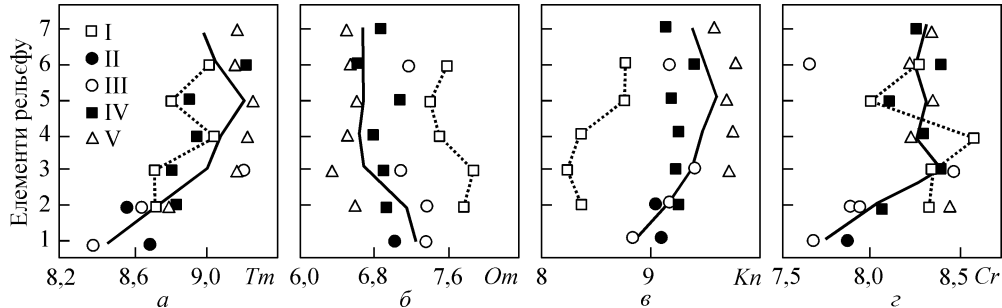


Рис. 3.20. Значення режимів кліматичних факторів (в балах) для рослинних угруповань різних форм рельєфу в степовій зоні:

Екологічні фактори: а — радіаційний баланс (T_m); б — вологість (O_m); в — континентальність (K_n); г — морозність клімату (C_r). Елементи рельєфу: 1 — заплава; 2 — улоговини та дно балок; 3 — підніжжя схилу; 4 — нижня; 5 — середня; 6 — верхня частини схилу; 7 — вершини горбів і плакори. Групи рослинності: I — лісова; II — болотна; III — лучна; IV — лучно-степова; V — степова. Суцільною ланною лінією позначено середні екологічні режими для всіх трав'янистих угруповань, штриховою — для всіх лісових

Загалом у рівнинній частині України найнижчі показники терморезиму відзначені для сфагнових боліт (*Oxycocco-Sphagnetea*) (6,0—6,6 бала), а найвищі — для південних степових угруповань (*Astragalo-Stipion*) (9,4—9,5 бала). Угруповання лісів теж характеризуються значною амплітудою показників терморезиму (від 5,8—6,2 бала у соснових лісах Полісся (*Vaccinio-Paceetea*) до 10,4—10,8 бала у рідколіссях *Juniperus excelsa* та *Quercus pubescens* лісів Криму (*Jasmino-Juniperion*)). Ця різниця (4,3 бала) відповідає 90 кДж/см², що доволі добре відображає зональні зміни термоклімату України.

Континентальність клімату, що визначається впливом великих площ суходолу та води, для України характеризується градієнтом 39 %: від 120 % у Західній Україні і Чорноморському узбережжі (у найвищій частині Карпат цей показник нижчий — 104 %) — субокеанічний клімат — до 159 % на сході Донбасу та у херсонських степах — субконтинентальний. Зміни цього фактора відбиваються на рослинному покриві України, а останній є індикатором континентальності. Так, найнижчі показники континентальності відзначені для букових лісів Криму (6,5 бала) та листяних лісів Північної і Західної України (7,2—7,9 бала), а найвищі — для степових угруповань крейдяних відслонень Донбасу (9,5—10,0 бала). Цей градієнт (3,5 бала) відповідає 35 % показників шкали.

Омброрезим, що є одним із найзначущих факторів у розподіленні рослинності, змінюється в межах України від 3,81 (1134 мм) (с. Руська Мокра, Закарпатська обл.) до 0,46 (міста Херсон, Армянськ), 0,37 (м. Судак) і 0,31 (мис Меганом, АР Крим). Цей градієнт у напрямку Карпати—Крим сягає 1654 мм (8 балів), що становить 35 % шкали омброфітності. При цьому найвищі показники гумідності (9,0—9,8) зафіксовано для сфагнових боліт Полісся, а найнижчі (6,2—6,8) — для степових угруповань (*Festucion valesiacae*) півдня та сходу України.

Кріорезим, або морозність клімату, суттєво впливає на поширення видів (рис. 3.21, див. вклейку). Холодний період року обмежує розвиток рос-

3.1. Індикація клімату

лин, який припиняється після зниження температури нижче 5 °С. Фітоіндикація кріорежиму дає добрі результати. Різниця кріорежиму між профілями «Крейдяна флора» (Донецька обл.) і «Західний Буг» (Львівська обл.) дорівнює 0,53 бала, тобто 2,12 °С, а різниця середніх січневих температур найближчих до них метеостанцій Красний Лиман (–6,6 °С) і Золочів (–4,4 °С) становить 2,2 °С. Аналіз біотопів показав, що найхолоднішими є сфагнові болота (5,8–6,9 бала), а найтеплішими — південні крейдяні схили (8,8–9,1 бала), зайняті степовими й томілярними типами угруповань (Дідух, Плюта, 1994).

Для прикладу наведемо результати фітоіндикації режимів різних елементів схилів урочища Лиса гора, розміщеного біля с. Жабокруки Тлумацького р-ну Івано-Франківської обл. (Дідух, Плюта, 1991). Саме урочище є горбом висотою близько 70 м і крутизною схилів близько 30°. Горб витягнутий зі сходу на захід на 1,5 км за ширини основи 150–200 м. Лиса гора складена гіпсовими породами, які відслонюються на крутих схилах. У ґрунтовому покриві домінують дерново-карбонатні ґрунти (рендзини) потужністю до 40 см та високим вмістом гумусу. Детальні геоботанічні описи урочища було проведено у 1978 і 1988 рр.

Особливості природних режимів вивчали з прив'язкою до схилових ландшафтних мікрозон на геоботанічному профілі, прокладеному через горб з півночі на південь. Усі геоботанічні описи було зведено до п'яти груп: тераса струмка, підніжжя північного схилу, північний схил, вершина горба, південний схил. Для кожної групи, яка відповідає елементу рельєфу, було визначено характеристики кліматичних режимів (табл. 3.2). У таблиці представлено варіанти двох видів розрахунку: з урахуванням трапляння видів (а) і без нього (б). Порівняння показало, що обидва варіанти дають близькі результати.

Оскільки бали, які характеризують кліматичні фактори, пов'язані з кількісними параметрами, вираженими в абсолютних одиницях, проведемо їх оцінку. Показник радіаційного балансу має мінімальне значення (177,9 кДж · см⁻² · рік⁻¹) біля підніжжя північного схилу, максимальне (188,0 кДж · см⁻² · рік⁻¹) — на південному схилі. Ця ж величина, визначена за середньобагаторічними даними найближчої актинометричної станції Нова

Т А Б Л И Ц Я 3.2. Характеристика кліматичних режимів різних елементів рельєфу урочища Лиса гора (Івано-Франківська обл.)

Елемент рельєфу	Кліматичний режим, бали							
	Радіаційний баланс (<i>Tm</i>)		Континентальність (<i>Kn</i>)		Гумідність (<i>Om</i>)		Морозність (<i>Cr</i>)	
	а	б	а	б	а	б	а	б
1	8,5	8,6	8,7	8,8	7,6	7,5	8,0	8,0
2	8,5	8,5	8,6	8,6	7,6	7,6	8,1	8,1
3	8,8	8,8	—	—	7,6	7,6	8,2	8,3
4	8,8	8,8	—	—	7,4	7,4	8,4	8,4
5	8,9	9,0	—	—	7,4	7,4	8,3	8,2

П р и м і т к а. Елементи рельєфу: 1 — тераса струмка; 2 — підніжжя північного схилу; 3 — північний схил; 4 — вершина горба; 5 — південний схил.

Ушиця (Хмельницька обл.), дорівнює $181,2 \text{ кДж} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{рік}^{-1}$. Амплітуда радіаційного балансу для профілю Лисої гори становить 0,4 бала, тобто $8,4 \text{ кДж} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{рік}^{-1}$. Вона дещо менша від тієї, яка має бути, виходячи з теоретичних розрахунків (Денисенко, 1975; Романова и др., 1983).

За гумідністю північні схили вологіші, ніж південні, їх середній бал сягає 7,5, що відповідає 100 мм і свідчить про переважання випаровування вологи над її надходженням. Це підтверджує і сам характер рослинності, серед якої домінують геміксерофіти *Sesleria heufleriana*, *Carex humilis*, *Brachypodium pinnatum*, *Briza media*, *Thymus moldavicus*, *Stipa capillata*, *Inula ensifolia*, *Helictotrichon desertorum*, *Teucrium montanum*. Надходження вологи до урочища (за даними метеостанції — це 550–600 мм/рік) не відповідає вказаній цифрі, оскільки частина вологи втрачається через поверхневий та підземний стоки, бо на корінних вапнякових породах розвинуті карстові процеси. Внаслідок цього уся степова рослинність Західної України приурочена до вапнякових горбів, які є островами сухості екотопів серед навколишніх ландшафтів.

Оцінка морозності елементів рельєфу відповідає мікрокліматичним закономірностям розподілу температур у горбистому рельєфі (Романова и др., 1983). Різниця температур між вершиною і підніжжям гори досягає 0,4 бала, тобто $1,6 \text{ }^\circ\text{C}$. Це також сприяє скупченню теплолюбних видів на випуклих формах поверхні рельєфу. Чітку залежність від рельєфу виявляють й інші екологічні фактори (Дідух, Плюта, 1991).

Отже, на цьому прикладі показано придатність фітоіндикаційних шкал для оцінювання кліматичних факторів у межах елементів ландшафту, тобто у розмірі екосистеми топологічного масштабу, що не можна отримати за показниками сучасної мережі метеорологічних станцій. Це поле діяльності є традиційним для дослідників з різних наукових напрямів фітоіндикації: Л.Г. Раменського, І.А. Цаценкіна, Д.М. Циганова, С.В. Вікторова, Є.О. Востокової, Г. Елленберга, Е. Ландольта й ін. Проте раніше вони не ставили за мету вирішення питань такого типу з використанням методів, що ми зробили вперше.

3.1.4. Фенологічні аспекти індикації клімату

Фенологія — наука, яка займається дослідженням закономірностей явищ росту та розвитку організмів, їх угруповань, зумовлених сезонними природними змінами. З цього зрозуміло, що такі зміни можна індукувати на основі вивчення закономірностей такого розвитку біоти. Г.Е. Шульц (1981) запропонував визначення фітоіндикаторів, що легко і точно відображають сезонні явища природи, які внаслідок органічного зв'язку з відповідною геосистемою свідчать про сезонний стан окремих компонентів або геосистеми загалом. Хоча фітоіндикатори передусім стосуються клімату, вони мають набагато ширше практичне значення.

Фенологічні спостереження проводили з глибокої давнини, але наукові основи було закладено у XVIII ст. Д.-А. Скополі, К. Генке та ін. У 1750—1752 рр. К. Лінней створив систему пунктів спостережень за сезонним розвитком природи. Проте термін «фенологія» (від грец. *phainomena* = φαίνομαί —

3.1. Індикація клімату

явище, поява, λόγος — наука) запропоновано у 1853 р. бельгійським ботаником Ш. Морраном. У XIX ст. такі дослідження охопили різні країни, але найбільш детально та скрупульозно їх проводили в Німеччині, Чехії та інших центральноєвропейських державах. На території Російської імперії найглибше ними займались А.І. Воєйков та Д.М. Кайгородов, а безпосередньо в Україні (м. Умань) — В. Поггенполь.

У XX ст. в багатьох країнах було організовано відповідні служби, удосконалювали методику, проводили узагальнення результатів (Бейдеман, 1954; Шнелле, 1961; Шульц, 1981; Стрижев, 1993) та ін. Сьогодні фенологічні дослідження — це не лише спостереження за сезонним розвитком організмів, а й складне інструментальне вивчення різних аспектів, зокрема й аерокосмічні зйомки. Однак головну увагу приділяють, як правило, видимим явищам, які легко фіксуються і мають цінне індикаторне значення. У таких роботах ставили за мету стандартизацію (фенометрію) даних, встановлення як середніх дат, так і тривалості певних фаз, відхилення від них (феноаномалії), явища інверсії (зміна порушеності послідовності фаз, викликана прискоренням одних і затримкою інших), кореляції між розвитком певних фаз, що слугують індикатором проведення певних сільськогосподарських робіт (Шнелле, 1961). У свою чергу, до цього належали такі операції, як демаркація фенофаз (графічне їх зображення, в якому у верхній частині позначали початок фази, а у нижній — закінчення) (рис. 3.22), картографування (нанесення ізофен — ліній, які поєднують дати одночасного настання фаз) (рис. 3.23). Зазначимо, що побудовані карти ізофен (рис. 3.24) збігаються з показниками кріорежиму (морозності) клімату (*Cr*), які ми використовували (рис. 3.25).

На основі таких даних А.Д. Хопкінс ще на початку XX ст. розробив методику прогнозування територіальних закономірностей настання певної фази та послідовної часової зміни наступних фаз, що слугувало основою для визначення ступеня зрілості плодів сільськогосподарських культур, початку збирання врожаю, а також сформульовано низку висновків — «біокліматичних законів». Із них цікавим є те, що у зоні помірного клімату зміни в часі фенологічних явищ становлять 4 доби на 1° широти, 5° довготи і 130 м висоти над р. м. Проте якщо навесні ці фази запізнюються, то восени настають раніше, хоча й фіксуються відхилення від цих показників, пов'язані з регіональними особливостями відносно розміщення океану.

Так, у Східній Європі сезонний весняно-літній розвиток рослин з півдня на північ просувається зі швидкістю 40—50, а приліт птахів — 50—60 км/добу. У довготному напрямку швидкість розвитку сезонних явищ визначається положенням територій відносно Атлантичного океану; в західних регіонах весна настає раніше, ніж на тих самих широтах східних регіонів, але разом з тим перехід від зими до літа у центрі континенту відбувається швидше, ніж на узбережжі океану. В горах весняно-літні явища з підйомом на 100 м запізнюються на 3 доби (Шульц, 1981).

З отриманих результатів було розроблено біокліматичне районування і виділено несприятливі зони для тих або інших культур. Ф. Шнелле (1961) вважав, що феноекологічні дані, створення таких календарів природи мають бути покладені в основу ведення сільського господарства й агрономічної науки.

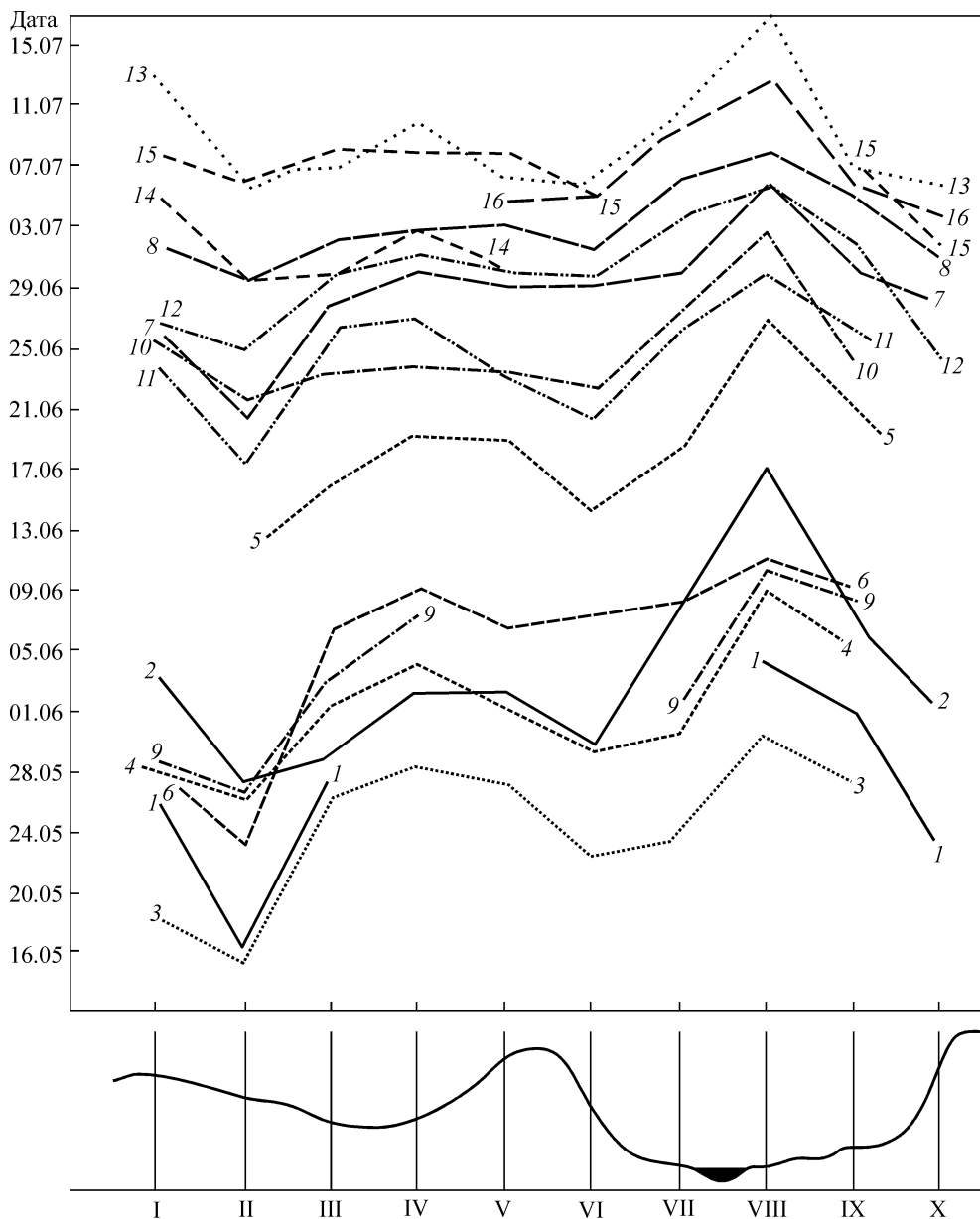


Рис. 3.22. Демаркація фенофаз на прикладі рослин південної тайги в Приуртішші (Шульц, 1981)

Береза: 1 — початок розпускання листків, 1968; 2 — початок розпускання листків, 1969. *Квасниця кислувата:* 3 — початок бутонізації, 1968; 4 — початок цвітіння, 1968; 5 — початок цвітіння, 1969. *Веснівка дволиста:* 6 — початок бутонізації, 1968; 7 — початок цвітіння, 1968; 8 — початок цвітіння, 1969. *Черемха:* 9 — початок цвітіння, 1968; 10 — початок цвітіння, 1969. *Одинарник європейський:* 11 — початок цвітіння, 1968; 12 — початок цвітіння, 1969. *Ліннея:* 13 — початок цвітіння, 1966. *Шипшина:* 14 — початок цвітіння, 1968; 15 — початок цвітіння, 1969. *Грушанка круглолиста:* 16 — початок цвітіння, 1968. *Ділянки спостереження:* I — ялиново-ялицевий зеленомоховий ліс на водороздільному схилі; II — ялиново-ялицевий різнотравний ліс на пологому південному схилі; III — ялицевий ліс у пониженій западині; IV — ялицевий ліс на північному схилі; V — ялиново-кедрово-ялицевий зеленомоховий ліс на вершині гори; VI — ялиново-ялицевий ліс на південному схилі; VII — дно долини річки; VIII — заплава правого берега річки; IX — ялицевий ліс на північному схилі; X — згарниково-війникові зарості з березою)

3.1. Індикація клімату

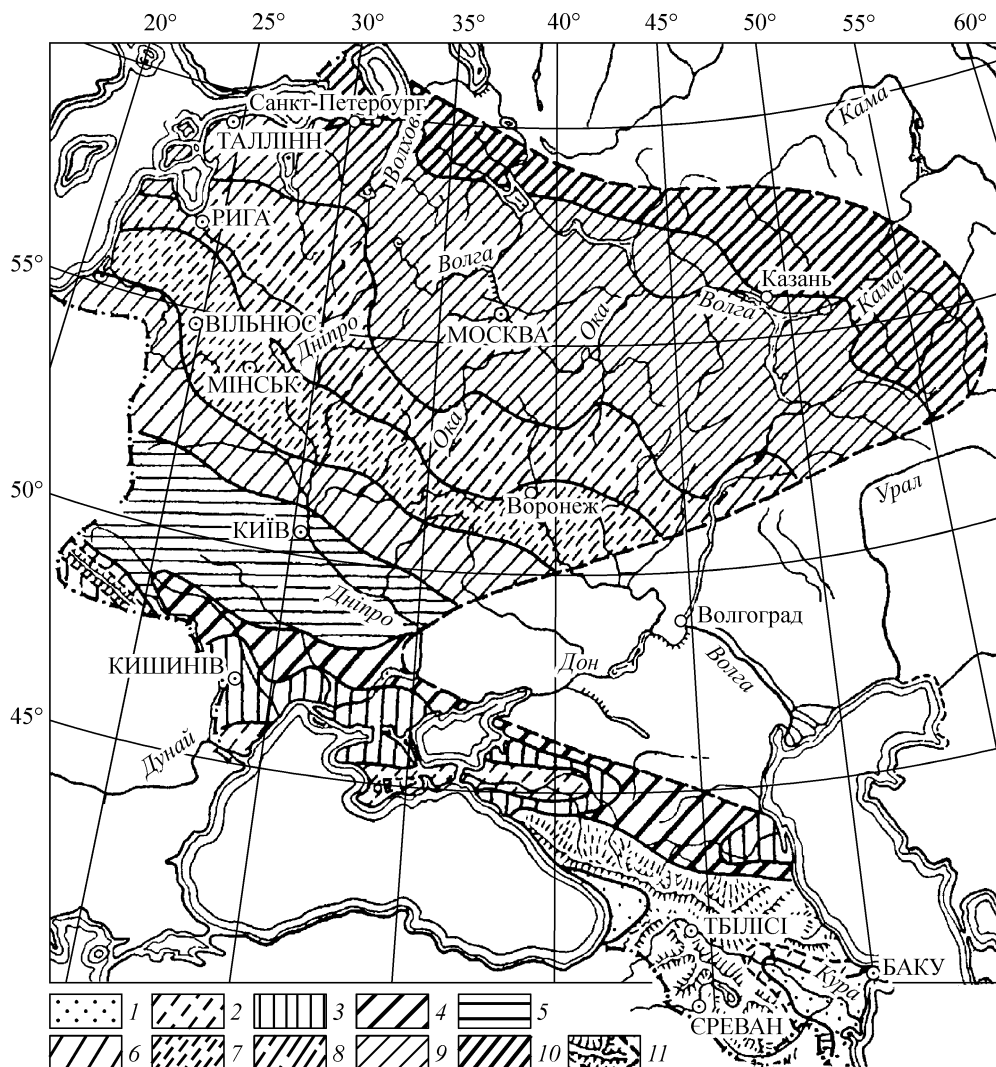


Рис. 3.23. Фенологічне картографування цвітіння ліщини (Шульц, 1981)

Дати: 1 — до 30.01; 2 — 31.01—15.03; 3 — 16—20.03; 4 — 21—25.03; 5 — 26—30.03; 6 — 31.03—05.04; 7 — 06—10.04; 8 — 11—15.04; 9 — 16—20.04; 10 — пізніше 20.04; 11 — гірські райони

Закономірності зміни природних явищ хоч і визначають річні зміни клімату, але така сезонність не збігається з прийнятим офіційним календарем, тому її встановлюють за низкою феноіндикаторних ознак (Шульц, 1981). Загалом фенологи дотримуються поділу вегетаційного періоду на вісім фаз, встановлених Е. Іне на основі розвитку біоти ще у 1895 р. Для виділення індикаторних ознак визначають, до якого рослинного угруповання належить той чи інший вид і як він реагує на термічні зміни у певній місцевості. Вчені фіксують початок весняних фаз з початком цвітіння підсніжника білосніжного (*Galanthus nivalis*), але цей вид — представник іншого

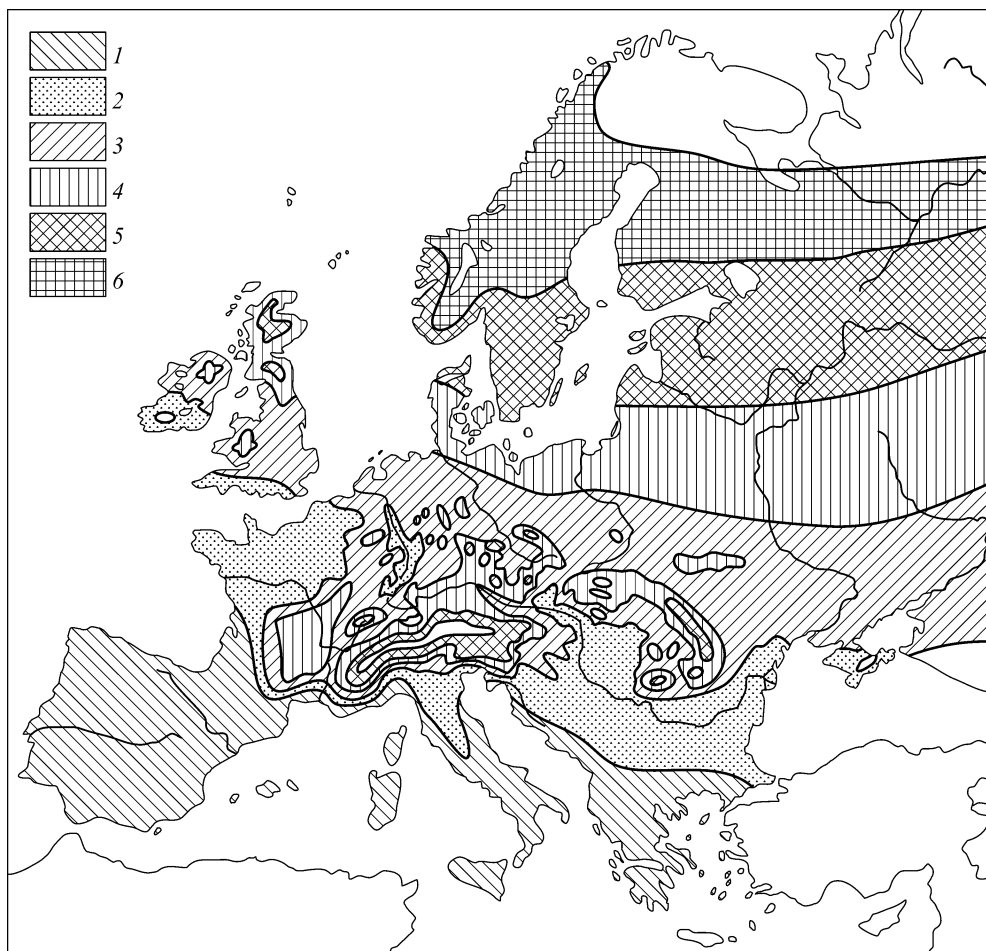


Рис. 3.24. Карти ізофен цвітіння яблунь у Європі (Шульц, 1981):
 1 – до 16.04; 2 – 16–30.04; 3 – 01–15.05; 4 – 16–31.05; 5 – 01–15.06; 6 – 16.06 і пізніше

типу флори, який починає реагувати на підвищення температури і не реагує на зміну вологості повітря, на відміну від інших видів. У Росії річний цикл ділять на 13 фаз, із них на період вегетації практично припадає вісім (Шульц, 1981).

Весняний сезон складається з чотирьох коротких фаз, кожна з яких вирізняється відповідними індикаторами.

1. Класичний початок весни знаменується таненням снігу, появою перших проталин на полях і закінчується початком цвітіння вільхи клейкої (*Alnus glutinosa*) та ліщини звичайної (*Corylus avellana*). Ця фаза характеризується рухом соку та набряканням бруньок у клена, берези та інших дерев, але вегетаційний період ще не почався.

2. Ранньовесняна фаза настає з цвітіння вільхи та ліщини, а з трав — мати-й-мачухи звичайної (*Tussilago farfara*), що знаменує перехід середньо-

3.1. Індикація клімату

добової температури через 5 °С, тобто початок вегетації рослин. Чим раніше це відбувається, тим ймовірніше, що весна буде затяжна і холод повернеться. У цей період з'являються лелеки, жайворонки, шпаки, журавлі, вальдшнепи, а приліт трясогузки передує початку льодоходу. Відбувається інтенсивне пробудження фауни (з'являються джмелі, дощові черв'яки, чути «пісні» жаб). Саме у цей період розпочинають польові роботи: посіви ярової пшениці, ячменю, вівса, моркви, редьки тощо.

3. Власне весняна фаза характеризується розпусканням листків берези, що є важливим природним індикатором, який свідчить про досягнення температури 7 °С і перехід через кілька (5) діб середньодобової температури через 10 °С. У цей час можна саджати картоплю. Вважають, що чим раніше зазеленіла береза, тим довшим буде теплий період року. У цей період у лісах цвітуть вітеринка дібровна (*Anemone nemorosa*) та в. жовтецева (*A. ranunculoides*), медунка лікарська (*Pulmonaria officinalis*), ряст ущільнений (*Corydalis solida*), р. порожнистий (*C. cava*), жовтяниця черговолиста (*Chrysosplenium alternifolium*), у західних областях України — рівноплідник рутвицелистий (*Isopyrum thalictroides*), на болотах зацвітає калужниця болотна (*Caltha palustris*),

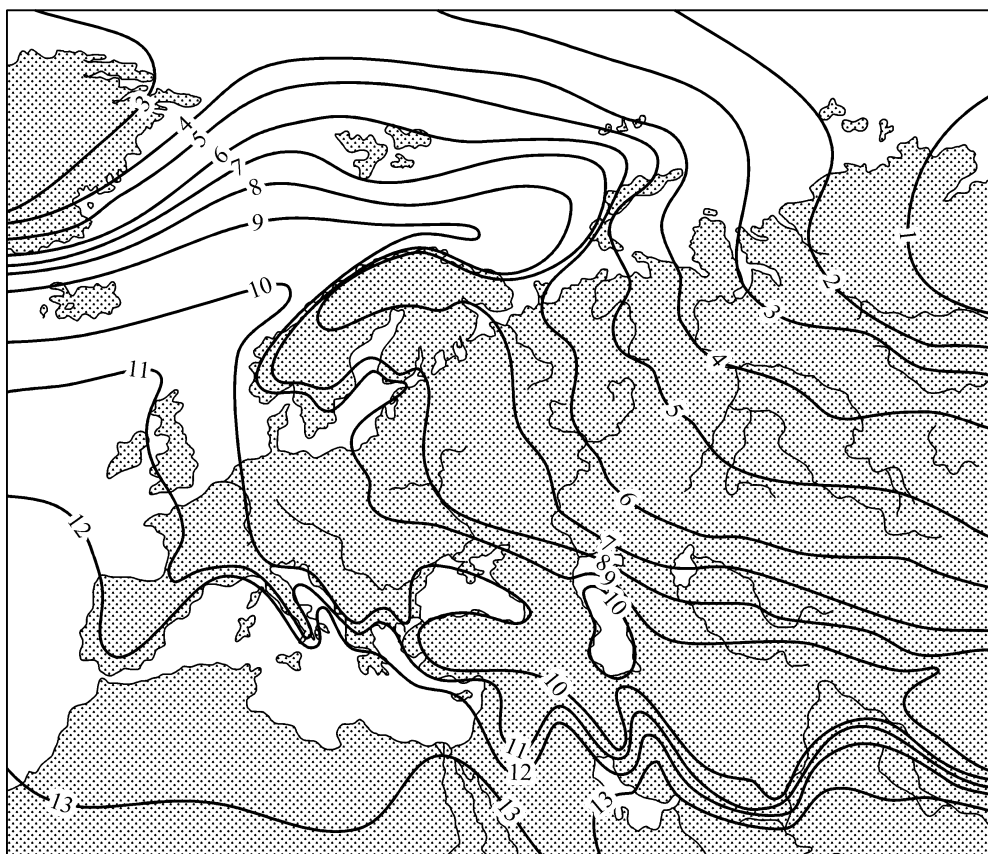


Рис. 3.25. Розподіл значень морозності клімату (C_f) в межах Європи (Дідух та ін., 2006)

а на луках — стокротки багаторічні (*Bellis perennis*). Чути пісню зяблика та вівчарика-ковалика. Якщо на луках жовтіє кульбаба (*Taraxacum officinale*), то це свідчить про перехід середньодобової температури через 10 °С, що важливо для проведення сільськогосподарських робіт. У цей період сходять яра пшениця, ячмінь, овес, що відбувається за температури 12 °С, сіють буряки, а агрономи вже можуть спрогнозувати, яким буде сільськогосподарський сезон загалом. Скориставшись рівнянням регресії, можна обчислити кількість тепла у період активної вегетації рослин (Стрижев, 1993):

$$T = 16,2D + 2770,$$

де T — кількість тепла; D — дата переходу середньодобової температури через 10 °С, тобто квітнева дата початку цвітіння кульбаби. Проте якщо це відбувається у травні, то до травневої дати додають 30 квітневих днів.

4. Остання весняна фаза є дуже насиченою й індикується цвітінням черемхи звичайної (*Padus avium*), пізніше — дуба звичайного (*Quercus robur*), розпусканням листків липи (*Tilia* sp.), граба звичайного (*Carpinus betulus*), бука лісового (*Fagus sylvatica*), гіркогоштану звичайного (*Aesculus hippocastanum*). Паралельно цвіте багато розових: вишня, слива, пізніше яблуня та груша, а через 2 доби — бузок. Початок цвітіння вишні свідчить про формування травостою до 10—15 см, що забезпечує можливість переведення худоби на постійне випасання. У цей час більшість трав'янистих ранньовесняних геофітів у лісах відцвітає, цвітуть конвалія травнева (*Convallaria majalis*), чина весняна (*Lathyrus vernus*), цибуля ведмежа (*Allium ursinum*), розпочинають цвітіння півники (*Iris* sp.). На полях з'являються сходи буряків, ранньої картоплі, колоски жита, ячменю. Натомість такі теплолюбні культури, як огірки, гарбузи, кабачки, квасолі лише висівають. Біля садиб літають ластівки, в лісі лунає пісня солов'я, голос зозулі, на болоті — вечорами чути деркача.

Фази розвитку різних рослин мають певну черговість і вже за датою цвітіння ліщини можна передбачити подальший хід весняних фаз, а отже, температурні зміни. Так, у середніх широтах Східної Європи береза розпускає листки на 18-ту добу після цвітіння ліщини і за 5 діб до початку цвітіння кульбаби, черемха зацвітає через 28 діб, тобто через місяць після ліщини, або через 10 діб після того, як зазеленіла береза. Вважають, що чим раніше зацвітає черемха, тим теплішою буде друга половина літа і початок осені. Однак залежно від регіону це співвідношення між цвітінням певних видів може змінюватись, тому потрібні відповідні спостереження. Так, за багаторічними спостереженнями в заповіднику «Розточчя», ліщина зацвітає 26 лютого, кульбаба — 18 квітня, а черемха — 23 квітня, що становить відповідно 51 і 5 діб. Крім того, це означає, що ранньовесняні дати зміщуються на ранніший період, а пізньовесняні є стійкими.

Разом з тим слід відзначити, що зміна фенологічних показників не є прямолінійною, а залежить від багатьох зовнішніх факторів.

Індикатором настання літнього сезону є початок цвітіння дикорослих видів шипшини (*Rosa* sp.). У цей час цвіте біла акація (*Robinia pseudoacacia*), на степових схилах — шавлія лучна (*Salvia pratensis*), гадючник звичайний (*Filipendula vulgaris*), досягають суниці лісові (*Fragaria vesca*), що

3.1. Індикація клімату

означає перехід середньодобової температури через 15 °С. Літній період розділяється на три фази:

1. Початкова фаза характеризується цвітінням калини звичайної (*Viburnum opulus*), жасмину садового (*Philadelphus coronarius*), на полях — жита, волошки синьої (*Centaurea cyanus*), на воді — латаття білого (*Nymphaea alba*). На степових ділянках квітують пірчасті ковили (*Stipa pulcherrima*, *S. pennata*). Внаслідок максимальної тривалості дня добре прогріваються водойми і у них розвивається рослинність. На луках інтенсивно квітують злаки і в цей час розпочинають сінокосіння. У садах дозрівають ранні сорти черешень і вишень.

2. Друга фаза індукується природним цвітінням липи (у містах — раніше), дозріває смородина, порічки, у лісі — чорниця. Це найжаркіша пора року із максимальним розвитком біотичного різноманіття. На степових ділянках інтенсивно квітне люцерна серповидна (*Medicago falcata*), підмаренник справжній (*Galium verum*). У цей час стихають пісні солов'я, замовкають зозулі, масово розвиваються коники, на вигонах зацвітає цикорій дикий (*Cychorium intybus*), пижмо звичайне (*Tanacetum vulgare*), дозрівають помідори.

3. Остання літня фаза розпочинається у серпні й характеризується зниженням нічних температур, випаданням холодних рос, охолодженням води, хоча флора водойм продовжує інтенсивно цвісти. У лісах з'являється брусниця (*Rhodococcum vitis-idaea*). Степові схили часто тьмяніють, злаки закінчують квітування.

Осінь у середньоевропейських широтах триває близько 3 міс і ділиться на три фази.

1. Початкова фаза визначається появою жовтого листя у берези, липи, в'язу, різким зменшенням кількості квітучих рослин, відльотом у вирій перших птахів (ластівок), а закінчується тоді, коли кількість жовтого і зеленого листя приблизно однакова. У цей час на пустищах інтенсивно цвіте верес звичайний (*Calluna vulgaris*), у західних областях можна побачити квіти плюща звичайного (*Hedera helix*), грудниці звичайної (*Galatella linosyris*), дозрівають плоди бузини, жолуді дуба, горішки бука, волоського горіха. У садах дозрівають сливи, осінні сорти яблунь, груш, на полях збирають пізні сорти картоплі.

2. Друга фаза характеризується інтенсивною зміною забарвлення листя, яке починає опадати, дозрівають плоди кінського каштану, масово відлітають птахи. У цей час закінчується цвітіння майже всіх рослин і, фактично, період вегетації, завершується збирання та заготівля осінніх овочів і фруктів.

3. Фаза пізньої осені індукується повним опаданням листя (за винятком видів, листя яких залишається зимувати або не опадає, як у зимовій формі дуба — *Quercus robur*), початком заморозків і навіть випаданням першого снігу. Більшість рослин завершує вегетацію, хоча озимина підростає.

Зимовий період фенологи розділяють на три фази, однак індукувати їх за біотичними ознаками досить важко. Хоча про прихід останньої передвесняної фази сповіщає «спів» синиці великої.

Фенологічний розвиток має певну регіональну специфіку, фіксація якої важлива для планування та проведення сільськогосподарських робіт, а

також для оцінювання змін показників температури ґрунту, що відрізняються від показників температури повітря, тому для великих територій провести таку оцінку складно. Наприклад, відомо, що для проростання вівса необхідна температура вище +4 °С, картоплі — +8 °С, кукурудзи — +10 °С, і поява відповідних сходів свідчить про те, що певний температурний рубіж уже пройдено. При цьому для дозрівання вівса за температури вище 5 °С необхідно не менше 100 діб, ярової пшениці — 120, кукурудзи — 160 діб. Для моделювання фенологічних процесів використовують показники сум температур (Σt°), які підраховують з дня стійкого переходу середньодобових температур повітря через +5 чи +10 °С, що розглядають як важливий біокліматичний показник. Так, початок появи листків у берези відбувається за $\Sigma t^\circ = 100$ °С, початок цвітіння клена гостролистого — 140 °С, черемхи — 210 °С, дуба черешчатого — 310 °С, шипшини — 500 °С, липи серцевидної — 1050 °С. При цьому кожен з регіонів набирає відповідну Σt° залежно від їх широти. Так, для Українського Полісся вона становить 2500 °С, Лісостепу — 2750 °С, Степу — 3100 °С. Показник суми температур важливий у помірних широтах і не має ніякого значення в субтропічних і тропічних поясах, де вегетація не лімітується. Разом з тим слід зазначити, що зміна фенологічних показників у часі не є прямолінійною і залежить від багатьох зовнішніх факторів, тому в розрахунок вносять відповідне виправлення: $y = x + \Delta n$, де y — ймовірна дата появи певного явища, яке прогнозують; x — фактична дата появи відповідного феноіндикатора; Δn — середній багаторічний інтервал між появою феноіндикатора й індиката. Величина лага (Δn), що може бути доволі значною, залежить не лише від величини середнього відхилення (δ) показників, а й синусоїдного характеру змін, тому його складно обчислити. Ступінь зміни фенологічного лага звужується від фіксації ранньовесняних (23) до літніх явищ (3 доби) (Шульц, 1981). У Німеччині такі прогнози будують за показниками «конвейєра», тобто послідовно від одного явища індикатора до іншого, за типом «марківського ланцюга», що дає можливість коригувати хід за багатьма, а не одним показником.

Для Баварії реперними вважають такі типи індикаційних показників, що фіксують від початку року, доба: цвітіння підсніжника (*Galanthus nivalis*) — 70, мати-й-мачухи (*Tussilago farfara*) — 81, посів вівса — 89, сходи вівса — 103, цвітіння кульбаби (*Toraxacum officinale*) — 111, вишні — 113, яблуні — 125, бузку — 127, кінець цвітіння яблуні — 140, квітіння озимого жита — 153, дозрівання вишень — 180, озимого жита — 203, вівса — 215, пожовтіння листя липи серцевидної (*Tilia cordata*), л. крупнолистої (*T. platyphyllos*) — 290, кінець листопаду липи серцевидної — 294 (Pfau, 1964). З урахуванням цього можна спланувати проведення сільськогосподарських робіт.

Фенологічні дані та підбір відповідних індикаторів мають важливе теоретичне й практичне значення у різних сферах, оскільки рослини — це такі «прилади», система яких утворює густу сітку, тому що вони ростуть всюди, нічого не коштують і, на відміну від метеорологічних приладів, реагують на всі зміни погоди загалом (Шнелле, 1951). Така фенологічна сітка в окремих державах тісно пов'язана з кліматологічними дослідженнями та існує як єдина система спостережень, що важливо для низки наук:

3.1. Індикація клімату

1. Кліматології — оцінка закономірностей територіальних і висотних змін, особливостей проходження фаз, їх прискорення, вплив рельєфу, експозиції схилів й специфіки типу ґрунту на ці процеси, оскільки вегетаційні періоди часто не збігаються з календарними датами. У зв'язку з цим Ф. Шнелле (1951) вважав, що перспективним є розвиток такого наукового напрямку, як агрометеорологія, який має ґрунтуватись на фенологічній кліматології.

2. Географії — фенологічна зйомка місцевості, районування.

3. Ботаніки — встановлення можливих меж поширення видів залежно від специфіки проходження їх фенофаз. Застосування рослин як кліматичних індикаторів має великі перспективи, але ботаніки надають цьому мало уваги, користуючись метеорологічними, а не фенологічними показниками. Зовнішній вигляд угруповання дуже ефективно виражає взаємозв'язок рослин з навколишнім середовищем, тому фенологічні та екологічні (геоботанічні) дослідження мають бути тісно пов'язані й можуть дати цікаві, якісно нові результати.

4. Сільського господарства — як основа планування робіт, оцінка ступеня придатності територій для розведення певних сортів сільськогосподарських культур, відбір і виведення нових сортів, вибір періоду посіву та збирання культур, оцінка темпів (швидкості) проходження певних фаз розвитку для запобігання суттєвої втрати врожаю. Відомо, що для картоплі перспективнішим є введення тих сортів, які були виведені для суворого північного клімату і мають коротший вегетаційний період, ніж використання південних видів. Кожен агроном мусить мати знання не лише про ґрунт і клімат, а й з фенології, що важливо для планування сільськогосподарських робіт, правильного розрахування часу для їх проведення у весняний та осінній періоди, особливо коли йдеться про прискорення фенофаз, що спостерігається за останні десятиліття. На основі цього розробляють таблиці періоду й об'єму зрошення культур, їх удобрення, збирання тощо. За фенологічними даними у Німеччині розраховують економічні затрати на проведення певних робіт, оцінюють їх рентабельність.

5. Державної оцінки ґрунтів, яка має ґрунтуватись не лише на знаннях про ґрунт і клімат, а й враховувати фенологічні показники, бо від фази розвитку залежить засвоєння поживних речовин, що вимагає певних коректив в удобренні ґрунту, а отже, кінцевої вартості врожаю. Відомо, що чим коротший період розвитку культури, тим легше розчинні мусять бути добрива, а чим триваліший розвиток, тим добрива мають розчинятися довше, інакше вони не засвоюються, а вимиваються із ґрунту. Особливо це стосується азотних добрив, які затримують дозрівання культур і подовжують період вегетації.

6. Захисту рослин на основі прогнозу проходження фенофаз різних видів і сортів, що тісно корелює з появою та розвитком хвороб і шкідників. Наприклад, відомо, що персикова попелиця, як правило, з'являється за кілька днів після викошування озимого жита і саме у цей період проводять відповідну обробку дерев. За оцінкою фенофаз індикаторних видів встановлюють строки посіву окремих культур у такий спосіб, щоб розвести їх появу зі стадією розвитку певних шкідників.

7. Медицини — спостереження за ходом фенофаз дає можливість завчасно попередити появу алергічних захворювань (наприклад, сінної пропа-

сниці), які викликає квітання певних видів рослин (злаків, амброзії тощо). Відомо, що такі злаки, як лисохвіст і тимофіївка, квітуть від 50 до 80 діб і це важливо для планування роботи кліматотерапевтичних курортів. Оцінка фенофаз (поява певних видів пилку) важлива для проведення судмедекспертиз.

Крім того, фенологічні дані важливі й широко застосовуються для ведення лісового господарства, заготівлі лікарських рослин, риболовлі, бджільництва та у багатьох інших галузях і сферах. У деяких країнах Західної Європи (Німеччина, Австрія) ці характеристики використовують на рівні державних стандартів.

3.2. ЛАНДШАФТНА БІОІНДИКАЦІЯ

3.2.1. Синфітоіндикація висотно-територіальних змін показників екологічних факторів

У ландшафтній біоіндикації застосовують різні методи оцінки стану ландшафтів, їх окремих складових і процесів за біотичними показниками. Цей напрям інтенсивно розвивається завдяки досягненням, з одного боку, біоіндикації, а з іншого — індикаційного ландшафтознавства, що доповнюють один одного.

У ландшафті як у двоярусній системі виділяють верхній ектоярус, що може відображатись на знімках (морфоструктура, рослинний покрив), та ендоярус, утворений прихованими від спостереження компонентами (грунтами, ґрунтовими водами, підстильними породами тощо). Один із напрямів ландшафтної біоіндикації — оцінка структури, показників другого ярусу за характеристиками першого. Проте цим не вичерпуються її завдання, оскільки вони полягають в оцінюванні забруднень різних компонентів ландшафту, впливу зовнішніх факторів на його структуру, динаміки різних процесів тощо.

Найменшою територіальною одиницею ландшафту є природно-територіальний комплекс (ПТК), рослинний покрив якого представлений певним однорідним типом фітоценозу (фацією). Залежно від мети досліджень ПТК структурується, поєднується за подібністю або розміщенням на профілі. Дослідження територіальних змін ПТК чи окремих компонентів передбачає просторову їх оцінку закладанням профілів, що відображає β -різноманітність фацій. На сьогодні усе частіше використовують ландшафтно-генетичні ряди закономірного поєднання ПТК у послідовності, яка відбиває не лише їх просторові, а й часові зміни. Отже, кожен ПТК, або фітоценоз, розглядають як територіальну екосистему, що одночасно віддзеркалює певну стадію розвитку, місце в сукцесійному ряду. Зрозуміло, що відшукати такі різночасові стації на одному профілі неможливо, тому їх компонують з різних ділянок. Інакше кажучи, будь-який профіль, територіальний розподіл фітоценозів у просторі відбиває не послідовну, а різночасову їх зміну, а для формування послідовних часових змін компонуються ПТК з різних територій, що і відображає стадії їх розвитку.

Властивості екосистем і їх складових залежать від розмірності, ступеня організації, що виявляється в емерджентній, тобто якісній зміні властивос-

3.2. Ландшафтна біоіндикація

тей від одного рівня до іншого. Передусім це стосується проблем ландшафту, у яких через неврахування цієї, на перший погляд, зрозумілої істини сталися прорахунки з серйозними негативними наслідками. Прикладом може бути ставок, створений в якомусь селі на річці, та величезне водосховище, що мають якісно різні властивості. Якщо ставки дають позитивний ефект в усіх відношеннях, то створення водосховищ недоцільне.

Оцінка змін властивостей певних екологічних чинників і дослідження закономірностей їх взаємозалежності становить неабиякі труднощі. Як зазначено у розділі 1, біоіндикатори мають певну обмеженість відносно рівнів організації, відповідно реагують на зміну цих рівнів, тобто залежать від стрибкоподібних якісних змін. Так, на регіональному рівні зон або вертикальної поясності найвищим градієнтом характеризуються гідротермічні (кліматичні) показники, які залежать від рельєфу (висоти, експозиції, крутості схилів), що визначають розподіл біотопів, на ландшафтному рівні цей розподіл визначається вологістю й трофністю (родючістю) ґрунтів, що залежить від положення біотопів на катені, тобто характеру зміни рельєфу катени.

З урахуванням цього біоіндикація на ландшафтному рівні має велике значення і широко застосовується. Саме на цьому рівні доцільно розглянути такі питання, як оцінка розподілу елементів ландшафту, їх різноманітність, градієнт змін, стійкість і динаміка екосистем тощо, що потребує використання методик ординації, градієнтного та кластерного аналізів, основних компонент тощо.

Не намагаючись всебічно розглянути ці питання, зупинимось лише на окремих прикладах застосування біоіндикації в цьому напрямі.

Однією з найважливіших ознак ландшафту є ступінь його диференційованості, що зумовлено градієнтом змін різних чинників та їх комплексом. Диференціацію ми розглядаємо як результат розподілу системи на елементи, які якісно та кількісно відрізняються. Завдання полягає в оцінюванні ступеня диференціації цих елементів. Оскільки багато ознак, властивостей не мають одиниць виміру, то біоіндикація тут відіграє ключову роль, бо: 1) відображає залежність індикаторів від зміни зовнішніх чинників; 2) є тим мірилом, шкалою зміни цих чинників, яке дає змогу порівнювати й оцінювати вплив різних факторів.

Для оцінювання впливу різних екологічних факторів на вертикальну поясність та залежностей між екологічними факторами ми використали матеріали досліджень, проведених у Гірському Криму.

Висотна диференціація залежить від висоти гірських масивів і форм рельєфу. Встановлено, що чим більша різниця між височинами та рівнинами, тим більша різниця кліматичних показників, які в кінцевому підсумку і найбільше впливають на вертикальну диференціацію рослинного покриву, тобто на геоморфологічну диференціацію ландшафтних зон (Исаченко, 1953).

Ступінь диференціації оцінюють кількома показниками: 1) розмахом амплітуди окремих факторів (екокліну); 2) ступенем різноманітності біотопів.

Так, для східної частини Гірського Криму (Судацько-Феодосійського геоботанічного району) з відносно низькими (до 900 м над р. м.) гірськими масивами, вкритими зверху буковими лісами, і відсутністю гірських лучних степів характерний найбільш жаркий і сухий клімат у Криму. Середньоріч-

на температура Південного берега Криму становить +12 °С, середньомісячна лютого — +2 °С, липня — +23 °С, середньорічна кількість опадів — 320—450 мм. Розподіл рослинних угруповань представлено на рис. 3.26.

Виділено (Дідух, Кузьманенко, 2008) 11 типів лісових біотопів і розраховано для них показники за 8 екологічними факторами (табл. 3.3), середні значення яких нанесено на профіль, що добре ілюструє характер змін показників і взаємозалежність між ними. Для факторів, які мають пряму чи зворотну залежність, побудовано ординаційні матриці (рис. 3.27).

За даними табл. 3.3, загалом залежно від висотної поясності спостерігають закономірне зміщення мінімальних, максимальних і середніх показників вологості ґрунту (*Hd*), що підвищуються від 7,69 (рідколісся ялівцю високого приморських схилів) до 11,71 (свіжі букові ліси верхнього поясу) та вмісту мінеральних форм азоту (*Nf*) від 4,33—4,37 (сухі пухнастодубові, фісташкові та високоялівцеві рідколісся) до 6,77 (букові ліси). Натомість показники засолення ґрунту (*Sl*), кислотності (*Rc*), вмісту карбонатів (*Ca*) знижуються. Зростання кількості опадів від 300—550 до 1050 мм на Ай-Петринській яйлі зумовлює підвищення вологості ґрунтів, що сприяє посиленню промивного режиму, а відтак, зниженню вмісту солей, зокрема карбонатів, у ґрунті та показників рН. Між зміною цих показників спостерігається прямолінійна залежність. Так, найвищий показник сольового режиму (*Sl*) характерний для хвойних рідколіс приморських схилів (8,4 — евтрофні умови), а найнижчий (6,8 — семіевтрофні умови) — для листяних лісів верхнього поясу. Для порівняння зазначимо, що в альпійському поясі Карпат на висоті близько 2 тис. м над р. м. цей показник становить 2,5—4,5 бала (Дідух, Боратинський, 1996). Його зміна залежить від базису ерозії, градієнт якого у горах дуже високий.

Аналогічно змінюється кислотність ґрунту, що залежить не лише від підстильної породи, а й клімату, рослинного покриву та інших факторів. Хоча Кримські гори переважно складені з юрських вапняків, проте ступінь карбонатності й кислотності теж закономірно знижується з висотою над р. м. (*Rc* = 9,2—8,4; *Ca* = 10,0—6,1 бала).

Проведений аналіз різних типів лісів для південного та північного макросхилів показав, що з підняттям над р. м. по південному макросхилу показники терморезиму (*Tm*), отримані на основі фітоіндикаційних шкал, знижуються від 9,73 до 9,07 бала, що в перерахунку відповідає зміні радіаційного балансу 195,2—196,7 кДж · см⁻² · рік⁻¹, а по північному — від 9,55 до 9,07, тобто у межах 190,0—200,0 кДж · см⁻² · рік⁻¹. Різниця 10,5 кДж · см⁻² · рік⁻¹ відповідає зміщенню ізотерми на рівнині приблизно на 200 км (Дідух, Плюта, 1994).

Для порівняння можна взяти високогірні угруповання Карпат альпійського поясу (класи *Loiseleurio-Vaccinetea* та *Oxycocco-Sphagnetea*), що формуються на висоті 1900—2130 м над р. м. Показники терморезиму тут знижуються до 4,5 бала, що відповідає 94,2 кДж · см⁻² · рік⁻¹, широті 66°, тобто півдню Кольського п-ва.

Якщо показники кріорезиму (*Cr*) у Кримських горах змінюються від 9,1 бала (листяні ліси верхнього поясу) до 8,3 (рідколісся ялівцю високого), що відповідає 4 °С, то для високогір'я Карпат цей показник становить 5,5—7,5 бала, тобто на 12 °С нижчий, ніж для Південного берега Криму.

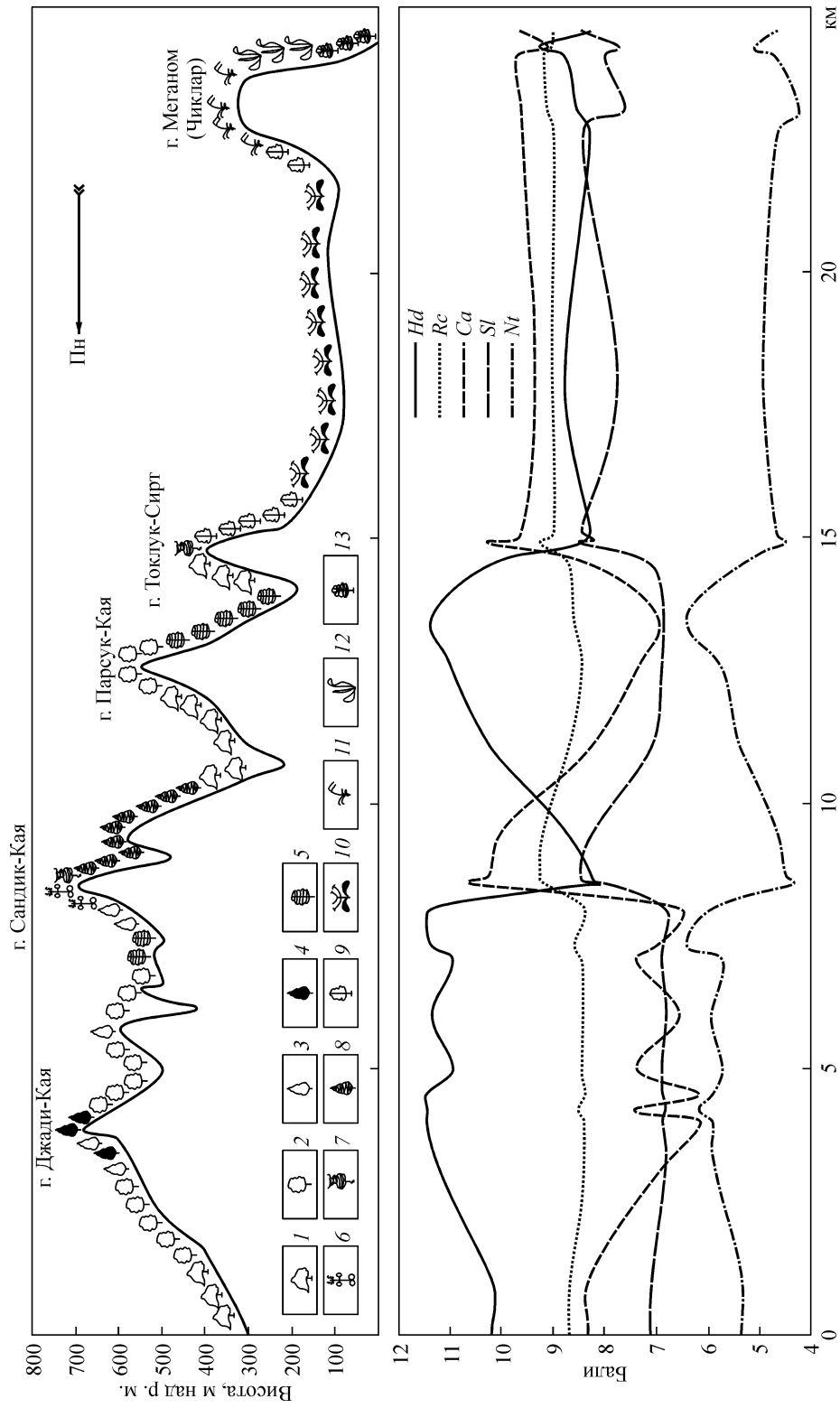


Рис. 3.26. Закономірності розподілу рослинних угруповань в Судалько-Феодосійському геоботанічному районі:

1 — пухнастодубові свіжі ліси; 2 — скельнодубові ліси; 3 — ліси з граба звичайного; 4 — букові ліси; 5 — ясеневі ліси; 6 — хазмофітна рослинність; 7 — томляри; 8 — ялівцеві рідколіся; 9 — пухнастодубові сухі рідколіся (шибляк); 10 — галофітні степи; 11 — ковилово-гіпчаккові степи; 12 — чагарничкові степи на еродованих субстратах; 13 — бедленди

Р о з д і л 3. Індикація змін екосистем у просторі й часі

Т А Б Л И Ц Я 3.3. Індикаторні характеристики екологічних факторів лісових біотопів
Судацько-Феодосійського геоботанічного району

Біотоп	Характеристика	Екологічний фактор							
		<i>Hd</i>	<i>Sl</i>	<i>Rc</i>	<i>Nt</i>	<i>Ca</i>	<i>Tm</i>	<i>Kn</i>	<i>Cr</i>
I	X ave	11,482	6,877	8,407	5,920	6,179	8,952	7,536	8,896
	X min	11,188	6,725	8,141	5,297	5,658	8,423	6,853	8,250
	X max	11,710	6,972	8,598	6,766	7,026	9,518	8,244	9,500
	σ	0,119	0,070	0,143	0,366	0,417	0,303	0,340	0,373
	Екогрупа	<i>Hd1</i>	<i>Sl1</i>	<i>Rc1</i>	<i>Nt1</i>	<i>Ca1</i>	<i>Tm1</i>	<i>Kn1</i>	<i>Cr1</i>
II	X ave	11,462	6,835	8,529	6,188	7,469	8,921	7,669	8,743
	X min	11,283	6,810	8,279	5,996	6,838	8,781	7,625	8,531
	X max	11,633	6,861	8,611	6,326	8,167	9,052	7,750	8,948
	σ	0,145	0,021	0,141	0,138	0,665	0,114	0,050	0,167
	Екогрупа	<i>Hd1</i>	<i>Sl1</i>	<i>Rc1</i>	<i>Nt1</i>	<i>Ca1</i>	<i>Tm1</i>	<i>Kn1</i>	<i>Cr1</i>
III	X ave	11,373	6,825	8,414	5,927	6,569	9,218	7,854	9,080
	X min	10,999	6,646	8,173	5,492	5,896	8,648	7,259	8,375
	X max	11,768	7,046	8,666	6,363	7,719	9,944	8,632	9,893
	σ	0,197	0,093	0,143	0,282	0,382	0,312	0,364	0,363
	Екогрупа	<i>Hd1</i>	<i>Sl1</i>	<i>Rc1</i>	<i>Nt1</i>	<i>Ca1</i>	<i>Tm1</i>	<i>Kn1</i>	<i>Cr1</i>
IV	X ave	11,389	6,869	8,613	6,431	6,986	9,128	7,987	8,830
	X min	10,626	6,621	8,354	5,823	5,583	8,361	7,150	8,129
	X max	11,930	7,134	8,911	7,086	8,156	9,786	8,536	9,239
	σ	0,272	0,114	0,146	0,331	0,644	0,296	0,295	0,291
	Екогрупа	<i>Hd1</i>	<i>Sl1</i>	<i>Rc1</i>	<i>Nt2</i>	<i>Ca1</i>	<i>Tm1</i>	<i>Kn1</i>	<i>Cr1</i>
V	X ave	10,982	6,899	8,463	5,723	7,401	9,153	7,892	8,862
	X min	10,086	6,633	7,727	5,094	6,164	8,324	7,176	8,015
	X max	11,569	7,340	8,873	6,574	8,908	9,974	8,740	9,750
	σ	0,362	0,145	0,185	0,394	0,717	0,323	0,343	0,395
	Екогрупа	<i>Hd1</i>	<i>Sl1</i>	<i>Rc1</i>	<i>Nt1</i>	<i>Ca1</i>	<i>Tm1</i>	<i>Kn1</i>	<i>Cr1</i>
VI	X ave	10,214	7,130	8,727	5,340	8,340	9,498	8,629	8,984
	X min	9,442	6,800	8,255	4,956	6,442	8,955	7,619	8,354
	X max	11,127	7,660	9,001	6,206	9,061	10,409	9,818	9,909
	σ	0,414	0,196	0,175	0,282	0,578	0,364	0,484	0,396
	Екогрупа	<i>Hd2</i>	<i>Sl1</i>	<i>Rc1</i>	<i>Nt1</i>	<i>Ca1</i>	<i>Tm1</i>	<i>Kn2</i>	<i>Cr1</i>
VII	X ave	8,433	8,309	9,015	4,678	9,643	9,733	8,906	8,888
	X min	7,781	7,909	8,835	4,318	9,171	9,237	8,458	8,000
	X max	9,147	8,685	9,191	5,025	10,307	10,667	9,400	10,375
	σ	0,457	0,258	0,110	0,191	0,348	0,499	0,300	0,718
	Екогрупа	<i>Hd2</i>	<i>Sl2</i>	<i>Rc1</i>	<i>Nt1</i>	<i>Ca2</i>	<i>Tm1</i>	<i>Kn2</i>	<i>Cr1</i>
VIII	X ave	8,611	8,107	9,110	4,528	9,840	9,362	9,100	8,682
	X min	8,420	7,778	8,945	4,373	9,341	8,828	8,721	8,172
	X max	9,069	8,236	9,243	4,871	10,202	9,720	9,660	9,039
	σ	0,184	0,134	0,082	0,164	0,239	0,276	0,231	0,262
	Екогрупа	<i>Hd2</i>	<i>Sl1</i>	<i>Rc1</i>	<i>Nt1</i>	<i>Ca2</i>	<i>Tm1</i>	<i>Kn2</i>	<i>Cr1</i>

3.2. Ландшафтна біоіндикація

Закінчення табл. 3.3

Біотоп	Характеристика	Екологічний фактор							
		<i>Hd</i>	<i>Sl</i>	<i>Rc</i>	<i>Nt</i>	<i>Ca</i>	<i>Tm</i>	<i>Kn</i>	<i>Cr</i>
IX	X ave	8,807	8,234	9,209	4,678	9,993	8,962	8,285	8,333
	X min	8,505	7,942	8,956	4,416	9,216	7,688	7,154	6,813
	X max	9,265	8,538	9,329	5,125	10,446	10,208	9,432	9,667
	σ	0,247	0,148	0,107	0,179	0,361	0,779	0,746	0,806
	Екогрупа	<i>Hd2</i>	<i>Sl2</i>	<i>Rc1</i>	<i>Nt1</i>	<i>Ca2</i>	<i>Tm1</i>	<i>Kn1</i>	<i>Cr1</i>
X	X ave	8,082	8,424	9,032	4,620	9,996	9,417	8,967	8,508
	X min	7,687	8,141	8,428	4,372	9,566	7,781	7,219	7,125
	X max	8,618	8,751	9,333	4,947	10,431	10,900	10,600	9,600
	σ	0,245	0,203	0,299	0,145	0,221	0,714	0,784	0,583
	Екогрупа	<i>Hd2</i>	<i>Sl2</i>	<i>Rc1</i>	<i>Nt1</i>	<i>Ca2</i>	<i>Tm1</i>	<i>Kn2</i>	<i>Cr1</i>
XI	X ave	8,290	8,421	9,064	4,591	10,098	9,632	8,875	8,870
	X min	7,930	7,983	8,695	4,417	9,839	8,929	8,227	8,107
	X max	9,278	8,825	9,198	4,738	10,346	10,556	9,944	9,667
	σ	0,472	0,279	0,173	0,112	0,177	0,506	0,609	0,544
	Екогрупа	<i>Hd2</i>	<i>Sl2</i>	<i>Rc1</i>	<i>Nt1</i>	<i>Ca2</i>	<i>Tm1</i>	<i>Kn2</i>	<i>Cr1</i>

П р и м і т к а. *Hd1* — мезофітні умови зволоження з повним промочуванням кореневмісного шару ґрунту опадами і талими водами ($W_{np} = 100-145$ мм); *Hd2* — субмезофітні умови зволоження з помірним промочуванням кореневмісного шару ґрунту опадами і талими водами ($W_{np} = 75-90$ мм); *Sl* — семієвтрофні збагачені солями (150—200 мг/л) ґрунти з вмістом HCO_3^- 4—16 мг/100 г ґрунту, сліди SO_4^{2-} , Cl^- в деяких типах ґрунтів; *Sl2* — евтрофні, багаті, найкраще забезпечені солями ґрунти за відсутності ознак засоленості (HCO_3^- 30—50 мг/100 г ґрунту, SO_4^{2-} , Cl^- — сліди); *Rc1* — реакція ґрунтів нейтральна (рН 6,5—7,1); *Nt1* — ґрунти відносно бідні на мінеральний азот (0,2—0,3 %); *Nt2* — ґрунти відносно забезпечені мінеральним азотом (0,3—0,4 %); *Ca1* — нейтральні біотопи, вміст карбонатів у ґрунті незначний (СаО, MgO 0,5—1,5 %); *Ca2* — ґрунти, збагачені карбонатами (СаО, MgO 1,5—5,0 %); *Tm1* — мезотермний режим радіаційного балансу, 177—230 кДж · см⁻² · рік⁻¹; *Kn1* — контрасторежим клімату 110—130 %; *Kn2* — контрасторежим клімату 130—150 %; *Cr1* — зими середньої суворості, середні мінімальні температури сягають -14—+2 °С; Номери біотопів (I—XI) вказані на рис. 3.27.

За ординаційними матрицями та кластерами можна зробити низку прогнозів. Зокрема, ми бачимо, що всі лісові угруповання Гірського Криму розділяються на дві групи, які умовно можна назвати неморальними лісами верхнього лісового вологого поясу (букові, кленові, ясеневі, скельнодубові і навіть свіжі пухнастодубові ліси) та геміксерофільними лісами нижнього сухого поясу (сосни Станкевича, ялівцю високого, фісташки туполистої, сухі рідколісся дуба пухнастого). Якщо на кінцях амплітуди як у вологих, так і сухих умовах можуть формуватись різні типи лісів, то в середній частині амплітуди — лише пухнастодубові.

Методика синфітоіндикації дає надійні результати і під час аналізу рівнинних типів ландшафтів. Розглянемо це на прикладі екологічного профілю, закладеного у Колтівській улоговині, оточеній горбогір'ям Вороняків (с. Колтів Золочівського р-ну Львівської обл.), довжиною 15 км (Дідух та ін., 1994б) (рис. 3.28). Абсолютна висота улоговини становить 290—300 м над р. м., а прилеглі горби підіймаються над нею на 50—100 м. Профіль охоплював лісові, лучні, лучно-болотні, болотні та прибережно-водні угруповання, тобто ре-

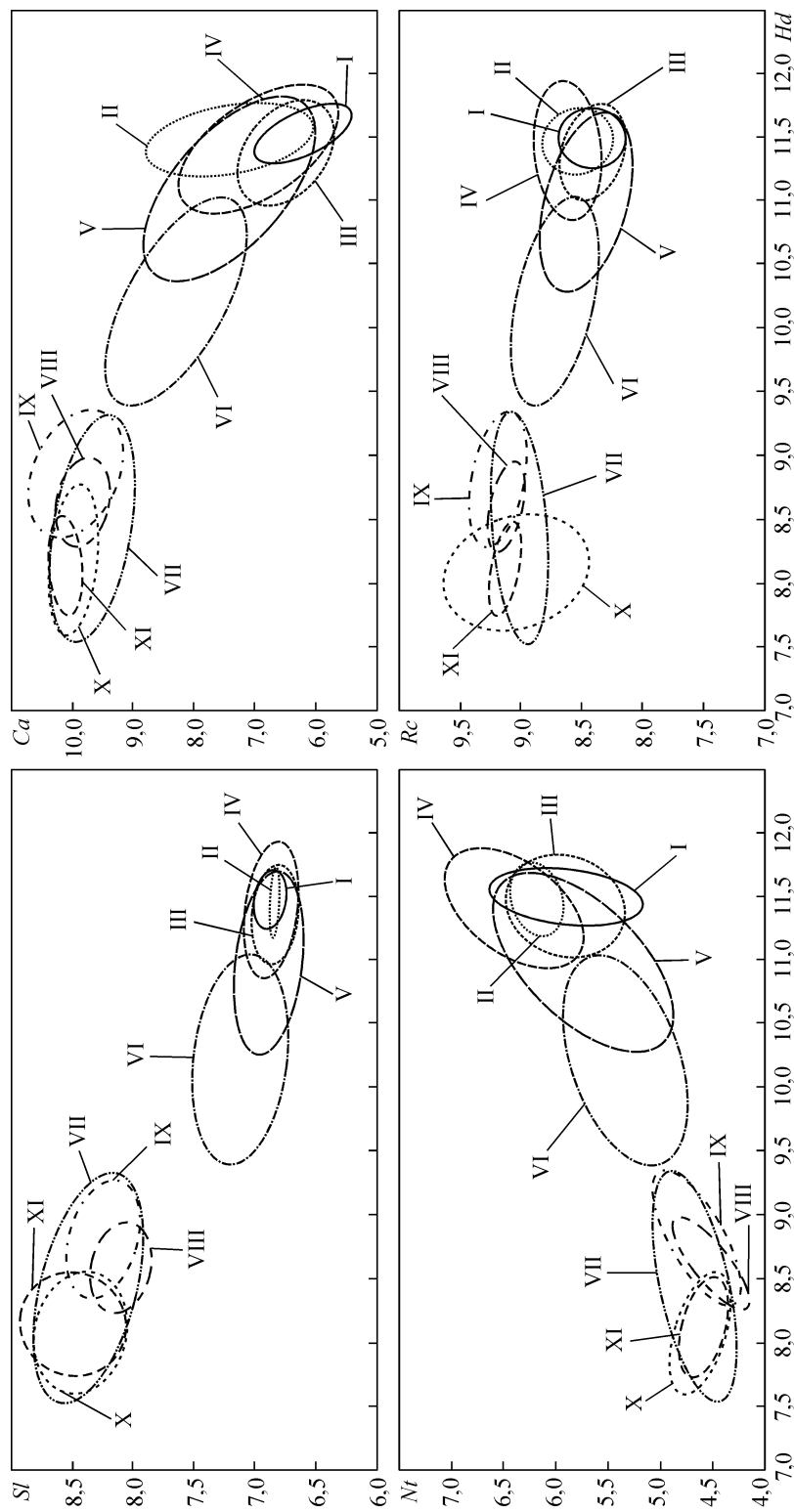


Рис. 3.27. Залежність між зміною вологості ґрунтів (по осі ординат, *Hd*) та інших екологічних факторів і рослинністю Судацько-Феодосійського геоботанічного району за методикою синфітоіндикації

Типи рослинних угрупувань: I — букові ліси; II — ліси стрімких урвищ і схилів з домінуванням клена Стевена; III — ліси з граба звичайного; IV — ясеневі ліси; V — скельнодубові ліси; VI — пухнастодубові свіжі ліси; VII — пухнастодубові й фісташкові рідколіся; VIII — рідколіся з ялівцю колочого; IX — рідколіся з ялівцю високого центральної гряди; X — рідколіся з ялівцю високого південних схилів; XI — рідколіся з сосни Станкевича

3.2. Ландшафтна біоіндикація

презентував усі типи природних біотопів, характерних для цього типу ландшафту. Найвищі форми рельєфу — верхні та середні частини горбів — зайняті буковими лісами (*Fagus sylvatica*). Там, де лісові ґрунти підстилюються палеоген-неогеновими пісковиками, вапняками, що сприяють дренажу, до буку домішується граб (*Carpinus betulus*), який у вологіших місцях витісняє його. На добре дренованих ґрунтах схилів формуються грабово-дубові ліси. На акумулятивних формах рельєфу (надзаплавних терасах) розвиваються мішані ліси з переважанням сосни (*Pinus sylvestris*). Гігрофільні лісові угруповання з домінуванням вільхи (*Alnus glutinosa*) та берези (*Betula verrucosa*), а також чагарникова рослинність з домінуванням верби (*Salix* sp.) займають нижні ділянки, що прилягають до першої надзапавної тераси та заплави. Трав'яна рослинність на профілі змінюється в широкому діапазоні — від остепнених лук до прибережно-водних угруповань.

Аналіз фітоіндикаційних даних засвідчує, що широколисті ліси мають тут вузьку амплітуду: за вологістю — від свіжих до вологих (12—13 балів), за вмістом солей — ґрунти доволі багаті (5,8—6,4 бала), що спричинено значною трансформацією лісу своїх умов зростання і високої едифікаторної ролі домінуючих видів дерев. Для лучних фітоценозів характерна значно ширша амплітуда екологічних факторів.

Зі збільшенням рН спостерігають тенденцію до зростання сольового режиму екотопів (рис. 3.28). Найвищою є рН на схилах, зайнятих остепненими луками, де виходять поклади крейди, вапняків. Дуже коливаються кислотність і сольовий режим боліт і заплавних лук, що викликано великою різноманітністю ґрунтів і підстильних порід у Колтівській улоговині.

Найцікавішими є болота карбонатного типу, що знаходяться тут на східній межі поширення. Вони представлені угрупованнями з участю сценуса іржавого (*Schoenus ferrugineus*), меч-трави болотної (*Cladium mariscus*), осоки Давелла (*Carex davalliana*), сверції багаторічної (*Swertia perennis*), жирянки двоколірної (*Pinguicula bicolor*) і приурочені до сильномінералізованих торфів.

З використанням фітоіндикаційних шкал ми оцінили екологічні фактори біотопів. Результати біоіндикації підтвердили, що угруповання меч-трави болотної ростуть на вологіших ділянках (14,9 бала), ніж осоки Давелла та сценуса іржавого (14,0—12,8), у яких вода може опускатись на 35—40 см. При цьому останні ценози займають найбідніші на мінеральні форми азоту ґрунти (органічні речовини відкладаються у вигляді торфу), бо за високих показників кислотності (рН 5,9—6,2) вони розкладаються погано. Ці угруповання формуються в умовах з найвищими показниками гумідності клімату (*Om*), тобто тут вологість повітря вища, а температура нижча, ніж навколишніх ценозів.

Показники екологічних факторів можуть суттєво змінюватись протягом сезону, а виміри ми отримуємо лише у певній точці й у певний час, тому вони не репрезентують територіальних і часових змін. З цією метою використовуємо методи синфітоіндикації. При цьому добрі результати ми отримуємо тоді, коли об'єктом дослідження є не одна конкретна екосистема, фітоценоз, а їх територіальне поєднання, тобто така різноманітність, яка відображає ландшафтні закономірності розподілу.

Розглянемо для прикладу екологічний профіль, прокладений в долині р. Самара, лівої притоки р. Дніпро. Правобережжя річки характеризується пересіченим яружно-балковим ландшафтом з крутими схилами, ґрунти —

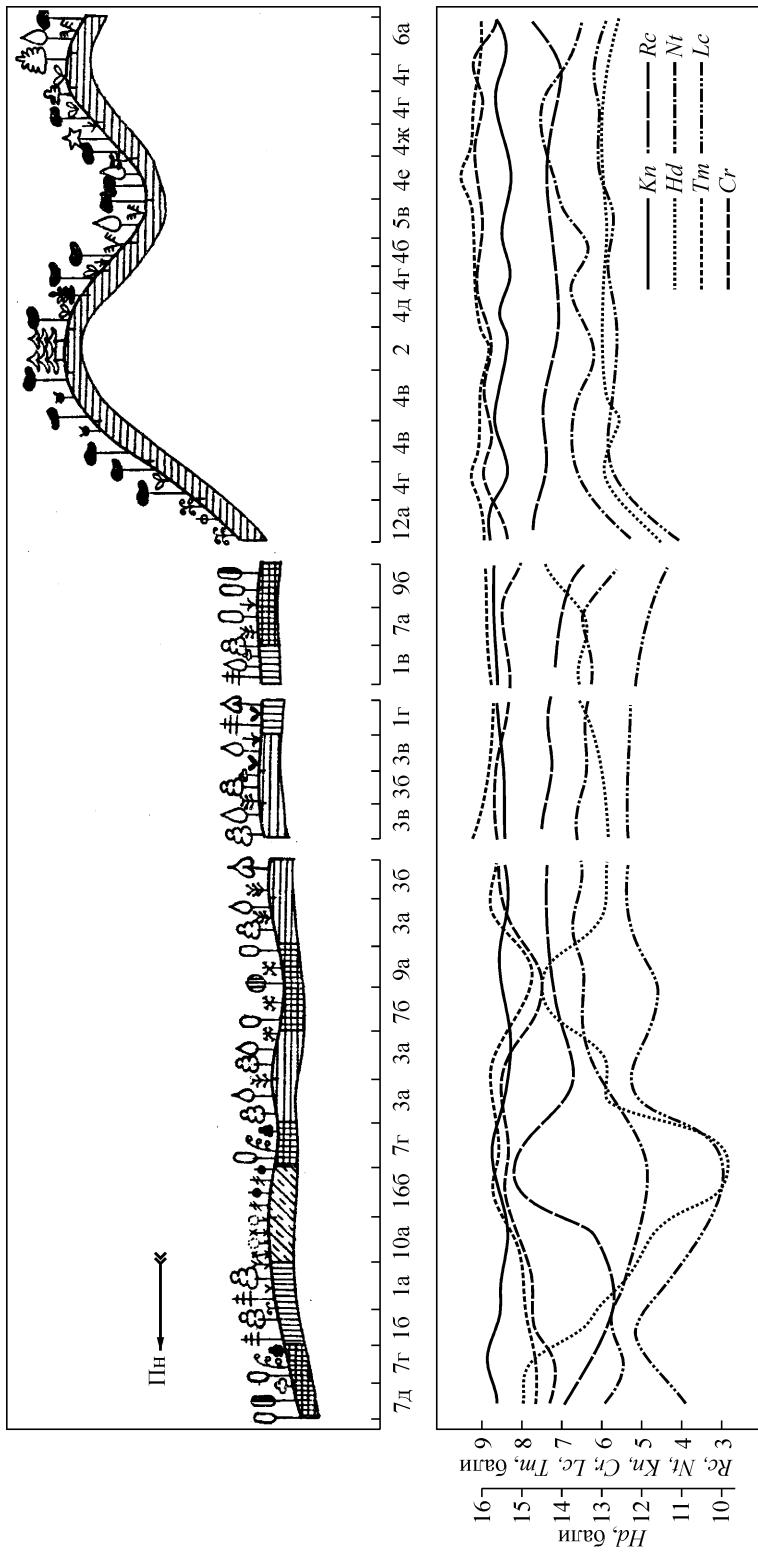


Рис. 3.28. Зміни режимів екологічних факторів і рослинності залежно від рельєфу на еколого-ценологічному профілі Колтівської улоговини (фрагмент) (Дідух та ін., 1994б)

Асоціації: 1а — *Pinetum hylosomiosum*; 1б — *Querceto-Pinetum franguloso-myrtillusum*; 1в — *Carpinetum-Querceto-Pinetum stellariosum*; 1г — *C.-Q.-P. oxalidosum*; 2 — *Piceatum abietis*; 3а — *Carpinetum-Quercetum stellariosum*; 3б — *C.-Q. stellarioso-oxalidosum*; 3в — *C.-Q. aegorodiosum*; 4б — *Fagetum caricosum (pilosae)*; 4в — *F. mercurialisidiosum*; 4г — *F. asperulosum*; 4д — *F. asperulosum-dryopteridiosum*; 4е — *Carpinetum-Fagetum impratiosum (noli-tangeris)*; 4ж — *Acereto (platanoidis)-Fagetum aegorodiosum*; 5в — *Carpinetum aegorodiosum*; 6а — *Carpinetum-Fageto-Vetuletum (pendulae) caricosum (pilosae)*; 7а — *Alnetum aegorodiosum*; 7б — *A. urticosum (galeopsifoliae)*; 7г — *Alnetum filipendulosum (denudatae)*; 7д — *Alnetum salicosum (auritae)*; 9а — угруповання з домінуванням *Urtica galeopsifolia*; 9б — угруповання з домінуванням *Salix aurita*, *Urtica galeopsifolia*; 10а — *Agrostidetum (tenuis) anthoxanthosum (odorati)*; 12а — *Brizetum (mediae) caricosum (flaccae)*; 16б — угруповання з домінуванням *Festuca pratensis*, *Carex flacca*

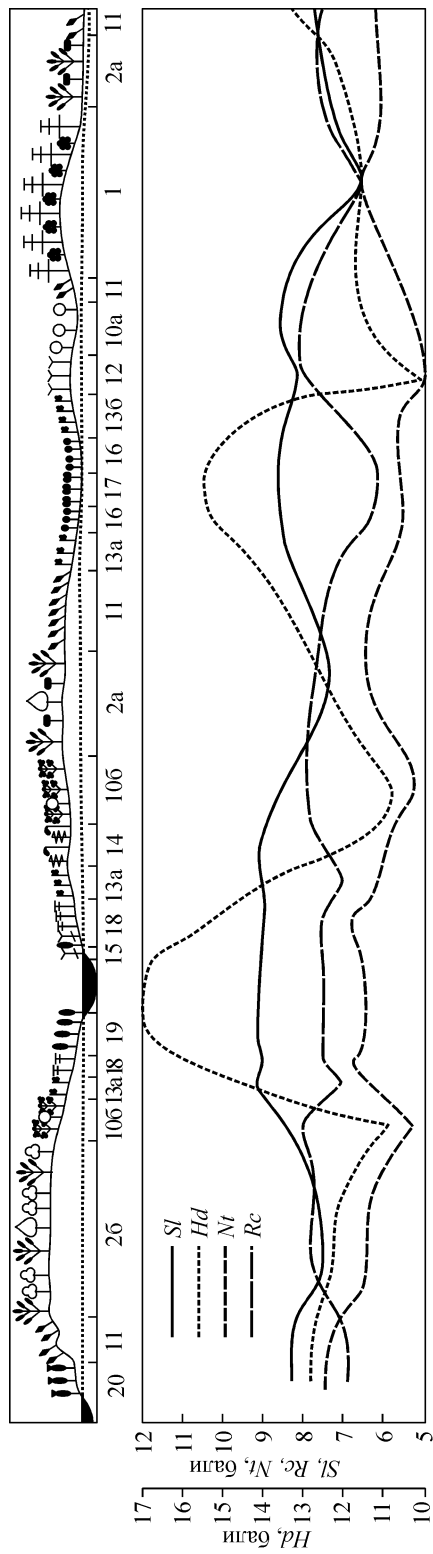
3.2. Ландшафтна біоіндикація

звичайні середньогумусні суглинисті чорноземи, які на крутобережжі змінюються чорноземоподібними суглинками. Лівобережжя р. Самара — це акумулятивна терасоподібна рівнина зі складним поєднанням заплавних типів фацій з дерново-глейовими і чорноземно-солончакуватими (содове засолення) ґрунтами та фацій надзаплавної піщано-борової тераси, яка вище змінюється лесово-степовими типами фацій (Бельгард, Травлєєв, 1981).

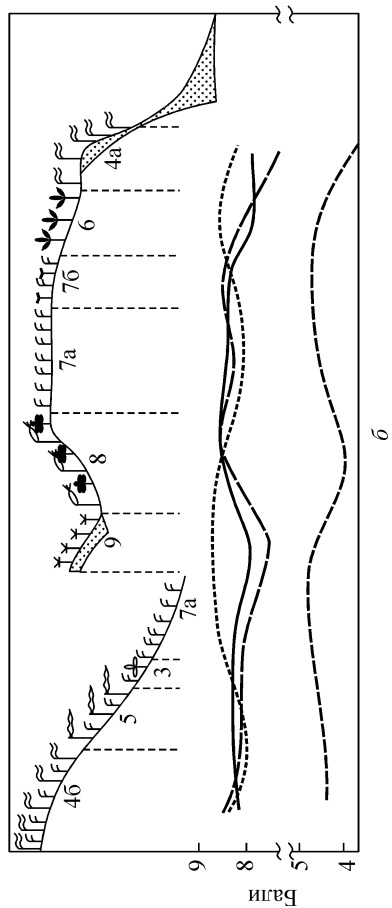
Перший профіль прокладено на лівобережжі біля с. Булахівка Павлоградського р-ну Дніпропетровської обл. з півдня на північ від Булахівського лиману до р. Самара (рис. 3.29, а). Другий короткий профіль прокладено на крутому південному схилі заказника «Балка Бандурка», що представлений степовими угрупованнями (рис. 3.29, б).

Отримані показники сольового режиму ґрунтів (*SI*) коливаються у доволі широких межах — від 6,28 бала (пермезотрофний глікофільний тип сольового режиму) під сосновими лісами (*Pinetum pteridioso-convallariosum*) на другій боровій терасі р. Самара до 14,5 бала (солончаки з *Salicornia europaea*, *Frankenia hispida*) біля Булахівського лиману. Найбідніші у межах профілю ґрунти під сосновими лісами добре забезпечені солями: 120—180 мг/л (HCO_3^- — 1,4—5,0 мг/100 г ґрунту, SO_4^{2-} та Cl^- — відсутні), пов'язані з гідроморфним промивним режимом, який в умовах степової зони відбувається інтенсивно, внаслідок чого вилуговуються лише найрозчинніші сполуки. Відбувається акумуляція як оксидів заліза, мангану, так і карбонату кальцію.

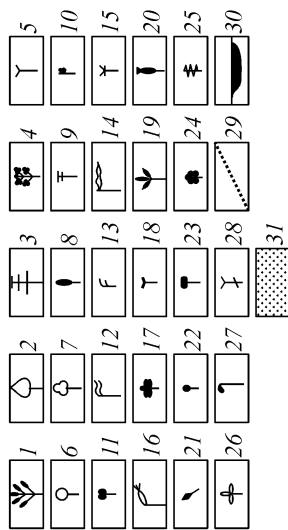
Показники сольового режиму під листяними лісами (*Fraxineto-Quercetum aegopodiosum*) вищі і досягають 6,4—7,1 бала (семіевтрофний тип сольового режиму з доброю забезпеченістю солями: 160 мг/л (HCO_3^- — 4,0—16,0 мг/100 г ґрунту)). Під трав'янистими угрупованнями ці показники вищі, ніж під лісами, і для степових угруповань заказника «Балка Бандурка» (союз *Festucion valesiaca*: *Stipa capillata*, *S. pulcherrima*, *Festuca valesiaca*, *Poa angustifolia*), що займають сухі південні лесові схили, становлять 7,9—8,7 бала (субевтрофний глікофільний тип сольового режиму з високою забезпеченістю солями: 200 мг/л (HCO_3^- — 15—40 мг/100 г ґрунту)). Аналогічними показниками характеризуються лучні й степові угруповання (порядок *Galietales veri*, *Festucetalia valesiaca*: *Poa angustifolia*, *Festuca pseudovina*, *F. valesiaca*), що знаходяться у межах заплави та лісової надзаплавної тераси. В умовах постійного надмірного зволоження ґрунтовими водами (формації *Agrostideta stoloniferae*, *Typheta latifoliae*, *T. angustifoliae*, *Bolboschoeneta lacustris*) показник сольового режиму піднімається до 9—10 балів (евтрофний глікофільний або субглікофільний типи сольового режиму із найвищою забезпеченістю солями HCO_3^- : 30—60 мг/100 г ґрунту за наявності SO_4^{2-} та Cl^- , які ще не порушують фізіологічних процесів і засолення немає). Перші ознаки засолення характерні для угруповань, у яких показник перевищує 10 балів (*Artemisia repens* + *Puccinellia distans* — 10,7 бала та *Bolboschoenus maritimus* + *Phragmites australis* — 10,5 бала). Вищі бальні оцінки мають засолені екотопи і в межах профілю зафіксовані для угруповань солончакової рослинності (*Halimione verrucifera*, *Salicornia europaea* + *Frankenia hispida*) з хлоридно-сульфатним типом засолення від галосубевтрофної до галомезотрофної стадії (вміст солей 1—2 %). Солончаки формуються в місцях з близьким заляганням ґрунтових вод, рівень яких змінюється протягом року.



a



b



3.2. Ландшафтна біоіндикація

Рис. 3.29. Еколого-ценотичний профіль в долині р. Самара (а) (фрагмент) та заказнику «Балка Бандурка» (б)

1 — *Fraxinus excelsior*; 2 — *Tilia cordata*; 3 — *Pinus sylvestris*; 4 — *Cnidium dubium*; 5 — *Tanacetum vulgare*; 6 — *Poa pratensis*; 7 — *Anthriscus sylvestris*; 8 — *Typha angustifolia*; 9 — *Bolboschoenus maritimus*; 10 — *Juncus compressus*; 11 — *Schoenoplectus lacustris*; 12 — *Stipa pulcherrima*; 13 — *Festuca valesiaca*; 14 — *Stipa capillata*; 15 — *Agrostis vinealis*; 16 — *Bromopsis riparia*; 17 — *Thymus marschallianus*; 18 — *Koeleria cristata*; 19 — *Botriochloa ischaemum*; 20 — *Phragmites australis*; 21 — *Elytrigia repens*; 22 — *Eleocharis palustris*; 23 — *Stellaria holostea*; 24 — *Calamagrostis epigeios*; 25 — *Artemisia austriaca*; 26 — *Caragana frutex*; 27 — *Puccinellia distans*; 28 — *Agrostis stolonifera*; 29 — рівень капілярної смуги; 30 — водойми; 31 — піщані відклади. Угруповання: 1 — *Pinetum calamagrostidosum (epigeioris)*; 2a — *Querceto-Fraxinetum stellariosum (holostea)*; 2б — *Tilieto-Fraxinetum anthriscosum (sylvestris)*; 3 — *Caraganetum (fruticantis) festucosum (valesiaca)*; 4a — *Stipetum pulcherrimae*; 4б — *Stipetum (pulcherrimae) festucosum (valesiaca)*; 5 — *Stipetum (capillatae) festucosum (valesiaca)*; 6 — *Botriochloetum ischaemi*; 7a — *Festucetum valesiaca*; 7б — *F. koelerosum (cristatae)*; 8 — *Bromopsidetum (ripariae) thymosum (marschalliani)*; 9 — *Agrostidetum vinealis*; 10a — *Poetum pratensis*; 10б — *P. cnidiosum (dubii)*; 11 — *Elytrigietum repentis*; 12 — зарості *Tanacetum* з участю *Festuca psevdovina*; 13a — *Juncetum compressi*; 13б — *J. agrostidosum (stoloniferae)*; 14 — *Puccinellietum (distantis) artemisiosum (repentis)*; 15 — *Agrostidetum stoloniferae*; 16 — *Eleocharietum palustris*; 17 — *Schoenoplectetum lacustris*; 18 — *Bolboschoenetum (maritimi) typhosum (angustifoliae)*; 19 — *Typhetum angustifoliae*; 20 — *Phragmitetum australis*. Екологічні фактори: Hd — вологість ґрунту; Sl — загальний сольовий режим; Nt — вміст азоту в ґрунті; Rc — кислотність ґрунту

Гradient засолення екологічних профілів Присамар'я займає 43 % шкали: тут немає різко і дуже засолених ґрунтів (15—19 балів), характерних для морського узбережжя, а наявні оліго- та мезотрофні (1—6 балів) глікофільні типи сольового режиму, характерні для Полісся та Карпат.

Як видно з рис. 3.29, показники сольового режиму тісно корелюють з показниками кислотності ґрунту. Кислотність, як і сольовий режим, залежить від структури ґрунту, його водних властивостей та промивного режиму. В межах профілю кислотність характеризується широкою амплітудою від 6 до 10 балів, що становить 25,4 % її довжини. Найнижчі показники (6,75 бала, рН 5,8) під сосновими лісами (*Pinetum convallario-pteridiosum*), найвищі (7—8 балів, рН 6,0—6,5) під листяними лісами (*Quercus robur*) та луками. Степові угруповання, що займають лесові схили з достатнім насиченням карбонатів, мають вищі показники кислотності (7,9—8,2 бала, рН близький до нейтрального — 6,4—7,0), а солончаки характеризуються лужною реакцією (9—10 балів, рН 7,2—8,0).

Набагато складнішими є коливання показників вмісту мінеральних форм азоту (Nt) у ґрунтах, які залежать, з одного боку, від вологості ґрунту (чим вона вища, тим краще розкладаються органічні речовини і більше вивільняється мінеральних форм азоту), а з іншого — від кислотності та сольового режиму, бо за високих показників цих факторів гумус коагулюється і не розкладається до мінеральних форм (рис. 3.30, див. вклейку). Усі ці закономірності ми отримали на основі результатів синфітоіндикаційного аналізу, за яким найнижчі показники характерні для південних степових схилів, які добре дреноються або змиваються, а найвищі — для перезволожених ділянок (*Typha angustifolia*, *Halimione verrucifera*).

Наведені приклади засвідчують, що методика синфітоіндикації добре відображає характер залежності між різними факторами середовища у просторі.

3.2.2. Синфітоіндикація часових змін показників екологічних факторів

Зміни, які відбуваються в екосистемах з плином часу, визначаються сукцесіями. Відстежити часовий характер таких змін досить складно, бо це потребує тривалого моніторингу, і хоча таких досліджень замало, але приклади є, зокрема, у степових заповідниках. Для їх аналізу ми скористались описом

рослинності філії Українського степового заповідника «Михайлівська цілина», розміщеної біля с. Розівка Лебединського р-ну Сумської обл. (Ткаченко, 1994). Для нас цей об'єкт цікавий з кількох позицій. По-перше, тут проводили тривале (починаючи з 1927 р.) і періодичне (4 рази) спостереження та картування рослинності. По-друге, у 1927 р. ця ділянка була типовим різнотравно-лучним степом, що перебував у стані нестійкої рівноваги, і після запровадження заповідного режиму (1951) рослинність тут зазнала суттєвіших змін, ніж на інших степових ділянках, і степ практично втратив свою основу.

Після проголошення «Михайлівської цілини» заповідником посилювався антропогенний вплив, проводили інтенсивне випасання худоби. У цей час у рослинному покриві домінували дернинні злаки: костриця борозниста (*Festuca valesiaca*), осока низька (*Carex humilis*), мітлиця виноградолиста (*Agrostis vinealis*) та підмаренник справжній (*Galium verum*) (Лавренко, Зоз, 1928). І лише з 1951 р. після передачі філії під провід Академії наук України господарську діяльність було припинено і розвиток рослинності визначався демуаційним (відновлювальним) ходом сукцесії. Спочатку формувались кореневищно-злакові ценози з домінуванням стоколосника неозброєного (*Bromopsis inermis*), куничника наземного (*Calamagrostis epigeios*), пирію повзучого (*Elytrigia repens*), а також крупнодернинної ковили волосистої (*Stipa capillata*). Натомість площі угруповань з домінуванням костриці борознистої та осоки низької скоротились (Білик, 1957). Згодом цей процес прискорився і за 15 років площа під дернинно-злаковими угрупованнями зменшилась утричі (з 101 до 31 га), а панівними стали кореневищно-злакові угруповання, площа яких до 1971 р. збільшилась з 52,0 до 95,9 га. Результати описів і геоботанічного картографування у 1981 та 1991 рр. засвідчують прискорення таких процесів. У цей період почали формуватись чагарникові степи з домінуванням рокитника руського (*Chamaecytisus ruthenicus*) та остепнені луки, які змінювались різнотравними угрупованнями з домінуванням кропиви дводомної (*Urtica dioica*), осоту польового (*Cirsium arvense*), молочаю напівмохнатого (*Euphorbia semivillosa*) та ін. Останніх розглядають як передвісників формування лігнозного (деревного та чагарникового) типу угруповань. Доказом цього стала поява у 1991 р. невеликих куртин терену (*Prunus spinosa*), шипшини (*Rosa canina*, *R. corymbifera*, *R. pomifera*), бузини чорної (*Sambucus nigra*) та окремих дерев верби білої (*Salix alba*), ясена (*Fraxinus excelsior*), в'яза-карагача (*Ulmus suberosa*), а також груші (*Pyrus communis*) та яблуни (*Malus praecox*) (Ткаченко, 1994).

Для оцінки змін, що відбулись у процесі сукцесії за 64 роки, та можливих прогнозів застосовують методику синфітоіндикації (Ткаченко та ін., 1993). Наявність детальних геоботанічних описів 1927, 1971 та 1991 рр. дала можливість реконструювати процес змін рослинного покриву і пов'язати з ними зміни показників екологічних факторів, виявити їх швидкість і напрямки (вектор) й скласти прогноз на майбутнє.

Початковий етап сукцесії охарактеризовано за геоботанічними матеріалами Є.М. Лавренка та І.Г. Зоза (27 описів), зробленими у 1927 р., а кінцевий — за описами дубових лісів (27), які ми зробили на околицях м. Суми (Краснопільське лісництво), де переважають угруповання дуба (*Quercus robur*) з участю клена гостролистого (*Acer platanoides*), липи серцевидної (*Tilia cordata*), ясена високого (*Fraxinus excelsior*) та домінуванням у трав'яному покриві кропиви (*Urtica dioica*), яглиці (*Aegopodium podagraria*), осоки волосистої (*Carex pilosa*) — типових для цього регіону видів.

3.2. Ландшафтна біоіндикація

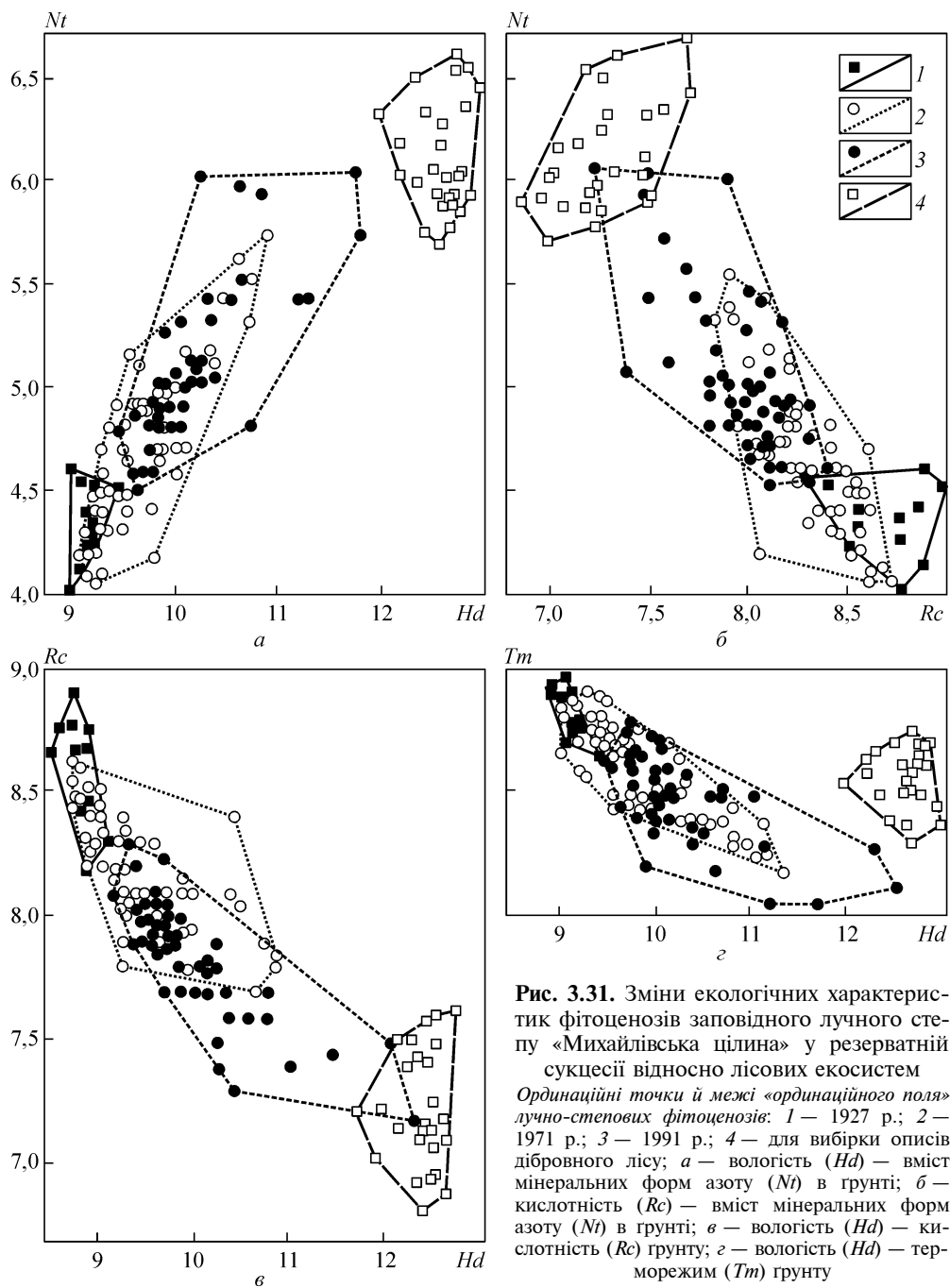


Рис. 3.31. Зміни екологічних характеристик фітоценозів заповідного лучного степу «Михайлівська цілина» у резерватній сукцесії відносно лісових екосистем

Ординаційні точки й межі «ординаційного поля» лучно-степових фітоценозів: 1 — 1927 р.; 2 — 1971 р.; 3 — 1991 р.; 4 — для вибірки описів дібровного лісу; а — вологість (Hd) — вміст мінеральних форм азоту (Nt) в ґрунті; б — кислотність (Rc) — вміст мінеральних форм азоту (Nt) в ґрунті; в — вологість (Hd) — кислотність (Rc) ґрунту; г — вологість (Hd) — терморезим (Tm) ґрунту

На основі побудови ординаційної матриці визначено місце кожного фітоценозу в системі координат відповідних факторів і створено «ординаційні поля», що відображають певний часовий зріз (рис. 3.31).

Як видно з рис. 3.31 та проведених розрахунків (Ткаченко та ін., 1993), у ході сукцесії під впливом абсолютно заповідного режиму, формування потужного (до 20 см) шару підстилки показники вологості ґрунту (*Hd*) лише у 1971—1991 рр. підвищились з 9,6 до 10,1, тобто на 0,5 бала, а в умовах сіно-косіння лише на 0,21 бала. Такі співвідношення зафіксовано для показників мінеральних форм азоту в ґрунті (*Nt*), кислотності (*Rc*) й терморезиму (*Tm*) ґрунту, що корелюють між собою.

Дані ординаційного аналізу також ілюструють величину зміщень параметрів: якщо у 1927 р. діапазони показників були вузькі, то з часом вони розширилися, змінилися і фактично зовсім вийшли за межі початкових. За вологістю, кислотністю та вмістом мінеральних форм азоту в ґрунті вони вже досягли показників лісу. Автори дійшли висновку, що існуючий нині регуляційний режим недостатній для гальмування сукцесій, тобто степова рослинність незабаром зникне. Для збереження степів необхідно застосувати інші заходи: випасання, випалювання, вирубування дерев і кущів тощо, інакше втрата ділянки лучного степу і формування на його місці лісу є неминучими (Ткаченко, 1994).

Для оцінки величини та спрямованості зміщень екологічних факторів заповідних степів В.С. Ткаченко (2008) побудував хронограму, засновану на геоботанічних описах заповідника «Хомутівський степ» 1953, 1969, 1983, 1989, 1996, 2005 рр. Тобто загалом представлено шість часових зрізів, що дає можливість детально простежити зміни, тенденції і водночас уникнути випадкових і флуктуаційних коливань. Як видно з хронограми (рис. 3.32), у 1985—1986 рр. сталися переломні моменти у розвитку заповідника «Хомутівський степ».

За цей час зменшилися до мінімуму площі угруповань дернинних і короткочореневищних злаків, фактично вони цілком витіснені з плакорних ділянок, а їх фрагменти залишилися на схилах. Максимуму досягли різнотравні угруповання і почали інтенсивно розвиватися чагарникові степи. На думку автора, саме внутрішні, ендегенні, зміни розвитку фітоценозів призвели до зміни показників екологічних факторів, що добре ілюструє хронограма (зниження показників *Tm*, *Ca*, *Rc*, натомість наростання *Hd* та *Nt*). Разом з тим на ці процеси впливають зовнішні чинники, зокрема зміни клімату, бо на півдні України кліматологи поряд з потеплінням фіксують зростання кількості опадів до 700 мм/рік. Розвиток чагарникових угруповань сприяв посиленню промивного режиму ґрунту настільки, що межа карбонатності екоотопів від карбонатofільних значень (9,2—9,3 бала) знизилась до гемікарбонатofобних (7,0—7,1 бала), а показники сольового режиму загалом — від 9,4 до 8,7 бала. Це приведе до розширення лігнозних форм (чагарникових і деревних типів ценозів), що вже спостерігається.

Підвищення показників вологості (*Hd*) ґрунту корелює з підвищенням показників мінеральних форм азоту (*Nt*), що супроводжується потужним розвитком здатного до азотфіксації мишиного горошку тонколистого (*Vicia angustifolia*). Побудова ординаційних матриць (рис. 3.33), як й у випадку з заповідником «Михайлівська цілина», засвідчує, що едафічні показники зміщуються у певному напрямку, їх ординаційні поля розширюються, хоча й у менших масштабах, ніж у «Михайлівській цілині». Такі зміни рослинного покриву означають, що відбуваються зміни і ґрунтотворних процесів.

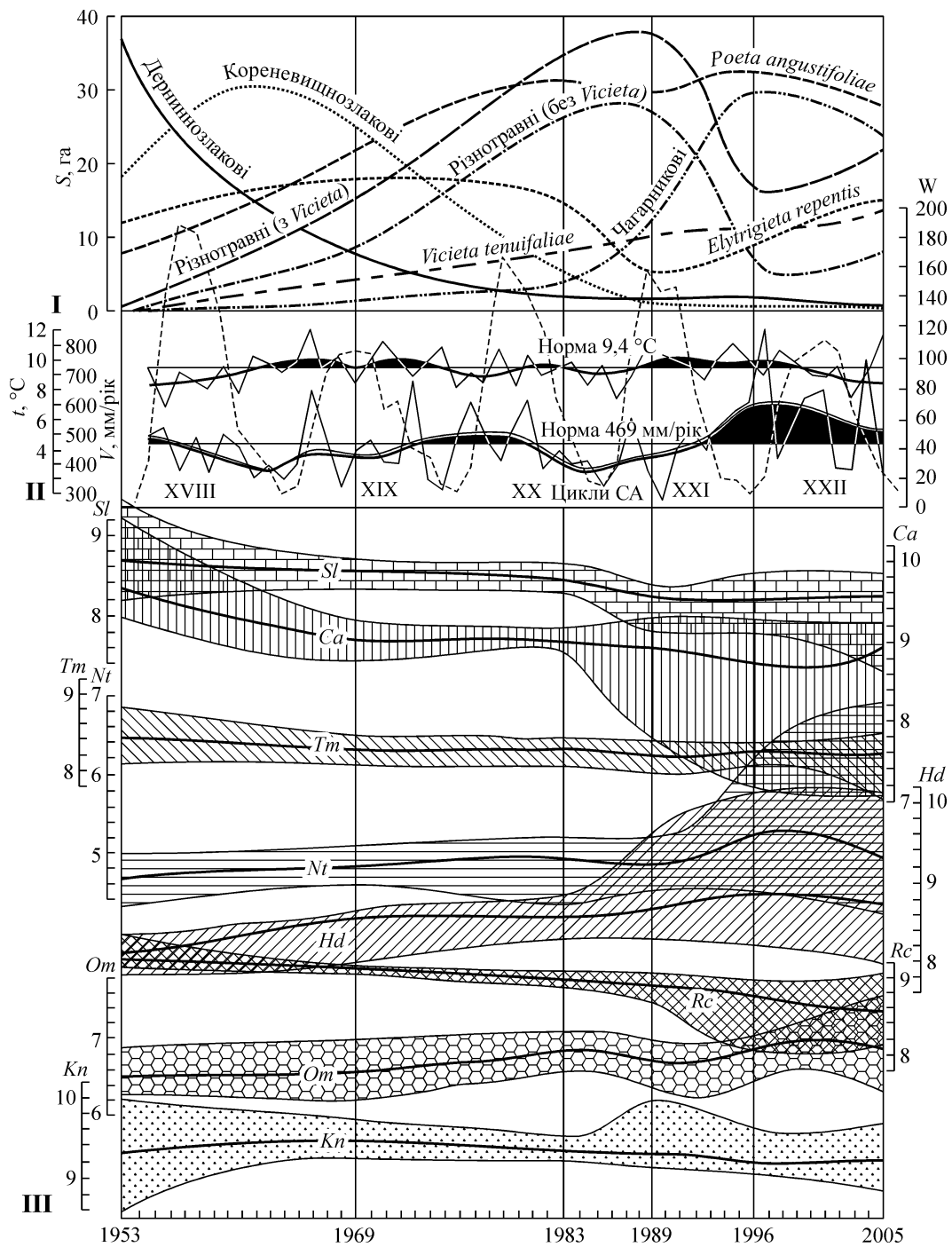


Рис. 3.32. Зміни рослинності й показників екологічних факторів заповідника «Хомутівський степ» з 1953 по 2005 р. (Ткаченко, 2008):

I — послідовні зміни фітосистем у резерватній сукцесії та гомеостатичне становлення автоклімаксових фітоценоструктур; II — динаміка основних кліматичних показників (коливання середньорічних температур і річних сум опадів); показано згладжені криві багаторічного ходу цих показників, а тривалі відхилення від «норми» подані заливкою; фоніві коливання сонячної активності — шкала справа, число Вольфа (W); III — мінливості екологічних характеристик місцезростань за показниками провідних екофакторів: *Sl* — загальний сольовий режим; *Ca* — вміст карбонатів у ґрунтах; *Tm* — термічний режим; *Nt* — вміст мінерального азоту; *Hd* — вологість ґрунтів; *Rc* — кислотність ґрунтів; *Om* — гумідність клімату; *Kn* — континентальність клімату. Шкали представлено в балах синфітоіндикації

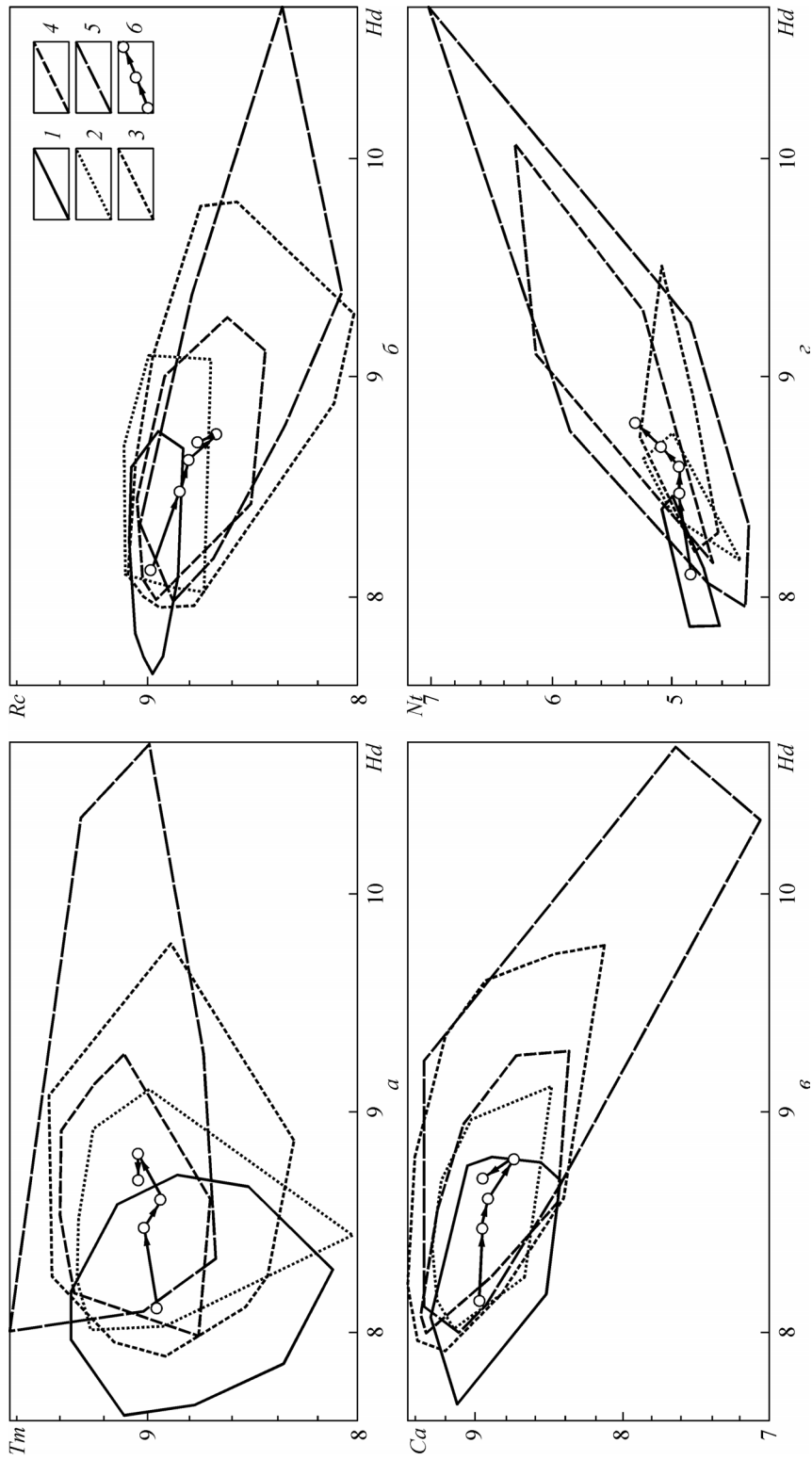


Рис. 3.33. Загальні зміни екострою рослинних угруповань абсолютно запівідної ділянки «Хомутівський степ» з 1969 по 2005 р., отримані за методикою синфітоіндикації (Гкаченко, 2008)

Ординаційні поля: 1 — 1969 р.; 2 — 1983 р.; 3 — 1989 р.; 4 — 1996 р.; 5 — 2005 р.; 6 — середні значення ординаційних полів; а — терморезим (Tm) — вологість (Hd) ґрунту; б — кислотність (Rc) — вологість (Hd) ґрунту; в — вміст карбонатів (Ca) — вологість (Hd) ґрунту; г — вміст мінеральних форм азоту (Ni) — вологість (Hd) ґрунту

Отже, методика синфітоіндикації дає доволі повну і детальну інформацію про положення степових екосистем на градієнті умов середовища, що важливо для розробки режимів їх охорони.

Оцінка організації екосистем потребує застосування системного підходу, на основі якого М.Д. Уфимцева і Н.В. Терехіна (2005) сформулювали концепцію інтегральної фітоіндикації, яка ґрунтується на використанні сукупності корелюючих фітоіндикаційних параметрів. На прикладі м. Санкт-Петербург як досить нестійкої урбаекосистеми, біота якої чутливо реагує на відхилення, було розраховано ці показники. Розроблений авторами еколого-фітоіндикаційний експрес-метод (ЕФІЕМ) оцінювання екологічного стану міської екосистеми за кількісним співвідношенням біологічних реакцій дав змогу виділити класи функціонального стану зелених насаджень.

Цими прикладами далеко не вичерпуються можливості використання методики синфітоіндикації для оцінювання динаміки екосистем чи зміни їх компонентів. Такі дослідження різних типів ландшафтів дають можливість оцінити загальніші закономірності розподілу та організації екосистем.

3.3. ІНДИКАЦІЯ ДИНАМІКИ ТА СТІЙКОСТІ ЕКОСИСТЕМ

3.3.1. Поняття динаміки екосистем

Основним атрибутом екосистем є їх зміна у часі, розвиток. З урахуванням складності, багатокомплексності вони ніколи не повертаються у вихідний стан. Відомий вислів «в одну й ту саму річку не можна зайти двічі» найкраще відображає сутність змін екосистем. Інакше кажучи, екосистеми існують у постійному русі, а його відсутність означає загибель. Статика — це лише фіксація стану екосистеми у відповідному часі, моменті, тому проблема оцінювання динаміки зміни екосистем досить актуальна.

Динаміка екосистем визначається такими змінами в часі їх окремих характеристик, процесів, структур, які не приводять до формування систем нового типу, бо останні зміни характеризуються як еволюційні.

Важливими ознаками, що відображають динаміку, є час і масштаби змін. Зміни бувають поступовими і катастрофічними, можуть вести як до ускладнення, так і до спрощення структури екосистеми, їх викликають як внутрішні (ендогенні) чинники самої екосистеми, так і зовнішні (екзогенні), що лежать поза її межами. Фактори, що спричиняють такі зміни, можуть бути природними та антропогенними.

Важливим атрибутом змін є час. Інтервал, протягом якого геосистема виявляє свої основні властивості, розглядається як характерний час. Часові зміни характеризуються показниками частоти і тривалості. За часовими масштабами зміни бувають: 1) добові (менше доби), викликані обертанням Землі навколо осі; 2) сезонні (від доби до року), викликані обертанням Землі навколо Сонця; 3) багаторічні (понад рік), викликані сонячними циклами та пов'язаною з ними зміною клімату.

Під час дослідження короткотривалих процесів довготривалі показники розглядають як фон і навпаки, під час дослідження довготривалих короткотривалі процеси розглядають як статистичний шум. Останній хоч і може бути значний за силою, але він короткотривалий. Наприклад, добові чи

сезонні зміни з суттєвим коливанням освітлення або температури є статистичним шумом відносно багаторічних. У свою чергу, історичні довготривалі тисячолітні еволюційні зміни є фоновими відносно сукцесій, хоча за масштабами змін екосистем останні можуть бути досить суттєвими.

Часові зміни бувають періодичні, циклічні, ритмічні. *Періодичними* називають такі зміни, за яких однакові значення повторюються через однакові проміжки часу. Більшість екологічних процесів слід розглядати як квазіперіодичні, оскільки вони приблизно повторюються, що зумовлено їх стохастичністю. Навіть тривалість дня і ночі змінюється протягом року. *Циклічними* є зміни, що повторюються через будь-який інтервал, наприклад, проходження онтогенетичних фаз у рослин, тварин тощо протягом року. Такий сезонний ритм розвитку рослин є добрим індикатором температурних відхилень від середнього значення. У багатьох атласах наведено дані щодо періодів цвітіння тих або інших рослин у межах певних регіонів, що можуть слугувати точками відліку. Відхилення від цих дат свідчить про кліматичні зміни. Види, що мають схожий (близький) ритм розвитку, належать до одного феноритму. *Ритмічними* змінами є повторення станів близьких, але не ідентичних початковому, що спостерігається через деякі проміжки часу, наприклад зміна чисельності популяцій. Вона коливається відносно певного показника, але ніколи не збігається з ним.

На відміну від добової та сезонної, багаторічна динаміка відбувається під впливом комплексу факторів, які накладаються один на одний і результуюча їх дія визначає характер відхилень. Обмеження відхилень залежить від дії лімітувальних факторів. Спостерігаючи щорічно за показниками екосистеми, можна виділити її певні зміни, коливання, що відрізняються певною ритмікою, які називаються *флуктуаціями*. Короткотривалі та багаторічні зміни (флуктуації) характеризуються відхиленнями в той чи інший бік відносно певного стійкого стану. Як правило, тривалість флуктуацій не перевищує 10 років і зумовлена різними факторами, тому, по суті, флуктуації можна використовувати як індикатор впливу тих або інших факторів. Найчастіше флуктуації викликають погодні коливання, пов'язані зі зміною гідротермічного режиму і є особливо суттєві на луках. Так, дослідження показали, що під час сухої весни за відсутності паводків на луках домінують навіть степові ксерофільні види: тонконіг вузьколистий (*Poa angustifolia*) та костриця борозниста (*Festuca valesiaca*), а урожайність сіна дорівнює лише 4 ц/га, тоді як під час вологої весни за наявності значних паводків рясно розростаються мезофітні злаки та різнотрав'я, а урожайність підвищується до 40 ц/га. Зниження урожайності в 10 разів викликане тим, що багато видів на пробних ділянках навіть не вдається зафіксувати. Слідкуючи за появою та розвитком певних видів, можна передбачити не лише урожайність, а й спрогнозувати можливі зміни клімату навіть на наступні роки.

Крім коливальних змін у природі відбуваються і спрямовані (направлені) зміни, що не повертаються у вихідне положення, а якщо й повертаються, то це обумовлено не власне розвитком екосистеми, а впливом зовнішніх чинників. Наприклад, відселення людей з Чорнобильської зони призвело до формування на городах, полях, які до цього щорічно обробляли, угруповань лучної та лісової рослинності. Розвиток рослинності відбувається під впли-

3.3. Індикація динаміки та стійкості екосистем

вом одного чи кількох екологічних факторів, обмежений певними рамками і проходить низку стадій: від початкової (піонерної) до заключної (клімаксової). Такі зміни рослинного покриву називають *сукцесіями* і їх дослідження дає змогу індикувати стан і зміни відповідних екологічних факторів.

Існують різноманітні підходи до класифікації сукцесій. Класифікація залежить від того, що покладено в її основу. Сукцесійні процеси класифікують за масштабами часу (швидкі, середньо- і довготривалі), зворотністю (дигресія та демутація (відновлення)), походженням (первинні й вторинні), тенденцією зміни продуктивності (прогресивні та регресивні), природою (природні й антропогенні), а також відповідно до головного діючого фактора: гідрогенні, псамогенні, кліматогенні, трофогенні, літогенні, пасквальні (випасання), пірогенні (пожежі), рекреаційні, ексараційні (оранка), ексцизійні (рубки) (Александрова, 1967; Работнов, 1978).

За характером взаємодії між рослинами, їх сумарним впливом на навколишнє середовище та на розвиток екосистем сукцесії належать до трьох типів: сингенез, ендоекогенез і філценогенез (Сукачев, 1954). *Сингенез* — це перші етапи формування рослинності, коли її зміни визначаються лише впливом взаємовідношень між рослинами, але не впливають на характер зовнішніх факторів, не змінюють їх. Початкові етапи сингенезу здебільшого представлені однорічниками (експлерентами), що не витримують конкуренції, а також видами, які здатні заселяти екстремальні умови (стрес-толеранти). Їх наявність означає, що екосистема знаходиться під впливом сильного надмірного порушення чи лімітувального фактора, що перешкоджає нормальному розвитку рослинності. На наступних стадіях сингенезу збільшується кількість багаторічників, формується структура фітоценозу, а рослини різних видів розподіляються більш-менш рівномірно, з певним ступенем трапляння.

Ендоекогенез характеризує ті стадії розвитку екосистем, за яких внаслідок життєдіяльності рослин змінюються умови середовища (заростає озеро, скеля, утворюється опад і, як результат, формується ґрунт, специфічне фітосередовище, мікроклімат і т. д.). Тому наявність тих або інших видів є важливим індикатором таких змін екосистем. Так, за заростанням очерету, рогозу та інших «земноводних» рослин можна судити про глибину водойми, а також формування донних відкладів органічних речовин (замулювання). Трапляється, що навіть на мілководдях очерет не росте, це свідчить про існування якогось зовнішнього чинника, який перешкоджає накопиченню тут мулу.

Послідовну зміну від початкових до кінцевих стадій розвитку рослинних угруповань у ході сукцесії називають *рядом*. Специфіка таких рядів залежить від дії одного чи кількох екофакторів. З урахуванням цього виділяють гідроморфні, ксероморфні, галоморфні, псамоморфні, літоморфні ряди. У природі часто бувають випадки, коли розвиток ряду зупиняється на певній стадії і не доходить до завершення, що визначає лімітувальна дія певного фактора (ступінь засолення, зволоження, рухливість піску, крутизна відслонень порід тощо). Певні етапи розвитку рослинного покриву в межах сукцесії називають *стадіями*, а рослинний покрив, що визначає ці стадії — *серіями*.

Знаючи місце видів і рослинних угруповань в розвитку рослинного покриву, їх конкурентну спроможність, відношення до певних екофакторів, мож-

на легко індикувати екологічні зміни, що відбуваються в природі. Різні серії мають неоднакове індикаторне значення, яке залежить як від зовнішніх чинників, так і внутрішніх, біологічної суті видів рослин, що формують угруповання.

Ми визначили (Дідух, 1992), що сукцесії в лісах значною мірою визначаються вже на перших стадіях залежно від появи основних домінантів та едафічних умов. Наприклад, наявність підросту бука, граба чи липи, які мають потужне фітогенне поле, означає, що саме ці породи будуть домінувати, оскільки під їх наметом інші листяні породи рости не зможуть. На основі цього можна спрогнозувати послідовний хід стадій сукцесій. Однак як і в кожній складній системі на хід сукцесій впливають зовнішні чинники. Так, в зоні відчуження ЧАЕС за появою підросту берези (*Betula verrucosa*) та сосни (*Pinus sylvestris*) протягом кількох десятиліть ми прогнозували формування лісових ценозів, але утворення потужної (до 15 см) підстилки (калдани) з пирію (*Elytrigia repens*) гальмує ці процеси.

Стосовно рідколісь і трав'янистих типів угруповань сукцесії спрогнозувати важко, бо вони відбуваються за типом «марківських ланцюгів», коли наступна серія залежить лише від попередньої, а далі може розвиватись у різних напрямках, тому кінцеві стадії не можна спрогнозувати на початку. Це пояснюється наявністю великої кількості близьких або рівноцінних за екологічними потребами домінуючих видів, взаємовідношення між якими визначаються не специфікою едафічних умов, а відбиває складний результат взаємодії між ними та відношенням до різних екофакторів. Зрозуміло, це утруднює прогнозування змін, а отже, знижує індикаторну значущість серій такого типу, що розвиваються за принципом «марківських ланцюгів».

Фіценогенез відображає тривалі історичні зміни, еволюцію рослинного покриву (синеволюцію). Синеволюція, на відміну від сукцесій, — це формування якісно нових екосистем, аналогів яким не існувало до цього в природі. Залежно від зміни адаптивних властивостей видів розрізняють *трансгенез* — зміна еконіші, екологічної амплітуди видів, що супроводжується появою в екосистемі чи елімінацією певних видів, і *флорогенез* — зміна морфологічних ознак видів, тобто видоутворення. Синеволюція — довготривалий, історичний процес, що визначається глобальними змінами клімату чи інших зовнішніх факторів. Прогнозувати такі процеси на цьому етапі складно, хоча такі спроби були. Наприклад, визначення потенційно загрозливих видів, дослідження їх біології, розвитку, екології, динаміки, зміни ареалу дає можливість розробляти певні прогнози, хоча ймовірність їх реалізації досить низька.

3.3.2. Індикація динаміки екосистем

Досліджуючи екологію і біологію, визначаючи місце видів або рослинних угруповань відносно відповідних серій, знаючи структуру, специфіку розвитку останніх, можна прогнозувати процеси динаміки екосистем. Під час розроблення таких прогнозів слід враховувати, що рослини, відповідаючи умовам зростання, намагаються спрямувати розвиток у напрямі підвищення стабільності системи і разом з тим ніби протидіяти зовнішнім чинникам, які виводять систему з рівноважного стану.

3.3. Індикація динаміки та стійкості екосистем

Т А Б Л И Ц Я 3.4. Типи впливу сучасних процесів рельєфоутворення на рослини

Тип	Характер впливу	Характерні процеси	Індикаторні ознаки	Параметри, які визначаються
Пряма дія	Тиск і механічні удари рухомої маси порід	Уривчасті: каменепад, обвали, снігові лавини, селі, пульсації льодовиків тощо	Загибель рослин, зламання, збої, нахил і завал стовбурів	Дата і частота
	Нахил, вигин, розрив поверхні під час її переміщення разом з масивом порід у горизонтальному і вертикальному напрямках Зниження та відступання поверхні під час денудації у вигляді зносу окремих часточок порід Збільшення поверхні під час акумуляції наносів порід	Уривчасті й умовно-уривчасті: зсуви, соліфлюкція, карст, термокарст, суффізія, здуття тощо Умовно-уривчасті: делювіальний змив, осипний знос, дефляція, ерозія, абразія тощо Уривчасті й умовно-уривчасті: акумуляція делювія, колювія, алювія, пролювія, еолових і селевих відкладів	Нахил і завал стовбурів, вигин і розрив коренів і стовбурів, загибель рослин Препарування корневих систем, плагіотропний ріст або загибель рослин Захоронення, затоплення рослин і угруповань, їх загибель або утворення додаткових коренів у рослин	Дата і частота Величина і середня швидкість денудації Величина і середня швидкість акумуляції, дата і частота
Опосередкована дія	Зміна екологічних умов, порушення фізіологічних функцій за значного пошкодження, нахилу поверхні	Більшість сучасних процесів рельєфоутворення	Зменшення приросту річних кілець деревини	Дата і частота

Одним із важливих аспектів є фітоіндикація процесів, пов'язаних з рельєфоутворенням, що вивчали В.В. Корженевський та А.А. Клюкін (2000) на прикладі Криму. Ці дослідження тісно пов'язані з динамічною геоморфологією, яка ґрунтується на поняттях власне геоморфології, геодинаміки, інженерної геології тощо. Для дослідження рельєфоутворення аналізували вплив різних факторів зовнішнього середовища.

Процеси рельєфоутворення як прямо, так і опосередковано впливають на рослинний покрив, що є індикатором відповідних змін. З використанням біоіндикаторних ознак визначають швидкість, потужність і тривалість процесів, які відбувались в минулому. В.В. Корженевський та А.А. Клюкін (1986) встановили індикаторні ознаки оцінки співвідношення між характером дій і процесів рельєфоутворення (табл. 3.4).

Перша група ознак — це безпосереднє пошкодження рослин, зламання стовбурів, гілок і т. д., що засвідчує різкі, швидкодійні зміни, пов'язані з обвалами, каменепадом, селевими потоками тощо.

Друга — зміна морфологічних ознак надземних органів, наявність незвичних, нестандартних структур. Наприклад, нахил дерева в певному напрямку чи формування «п'яного лісу» вказує на характер процесів, що відбуваються на схилах: зміни висоти, крутизни, експозиції. Зміни, деформа-

ції кореневої системи свідчать про вплив поверхневих процесів, а якщо останні не виявлені, процеси відбувались глибше (зсуви).

Третя — формування плагіотропних (горизонтальних) форм росту рослин, пов'язаних з переміщенням продуктів розкладу гірських порід на земній поверхні.

Процеси рельєфоутворення відбуваються як в горизонтальному, так і вертикальному напрямках, тому рослини реагують на такі зміни. Зокрема, внаслідок підвищення чи пониження поверхні ґрунту коренева шийка рослин зміщується і, відповідно, згинається вниз або вгору стовбури чи препааруються кореневі системи (рис. 3.34, див. вклейку). Останнє пов'язано з денудацією, в результаті якої відбувається винесення ґрунту, материнських порід і коренева система оголюється. Віддаль між кореневою шийкою і поверхнею ґрунту відповідає силі денудації. Враховуючи вік дерев, можна визначити середню багаторічну швидкість цих процесів (рис. 3.35, див. вклейку).

Проте під час оцінки цих процесів виникає чимало складних питань. Наприклад, коли почався процес денудації, що оголив кореневу шийку і де власне знаходиться коренева шийка? Як правило, у старих дерев її визначають за лінією пересікання морфологічних осей найвищих старих коренів з комлем. Точніше це можна сказати, дослідивши анатомічну будову пенька.

Зсуви, лавини, селі призводять до зміщення ґрунту і, як наслідок, до нахилу стовбурів дерев, що, в свою чергу, впливає на характер наростання річних кілець, їх асиметрії. Найширші кільця відкладаються з боку нахилу стовбура (рослина ніби намагається протидіяти нахилу). Дослідження зміни ширини кілець дає можливість оцінити час, періодичність і тривалість відповідних процесів.

Індикаторами процесів зсуву, ерозії глинистих ґрунтів є формування заростей мати-й-мачухи (*Tussilago farfara*), а в гірських місцевостях — кремени гібридної (*Petasites hybridus*), що мають довгі кореневища. Індикаторами місць періодичного сходження лавин у субальпійському поясі Карпат є зарості вільхи зеленої (*Duscheckia viridis*), невисокі зігнуті стовбури якої без перешкод витримують зсуви снігу.

Якщо вплив зовнішніх факторів (обвали) призводить до пошкодження стовбурів, то сліди таких пошкоджень теж добре фіксуються на структурі річних кілець і слугують відповідними індикаторами (Корженевський, Ключкін, 1984). Крім встановлення часу відповідної події інтерес становить і її інтенсивність. З цією метою оцінюють висоту пошкоджень на стовбурах. Такі методи відіграють важливу роль в оцінюванні снігових лавин, селевих потоків, зсувів, землетрусів й інших процесів, зокрема, їх використовують для доведення і пошуку падіння тунгуського метеорита в тайзі (Loveilus, 1997).

Для встановлення даних щодо сходження лавин, селей, обвалів, формування відповідних субстратів також застосовують ліхеноіндикацію, особливо за відсутності дерев або як метод взаємоконтролю. Це можливо, коли відома швидкість річного приросту талому лишайника. Знаючи цю швидкість і визначивши максимальний діаметр талому діленням на показник швидкості приросту, ми встановлюємо відповідний вік.

Наприклад, такий лишайник, як *Rhizocarpus*, живе до 5 тис. років, а наростає зі швидкістю від 0,02 мм/рік у високогір'ях до 0,6 мм/рік в оптимальних умовах. *Aspicilla* та *Caloplaca* живуть 150—200 років, але швидкість приросту їх вища. На основі відповідних розрахунків можна встановити час події, хоча і тут виникає немало проблем, тому що швидкість приросту з віком талому лишайника може зменшуватись (Турманіна, 1987).

Індикація пожеж. Пожежа — зовнішній фактор, який людина оцінює як негативний, згубний, що призводить до руйнування екосистеми. Проте такий антропоцентричний підхід не зовсім вірний, оскільки зростанню низки видів і формуванню певних типів фітоценозів сприяють пожежі, тому відповідні біотичні ознаки використовують як індикатори. Відомі непоодинокі приклади (деякі види роду евкالیпт, насіння яких може проростати лише після пожежі), коли вигорає товстий корковий шар оплодня. Тому за наявністю таких угруповань чи віком відповідних дерев можна оцінити час пожежі.

У флорі помірної зони також є види, розвиток яких пов'язують з пожежами. Зокрема, в передгір'ях Татр в Польщі описано ендемічний вид модрина (*Larix polonica*). Це дерево, яке на зиму скидає хвою, є найсвітлолюбнішим із деревних порід. Нині величезні дерева (заввишки понад 20 м і діаметром стовбура понад 1 м) ростуть серед густих листяних лісів молодого віку, тому *Larix* тут не відновлюється. Польські вчені вважають, що відновленню *L. polonica* сприяють пожежі. Під час природних чи антропогенних пожеж лісу дерева з тонкою корою гинуть, а модрина не страждає від опіків, бо стовбури захищені товстим шаром кори (понад 10 см). Після вигорання ділянок цей вид швидко проростає, а молоді дерева характеризуються високим приростом, який перевищує приріст інших порід. Отже, поки сформується листяний ліс, *L. polonica* встигає підняти крону вище загального намету. Співвідношення між віком дерев найстаріших листяних порід (дубів) та модрина свідчить, що останні потужні пожежі були близько 200 років тому.

Зовсім інша ситуація спостерігається в Гірському Криму, де часто виникають пожежі. Для збереження унікальних кримських соснових лісів, що формують специфіку мікроклімату Великої Ялти, їх бальнеологічних властивостей, тут було створено Ялтинський гірсько-лісовий заповідник. Пожежі, які час від часу спалахують внаслідок надмірно сухих умов і високої температури повітря, переходять у верхові, тобто загоряються крони і тому страждають хвойні дерева. Підвищення зольності, вмісту вуглецю та азоту в ґрунті призводить до експансії ожин (видів роду *Rubus*), деяких листяних порід (*Quercus pubescens*, *Acer campestre* та ін.), під густим наметом яких сосна не здатна відновитись. Проведені нами дослідження показали, що за останні 100—150 років площа соснових лісів скоротилась удвічі, основною причиною чого були пожежі, які фіксуються на корі стовбурів сосни. Тому площа природних соснових лісів на Південному березі Криму під впливом пожеж зменшилась і на їх місці формуються листяні ліси. За наявними масштабами пожеж можна прогнозувати, що через 100—200 років хвойні ліси тут фактично зникнуть, а унікальний мікроклімат Великої Ялти втратить свої бальнеологічні властивості та буде подібним до умов міст Алушти і Судака.

Соснові ліси Південного берега Криму є чутливим індикатором не лише масштабу впливу пожеж, а й зміни цілого комплексу тих факторів (мікрокліматичних, едафічних), які сприяють пожежам.

Індикатором пожеж у соснових лісах других борових терас річок лісо-степової зони є бузина червона (*Sambucus racemosa*). Проведені нами дослідження її поширення в Черкаському бору показали приуроченість до місць, де на корі сосни або у верхніх шарах ґрунту спостерігаються сліди обвуглення, а в чистих соснових лісах без слідів обвуглення вона не була зафіксована. Після пожеж періодично відзначається підвищення ролі нітрофілів у фітоценозах: чистотіла великого (*Chelidonium majus*), герані Роберта (*Geranium robertianum*) і навіть кропиви дводомної (*Urtica dioica*) (рис. 3.36, див. вклейку).

Таку зміну трав'яного і чагарникового ярусів теж можна використовувати як біоіндикаторну ознаку, що характеризує подальший хід сукцесій.

Степові угруповання доволі чутливо реагують на пожежі, тому є індикатором цих процесів. Наприклад, спалах квітування видів роду ковила (*Stipa*) у Стрільцівському Степу та Кам'яних Могилах, що фіксується візуально, збігається з межами пожеж, які тут недавно відбулись. Проте можна очікувати, що через кілька (до 5) років така різниця вже нівелюється.

Індикація випасання. Випасання — потужний зовнішній екологічний чинник, вплив якого виявляється як в широких регіональних, так й у вузьких локальних масштабах. Формування таких типів екосистем, як прерії, савани, степи, луки, відбувалось під впливом випасання як диких, так і свійських тварин, його результати спостерігаються всюди, у різних формах.

Домінування в таких типах екосистем так званих злаковників (представників родин Poaceae, Сурегасеа, Juncaceae та ін.), які формують зовнішній вигляд цих ценозів відбулось внаслідок випасання. Фізична дія випасання полягає в тому, що під час поїдання надземної частини рослин злаковники здатні добре відновлюватись за рахунок інтеркалярного «вставного» росту, тоді як різнотрав'я — гірше. З останніх у місцях випасання трапляються лише ті, що мають колючки (*Carduus*, *Onopordon*) або неїстівні (*Euphorbia* sp., *Peganum garmala*). Разом з тим випасання супроводжується витоптуванням, ущільненням ґрунту, що сприяє розростанню дернинних злаковників і видів з плагіотропними (лежачими) пагонами й перешкоджає росту видів, які мають довге кореневище чи ортотропні (стоячі) пагони.

На основі цього для трав'янистих типів угруповань встановлено п'ять сукцесійних стадій, які свідчать про характер та інтенсивність випасання, його сумарну дію (ступінь навантаження).

Під час слабого впливу випасання (перша стадія) домінують різнотрав'я й ті злаки, для яких характерні довгі чи короткі кореневища і вони не утворюють дернин (*Elytrigia repens*, *Calamagrostis epigeios*) та ін.

За потужнішого впливу випасання (друга стадія) домінують короткокореневищні злаки (*Dactylis glomerata*, *Poa angustifolia*, *P. pratensis*).

Ще потужніше випасання приводить до переважання густодернинних злаків, які індикують третю, порогову, стадію. Залежно від різних екологічних умов — це різні види. У степах — осока низька (*Carex humilis*), види роду ковила (*Stipa*), кипець (*Koeleria*), костриця (*Festuca*), на сухих пісках —

3.3. Індикація динаміки та стійкості екосистем

булавоносець сіруватий (*Corynephorus canescens*), біловус стиснутий (*Nardus stricta*), у вологих умовах — щучник дернистий (*Deschampsia caespitosa*), ситник скупчений (*Juncus glomeratus*).

На четвертій стадії надмірного випасання трав'яний покрив розріджується, такі умови витримують лише адаптовані види, серед яких багато однорічників. У сухих степах — це полин австрійський (*Artemisia austriaca*), реп'яшок яйцеподібний (*Ceratocephala testiculata*), р. серпоподібний (*C. falcata*), на луках — подорожник великий (*Plantago major*), ситник жаб'ячий (*Juncus buffonius*), спориш (*Polygonum aviculare* s. l.), грицики звичайні (*Capsella bursa-pastoris*), на пісках — щибрик портулаковий (*Peplis portulaca*).

П'ята стадія — збій, трав'яний покрив відсутній, трапляються поодинокі рослини.

Індикаторне значення таких стадій випасання полягає в тому, що вони відображають кумулятивний кінцевий ефект і не корелюють з абсолютною кількістю поголів'я худоби. Суть останнього виявляється в тому, що вплив випасання овець набагато потужніший, ніж великої рогатої худоби, а її більший, ніж коней, які є оптимальними для збереження трав'янистих типів екосистем. Разом з тим одне й те саме навантаження випасання в різних умовах дає теж різний ефект. Найстійкішими є екотопи з оптимальним (свіжим) зволоженням, а за сухих умов (особливо на піщаних ґрунтах) або сирих і мокрих — травостій руйнується швидше.

Своєрідну картину впливу випасання ми спостерігаємо в лісах, що має негативне для росту дерев значення. Надмірне випасання виявляється за відсутності підросту деревних порід, які добре поїдають тварини, та наявності або домінуванні злаків у трав'яному покриві, що є індикатором цього фактора. Вплив випасання у лісі індукується тим, що крони дерев у нижній частині ніби «підстрижені». Ця чітка горизонтальна лінія доволі добре помітна візуально.

За різкого зниження випасання, ліквідації стійбищ, кошар спостерігається розростання високорослих, зазвичай нітрофільних видів. У степовій зоні — це татарник колючий (*Onopordum acanthium*), болиголов плямистий (*Gonium maculatum*), у лісовій — лопух справжній (*Arctium lappa*), у високогір'ї Карпат — щавель альпійський (*Rumex alpinus*), які формують потужні високі зарості.

Викошування. Формування сукцесійних рядів під впливом викошування близькі до пасквальних, проте мають свої особливості. Під впливом викошування не відбувається такого ущільнення та удобрення ґрунту, а лише зрізання всіх без винятку трав'янистих рослин. Такі особливості слід враховувати під час використання біоіндикації відповідних стадій. Якщо випасання в степах приводить до утримання екосистем на порогових стадіях дернинних злаків, а перевипасання — до випадання довгокореневищних і навіть дернинних видів, то викошування лише сповільнює хід сукцесій і утримує заростання лучних або степових ценозів деревами та кущами. Проте навіть серед кущів є види, наприклад карагана кущова (*Caragana frutex*), під час викошування (зрізання) яких пагони інтенсивніше розростаються і куртини стають щільнішими.

Аналіз відповідних серій дає змогу оцінити стан екосистеми і вжити додаткових регулятивних заходів для утримання екосистеми на певному рівні. У процесі формування заростей кущів (*Chamaecytisus*, *Caragana frutex*) викошування слід чергувати з випасанням, під час формування кущів (шипшини (*Rosa*), глоду (*Crataegus*) та ін.), а також трав із колючками, які не поїдають тварини (види родів будяк (*Carduus*), татарник (*Onopordum*)) — знижувати інтенсивність випасання і чергувати його з викошуванням.

Рекреація. У зв'язку із скороченням площ природної рослинності та потребами людини у відпочинку, починаючи з другої половини ХХ ст. рекреаційні навантаження непомірно зросли, тому дослідження рекреаційних змін з 70-х років набули великого розмаху. З 80-х років біоіндикацію використовують для оцінювання впливу рекреації на екосистеми. Встановлено, що зміна рослинності під впливом рекреації супроводжується збільшенням евритопних, космополітних, алохтонних видів і зменшенням стенотопних, автохтонних (Falinski, 1972). Наші дослідження показали, що найнадійнішим індикатором рекреації є трав'яний покрив. Виділено п'ять стадій рекреаційних змін, які добре фіксуються візуально. На першій стадії за незначної рекреації трав'яний покрив зберігає свої позиції і характеризується наявністю характерних природних видів, на другій — з'являються алохтонні елементи, експлеренти, нітрофіли: чистотіл (*Chelidonium majus*), кропива (*Urtica dioica*), лопух (*Arctium lappa*) та лучно-узлісні: тонконіг лучний (*Poa pratensis*), свербіжниця польова (*Knautia arvensis*). Третя стадія є пороговою і в соснових лісах характеризується домінуванням злаків, а в густих тінистих листяних — відсутністю характерних елементів. На цій стадії ще можливе відновлення екосистем, оскільки зберігаються корінні елементи угруповань. Четверта стадія характеризується позапороговими порушеннями фітоценозів. Рекреаційні навантаження призводять до повного випадання корінних видів, а домінують рослини, добре адаптовані до витоπτування. Це тонконіг однорічний (*Poa annua*), подорожник великий (*Plantago major*), спориш звичайний (*Polygonum aviculare*), щербрик портулаковий (*Peplis portulaca*), грицики звичайні (*Capsella bursa-pastoris*), конюшина повзуча (*Trifolium repens*), стелюшок солончаковий (*Spergularia salina*), а на вологіших місцях — ситник жаб'ячий (*Juncus buffonius*) (рис. 3.37, 3.38, див. вклейку). Такі угруповання можна спостерігати вздовж доріг, на подвір'ях. П'ята стадія рекреації характеризується відсутністю трав'яного покриву, який не витримує інтенсивного витоπτування, оголенням щільного ґрунту.

3.3.3. Індикація геоморфологічних процесів

Різноманітність геоморфологічних процесів потребує застосування різних методів їх дослідження, зокрема біоіндикації. У цьому аспекті значні доробки відомі щодо оцінки проблем рельєфоутворення. Формування рельєфу земної поверхні, що вивчає динамічна геоморфологія, — це складний, тривалий процес, який обумовлений взаємодією зовнішніх і внутрішніх факторів. Одні процеси відбуваються швидко і на наших очах (сходження лавин, селів, виверження вулканів, землетруси, обвали тощо), інші — непомітні, видимі зміни можна спостерігати через тисячоліття. Процеси

рельєфоутворення поділяються на ендегенні, викликані внутрішніми причинами зміни земної кори, і екзогенні, що впливають на земну кору ззовні. Відносно причин виділяють природні, природно-антропогенні та антропогенні зміни, причому масштабність і глибина останніх навіть у рельєфоутворенні в ХХ ст. є суттєвими, бо опосередковано впливають на перебіг природних процесів.

Рослинні організми чутливо реагують на процеси рельєфоутворення і використовуються для їх індикації. Зокрема, як зазначено вище, для цього застосовують комплекс дендрохронологічних методів, що дають змогу не лише датувати час подій, а й встановити їх причину. Зіставляючи структуру річних кілець, які формуються протягом вегетаційного періоду, можна встановити не лише закономірності розвитку, характер циклічності, а й причини випадіння окремих кілець, що пов'язано з несприятливими екологічними умовами, чи появу несправжніх кілець під впливом короткотривалої перерви розвитку організму, вийти на оцінку загальніших природних процесів. Зокрема, дослідження структури річних кілець важливе для пізнання процесів рельєфоутворення. Як зазначають В.В. Корженевський та А.А. Клюкін (2000), у процесі вертикального росту, характерного для умов незмінного рельєфу, кільця наростають більш-менш симетрично (асиметрію може викликати різна освітленість. — *Приміт. авт.*). Під час нахилу, вигину чи повалів стовбурів через епіксилію внаслідок диференціювання деревини по лінії нахилу на крену (обернену до земної поверхні) та протилежну тягову частину формуються ексцентричні кільця. У листяних порід більшу ширину мають кільця тягової, а у хвойних — кренової деревини, що є наслідком реакції камбіального кільця на стискання або розтягування клітин як їх адаптації до порушення центру ваги (рис. 3.39). Суть цього явища полягає у тому, що такі листяні породи, як бук, граб, клен, а особливо липа в умовах збільшення крутизни схилу під впливом ерозії здатні реагувати на це підтримкою вертикального (ортотропного) росту стовбурів за рахунок їх вигину, що й відбувається внаслідок формування ширших кілець у тяговій частині деревини (рис. 3.40, див. вклейку). У тих порід дерев, які не здатні до такої реакції (наприклад, багато хвойних, дуб), розростання кренової частини деревини забезпечує певною мірою утримання нахилоного стовбура внаслідок зміщення центру ваги (рис. 3.41, див. вклейку).

У дерев з вертикальним стовбуром максимальне наростання діаметра характерне для основи стовбура, під час зміни напрямку росту, викликані процесами рельєфоутворення, рівень максимального наростання діаметра зміщується вниз до кореневої системи чи вгору по стовбуру. Вивчення характеру асиметрії річних кілець уздовж стовбура дає змогу оцінити початок процесу рельєфоутворення, його періодичність, інтенсивність тощо. Для таких досліджень використовують спили зігнутої або нахилоної частини стовбура. Якщо процеси відбуваються постійно і з однаковою інтенсивністю, то коефіцієнти відхилень крена близькі до їх середнього значення, якщо вони відхиляються в той чи інший бік, то це засвідчує зміну спрямованості, посилення чи поглиблення цих процесів.

Цінною ознакою для індикації денудативно-аккумулятивних процесів є оцінка положення кореневої шийки дерева і коренів відносно поверхні

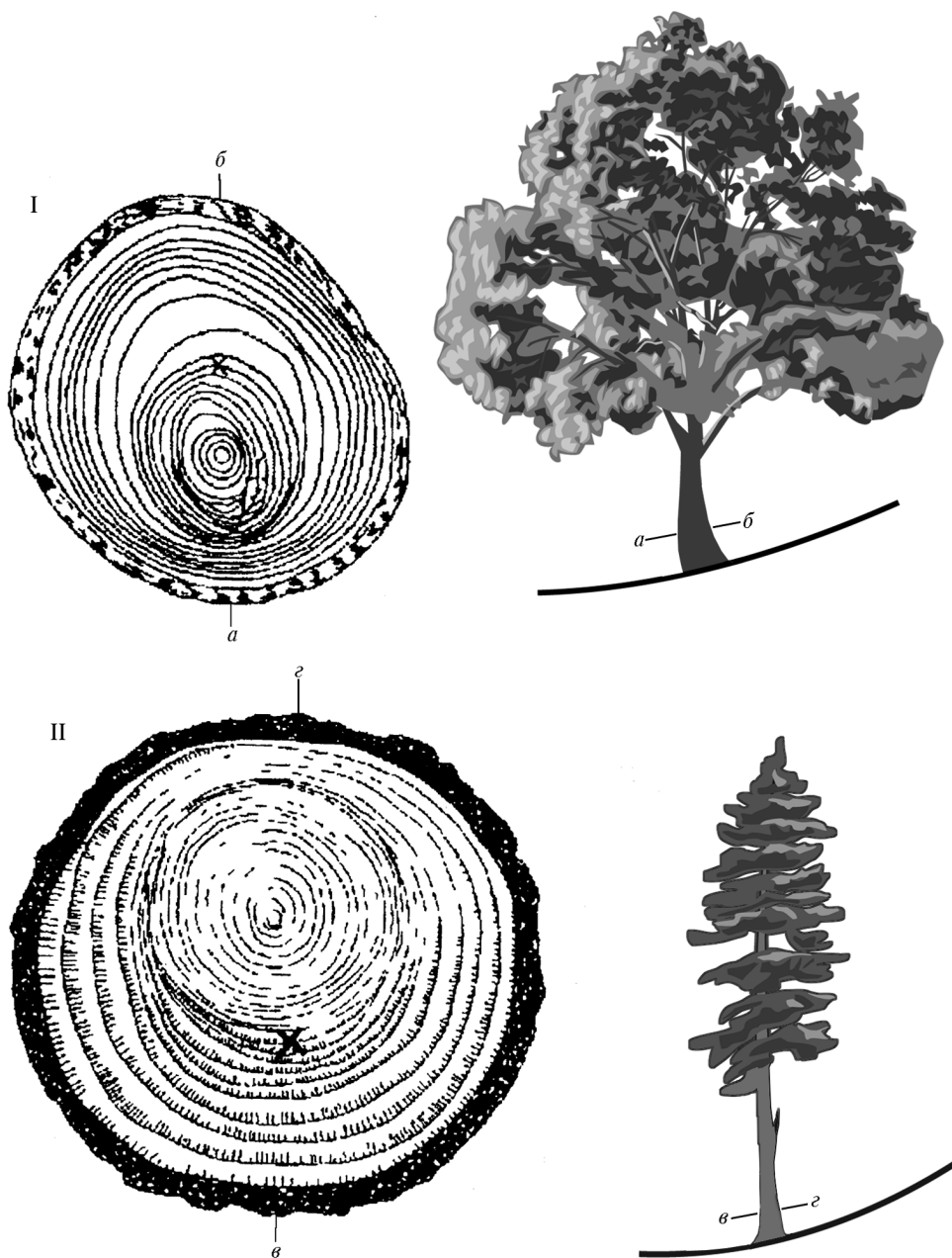


Рис. 3.39. Реакція листяних (I) та хвойних (II) дерев на нахил стовбурів (Lavgense, 1950): розвиток кренової (а, в) та тягової (б, г) деревини та зміна орієнтації поперечних кілець (хрестиком позначено час, після якого відбувається деформація річних кілець)

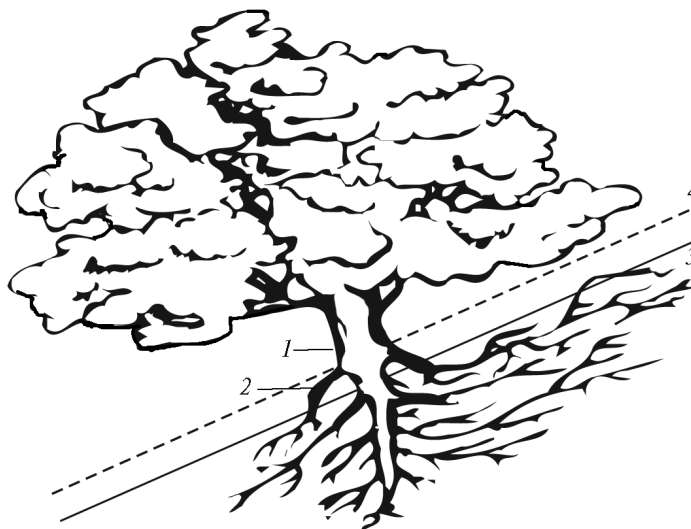
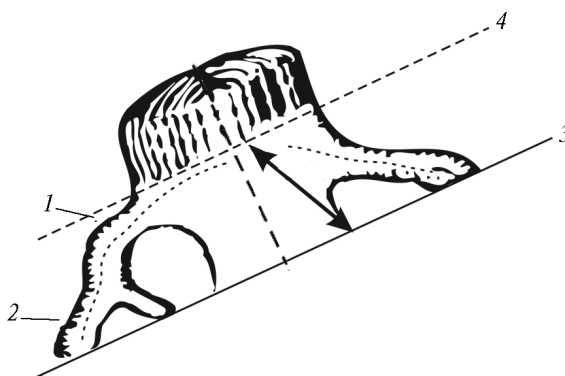


Рис. 3.42. Вплив денудації на зміну відстані між кореневою шийкою та поверхнею ґрунту (Корженевський, Клюкин, 2000):

1 — коренева шийка; 2 — морфологічна вісь кореня; 3 — сучасна поверхня схилу; 4 — поверхня схилу в момент зародження дерева



ґрунту (рис. 3.42). Відомо, що на стадії проростків коренева шийка дерева знаходиться на земній поверхні, а коренева система — у ґрунті. Відповідно, внаслідок денудації, змиву ґрунту коренева система буде оголюватись, а в процесі накопичення, акумуляції ґрунту — заглиблюватись. В останньому випадку корені можуть рости вгору або утворюватись додаткові корені на стовбурі. На основі аналізу цих ознак оцінюють швидкість і потужність процесів денудації чи акумуляції (Толстых, Клюкин, 1984). Середню швидкість обчислюють за віком дерева (T) та відстані між кореневою шийкою і реальною земною поверхнею (I). Тоді швидкість $D = I/T$. Насправді, такий аналіз доволі непростий, оскільки потребує визначення місцезнаходження кореневої шийки, яка добре помітна у молодих дерев і кущів, а для старих дерев визначається за місцем пересікання морфологічних осей старих коренів. Разом з тим ще до проведення досліджень слід встановити, які процеси зумовлюють денудацію, чи відбувалась вона до появи певної рослини (дерева), чи розвинулась пізніше, чи підходять ці рослини для її оцінки. Для повторної перевірки таких даних, як і даних попереднього аналізу

щодо нахилу стовбурів, використовують методику перехресного датування, суть якої полягає у порівнянні даних різних видів дерев, чи одних видів різного віку, або таких, що зростають у різних умовах денудації.

Процеси рельєфоутворення та їх причини індикуються за характеристиками популяційної структури (продуктивності, вікового спектра рослин) і видового складу рослин у фітоценозах. Якщо відсутність рослин молодого віку може засвідчувати посилення процесів денудації, то їх наявність — послаблення, тобто поліпшення умов існування. Однак при цьому слід враховувати можливість зміни інших факторів і специфіку видового складу, його екологічні особливості. Саме на основі останнього можна встановити дію лімітувальних факторів.

Так, у Родопах (Болгарія) внаслідок каменепадів ми відзначали вивали 20—30-річних берез повислих (*Betula verrucosa*). З урахуванням того що береза є піонерним видом, а на корінних схилах заміщується ялиною (*Picea abies*), можна стверджувати, що саме каменепадів, які відбувалися не частіше, ніж раз у 30 років, спричинили формування тут березняків (рис. 3.43, див. вклейку). У місцях, де відбуваються щорічні процеси денудації, спричинені сходженням лавин, береза рости не може, її заміщує вільха зелена (*Duscheckia viridis*), що, на відміну від берези, має не вертикальний, а вигнутий стовбур і росте у вигляді кущів, які під час сходження лавин не ламаються. Саме наявність угруповань вільхи зеленої у субальпійському поясі Карпат засвідчує часте сходження лавин, і цей фактор є лімітувальним у формуванні рослинності деревного типу.

Відмінність біоморфологічних особливостей рослин, що відображають характер їх адаптації до зовнішніх умов, має важливе індикаторне значення для оцінювання динамічних процесів. В умовах дефляції піщаних дюн узбережжя Азовського моря є певні відміни вегетативного розмноження осоки колхідської (*Carex colchica*): збільшення щільності пагонів, прискорення темпів їх відмирання та наростання, підвищення ролі молодих стадій, тобто омолодження популяцій (Noble et al., 1979).

На активних морських кліфах Чорноморського узбережжя, що характеризуються процесами абразії, обвалів, ерозії, сильним прямим і посереднім впливом моря, формуються типові угруповання асоціації *Puccinellio-Limonietum*, а у відмерлих кліфах, де спостерігаються карстові процеси, напливи, площинний змив під слабким опосередкованим впливом моря, відбуваються певні флористичні відмінності у складі асоціації *Puccinellio-Limonietum*, яка представлена варіантами *haliminietosum*. На морських терасах в умовах ерозії, зсувів, карстів, дефляції, де вплив моря практично відсутній, розвиваються угруповання асоціації *Puccinellio-Limonietum* var. *asparagetosum* (Корженевский, Ключин, 2000).

За останні роки для оцінювання процесів рельєфоутворення частіше застосовують методику фонового контролю. Її суть полягає у виборі таких контрольних ділянок, в яких не простежується вплив рельєфотворного фактора, відносно якого оцінюють ті чи інші зміни, що характеризуються зміною відповідних рослинних угруповань, або на основі кількісного аналізу флори.

У динамічній геоморфології здебільшого використовують ліхеноіндикацію, зокрема ліхенометрію, основою якої є такі властивості лишайників, як

3.3. Індикація динаміки та стійкості екосистем

повільний ріст талому і велика тривалість життя. Огляд цих робіт доволі детально провів А.А. Галанін (2002).

Дослідженнями встановлено, що середня швидкість росту талому коливається від 0,6 (*Rinodina oreina*) до 40,0 мм/рік (*Ramalina reticulata*), але такий ріст не є лінійним, а експоненційно сповільненим і описується поліноміальними рівняннями. Деякі види лишайників живуть від кількох до 10 тис. років, що відповідає голоценовій епосі.

Метод ліхенометричного датування запропонував Р.Є. Бешел (Beschel, 1957), який з використанням *Rhizocarpon geographicum* дав часову оцінку формування осциляційних морен в Альпах. Нині методику ліхенометрії застосовують для оцінювання широкого діапазону характеристики динамічної геоморфології: віку та динаміки різних типів морфоструктур, нівально-гляціальних, кріогенних процесів, датування появи скульптур, археологічних пам'яток тощо, особливо у таких екстремальних умовах, у яких інші рослині організми існувати не можуть. За останні десятиліття цю методику застосовують для оцінювання кліматичних змін (Russ et al., 2000).

У ліхенометрії важливим є вибір індикаторних видів, які мусять мати такі властивості: округлу форму слані, бути значно поширені, легко визначатись у природних умовах, мати довгу тривалість життя. Для датування процесів рельєфоутворення застосовують епілітні види накипних, рідше коркових лишайників із родів *Rhizocarpon*, *Lecanora*, *Aspicilia*, *Alectoria*, *Xanthoria*, *Umbilicaria*, *Lecidea* та інші, які найдовше живуть (Worsley, 1981; Innes, 1985; Никонов, Шебалина, 1986). На сьогодні детально вивчено характер і швидкість наростання таломів різних видів, тому ці властивості слід враховувати. Зі старінням мікропопуляції її структура стає все різноманітнішою: трапляються як дрібні особини, так і значні за розміром. З часом талом втрачає цілісну будову: в центрі відмирає, а по периферії наростає, формуючи щось на зразок «відьминоного кільця», величина якого стабілізується через появу молодих особин, що заселяють вільний простір. Тому інтервал ліхенометричного датування знаходиться у межах початку колонізації лишайником субстрату та стадією стабілізації мікропопуляції (Галанін, Глушкова, 2003). Для встановлення віку проводять різні виміри і застосовують відповідні розрахунки індексів: найбільшого діаметра (хоча це може бути викликано різними причинами), оцінки модальних і медіанних показників, середнього значення декількох найбільших таломів або ж отримують такі показники на основі випадково вибраної статистично достовірної вибірки. Одночасне використання кількох методів дає можливість контролювати правильність зроблених розрахунків.

Крім оцінок виміру застосовують метод оцінки частотних діаграм, що відображає характер розподілу розміру особин у мікропопуляції епілітних лишайників і залежать від стадії їх формування. Велику увагу приділяють дослідженню швидкості формування талому, у зв'язку з чим використовують методику математичних розрахунків індексів виду чи побудови кривих лінійної регресії, враховуючи, що спочатку радіальний приріст відбувається швидко, у логарифмічній прогресії, пізніше він стабілізується і стає постійним, потім знижується і, нарешті, припиняється взагалі. Якщо перший період є нетривалим, коли талом характеризується мікроскопічною формою, то тривалість другої й третьої фаз змінюється в широких межах і за-

лежить головним чином як від біоморфологічних, фізіологічних, таксономічних особливостей, так і зовнішніх факторів навколишнього середовища (Innes, 1985), хоч остання фаза є значно тривалішою і для видів роду *Rhizocarpon* становить від 3000 до 9500 років.

Ліхенометричні методи застосовують передусім для визначення заселення лишайниками кам'янистих субстратів північних і гірських масивів, особливо поблизу льодовиків, що дає можливість оцінити динаміку руху останніх, а також для палеосейсмічних реконструкцій (Мартин, 1971; Никонов, Шабанина, 1986). Детальні, скрупульозні дослідження і математична обробка даних дала змогу В. Буллу (Bull, 1998) обчислити частоту і виявити координати палеоепіцентру та приблизну магнітуду землетрусів у Новій Зеландії. Дж. Іннес (Innes, 1985) з використанням ліхенометричного датування оцінив період формування щербенисто-глибових конусів і потоків у горах Шотландії і довів, що активізація цих процесів пов'язана з наростанням нівальності та вологості клімату близько 500 років тому.

На основі цього методу оцінено інтенсивність денудаційних процесів, що відбуваються на схилах, розраховано індекси, які відображають різний ступінь стійкості скельних морфоструктур залежно від їх петрографічного складу й характеру будови. Дано кількісну оцінку швидкості різних процесів, що впливають на зміну ландшафту, зокрема, формування ґрунтів на оголених кам'янистих схилах внаслідок вирубки лісової рослинності та пожеж (Галанин, 2002).

Отже, ліхенометричні дослідження в сфері ландшафтознавства, динамічної геоморфології є доволі перспективним напрямом.

3.3.4. Поняття про стійкість екосистем

Однією з найактуальніших у сучасній екології є проблема стійкості екосистем, яка нерозривно пов'язана з їх динамікою, оскільки розвиток і рух оцінюють відносно певного стану. Історію дослідження проблем стійкості можна розділити на кілька етапів.

До 20—40-х років ХХ ст. проблему стійкості екосистем розглядали з позицій концепцій клімаксу та сукцесій, розроблених американським екологом Ф. Клеменсом. За точку відліку приймали такий гіпотетичний кінцевий стан, до якого прямував розвиток будь-якої системи за певних кліматичних умов, обумовлених зональними факторами. Згідно із вченням Ф. Клеменса, розробленого на основі динаміки рослинного покриву, вся різноманітність типів рослинних угруповань у своєму розвитку спрямована до кінцевого клімаксового стану, характерного для певної зони. Вихід із клімаксового стану можливий у разі зміни клімату, тобто зумовлений історичними процесами. Такий стан вважали найстійкішим. Як водні, болотні, так і наскельні екосистеми у процесі розвитку накопичують ґрунт і, таким чином, спрямовані на формування клімаксових угруповань, хоча для цього в окремих випадках потрібні тисячі й десятки тисяч років. Тобто припускали, що екосистеми розвиваються конвергентним шляхом і цей розвиток прямує до одного стійкого стану, який врешті-решт зумовлений дією глобального чинника — клімату.

Незважаючи на те що багато положень сукцесійно-клімаксової теорії було переглянуто, саме вона дала потужний поштовх подальшому вивченню проблем стійкості екосистем.

Найбільша критика цієї теорії полягала в тому, що реально навіть у місцях, де відсутня людина, тобто в абсолютно заповідних умовах, ми спостерігаємо зовсім іншу картину — значну різноманітність екосистем. Замість концепції моноклімаксу А. Тенслі (Tansley, 1935) запропонував концепцію поліклімаксу, згідно з якою розвиток угруповань у різних екологічних умовах визначається дією різних лімітувальних факторів, але був спрямований до стійкого клімаксового стану.

Подальші уявлення полягали у відході від доктрини стійкого фіксованого клімаксового стану і замінювались уявленнями про існування клімакс-континууму (Уиттекер, 1980). Суть такого підходу полягала в тому, що кількість клімаксових станів може бути безмежною і між ними існують переходи. Клімаксовий стан розглядали не як конкретну точку, визначену одним кліматичним фактором, або навіть систему точок, визначених різними факторами, а як певну площину, кожна точка в межах якої є клімаксовою. Тобто клімакс завершується не вершиною піраміди, а певним «зрізом».

Логічним розвитком подальшої концепції стійкості є уявлення про те, що стійкість є не абсолютною, а відносною величиною, і це поняття має розглядатись у відносних (часових і просторових) вимірах або відносно дії певного фактора (наприклад, випасання, рекреації, рубки дерев тощо) чи стану екосистем однієї відносно іншої. Тобто замість терміна «стійкий» ми маємо вживати вираз «стійкіший, ніж ...».

Оцінювання показників стійкості включає вибір точки відліку і спосіб виміру масштабу змін певного фактора. У 50—60-х роках ХХ ст. особливу увагу зосереджували на пошуку механізмів, елементів, що обумовлюють стійкість екосистем, яка ґрунтувалась на популяційній концепції (Уатт, 1971; Свирижев, Логофетт, 1978).

Основою популяційної концепції є твердження, що стійкість біоценозу загалом залежить від стійкості його окремих популяцій. Розвиток цих уявлень привів до думки, що рівень стійкості екосистем залежить від їх структурної складності. Одним із догматів екології є те, що біотична різноманітність сприяє стабільності, стійкості (Elton, 1927), і чим складніша структура природного комплексу, тим вища його стійкість (Mac Arthur, 1972) за рахунок заміни одних компонентів іншими. Хоча це положення й підтримують багато біологів, однак його піддають справедливій критиці, оскільки полівидові екосистеми, на відміну від моновидових, відновлюються гірше. Відомо, що полівидові тропічні ліси, деревостани яких складаються з сотні видів дерев, після рубок не відновлюються, а замінюються моновидовими угрупованнями, стійкішими до зовнішніх впливів, рубок.

У зв'язку з цим необхідно розглянути суть стійкості, яку трактують неоднозначно і розглядають у різних формах, проявах, що оцінюються за різними ознаками: 1) мінливості, що характеризують відміни стану екосистеми за різними ознаками; 2) сфери простору цих станів, їх величини; 3) інтервалів часу, в межах яких оцінюється стійкість; 4) зовнішніх факторів, відносно яких визначається стійкість.

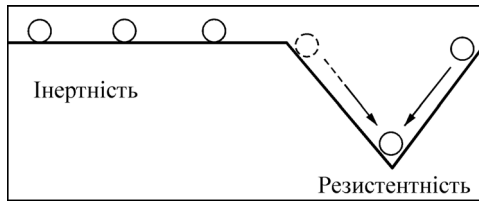


Рис. 3.44. Схема інертності й резистентності

Відповідно до співвідношення названих показників, М.Д. Гродзинський (1983) виділив три форми стійкості, які фактично можна звести до двох — інертність, резистентність (Krebs, 1978) (рис. 3.44):

- *інертність* — здатність екосистеми (E) під час дії фактора (F) протягом часу (Δt_1) не виходити за межі стійкого стану (Z_1)

$$\frac{EF}{\Delta t_1} \rightarrow Z_1;$$

- *резистентність* — здатність екосистеми (E) під час дії фактора (F) протягом часу (Δt_2) повертатись до стійкого стану (Z_2)

$$\frac{EF}{\Delta t_2} \rightarrow Z_2.$$

Стійкість можна розглядати, з одного боку, як здатність системи протидіяти впливу зовнішніх факторів, зберігати свою сутність і якісні характеристики, бути інертною (Z_1), а з іншого — відновлювати свої властивості, тобто бути резистентною (Z_2). Тому інертна і резистентна стійкість — це зовсім різні властивості екосистеми. Чим більший опір екосистеми впливові зовнішніх факторів, тим важче її порушити, але якщо вона порушиться, тоді ще важче повернути її у вихідний стан, тобто чим вища інертна стійкість, тим нижча резистентна стійкість екосистеми.

Оцінюючи різні складові біосфери (рис. 3.45), ми можемо констатувати, що такі компоненти, як повітря (атмосфера) чи вода (гідросфера), характеризуються високою резистентністю, але низькою інертністю. Вони швидко змінюються, проте легко повертаються у вихідний стан. Навпаки, літо- і педосфера характеризуються високою інертністю, здатністю зберігати свої властивості під дією зовнішніх факторів, але під час їх руйнування не відновлюються.

Біотична складова загалом займає проміжне місце між названими компонентами. Проте залежно від типу угруповань в їх структурах переважають ті чи інші властивості, які використовують для біоіндикації відповідних станів.

Чим більше рослинні угруповання пов'язані з лімітувальною дією літогенних порід (виходами гранітів, крейди, піску, торфу), тим вони інертніші і під дією зовнішніх факторів (F_0) здатні

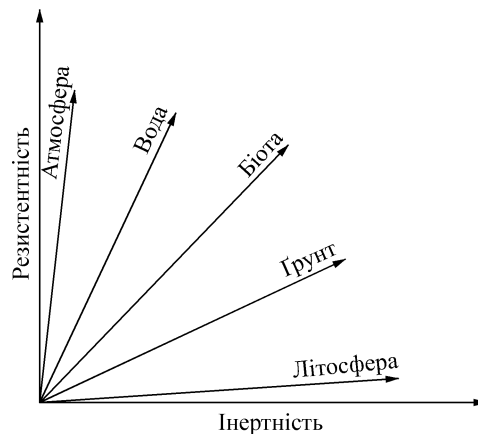


Рис. 3.45. Схема стійкості різних компонентів екосистем

зберігати структуру (наскельні угруповання, оліготрофні болота), а під час руйнування багато з них не здатні до відновлення. Види, які заселяють екстремальні екотопи, за стратегією Дж. Грайма, належать до стрес-толерантів (*S*).

Угруповання, що лімітуються гідрогенними умовами або формуються під впливом інших змінних зовнішніх чинників, як правило, характеризуються низькою інертністю, але високою резистентністю. Постійна динаміка — це звичайний для них стан і під час зміни фактора F_i вони легко повертаються у вихідний стан F_0 (водні екосистеми, евтрофні болота, рудеральні угруповання і т. д.). Такі угруповання сформовані видами — експлорантами (*K*-стратегія).

Проблема оцінки стійкості екосистем досить складна і на сьогодні недостатньо розроблена. М.Д. Гродзинський (1983) запропонував використовувати поняття «відмова екосистем» — подія, що виводить екосистему із заданої сфери стану Z_0 , і виділяв такі види відмов, як галоморфізація (перевищення вмісту солей), гідроморфізація (підвищення рівня чи насиченості водою), дегуміфікація (змив гумусу) тощо. Проте питання полягає в кількісному оцінюванні таких відмов, а методи фітоіндикації тут дають добрі результати.

За останні десятиліття до оцінки стійкості екосистем намагаються підійти з позицій термодинаміки — оцінювання балансу речовин у біогеохімічному колообігу. Чим більше порушений цей баланс, чим швидше відбувається колообіг, тим система менш стійка. Для оцінки балансу (Z) застосовують співвідношення між щорічним приростом, або продуктивністю (R), та загальною біомасою екосистеми (B):

$$Z = \frac{R}{B}.$$

Одним з індикаторів оцінки проходження біогеохімічних процесів у екосистемах може бути показник швидкості розкладання підстилки чи опаду. Ми розрахували коефіцієнт рециркуляції, який обернено пропорційний часу розкладання підстилки ($\tau = 1/t$). Найнижчим показником розкладання підстилки, а отже, на наш погляд, найвищою стійкістю характеризуються оліготрофні болота (0,08), значно вищий він для соснових (0,14) та листяних лісів (0,5), евтрофних боліт — 0,4. У трав'янистих типах екосистем, вторинного типу лук і степів він становить відповідно 1,0 та 1,2, а найвищий (2,0) — у агросистемах (Дідух, 2007). Отже, стійкість агросистем у 2 рази нижча, ніж трав'янистих природних систем, у 15 — ніж у лісів і в 25 разів — ніж в оліготрофних боліт.

Ми з'ясували (Дідух, Плюта, 1994), що специфіка індикаторних ознак, елементів, відношень доволі чутливо реагує на стан екосистем, їх розвиток, ступінь порушення тощо.

Проведені численні обробки даних показали, що найточнішими індикаторами стану екосистеми є кількісні співвідношення між різними показниками, а не абсолютні їх дані. Для індикації динаміки і стійкості екосистем пропонують використовувати метод рангового розподілу таксонів, що з 70-х років ХХ ст. набув широкої популярності (Шмідт, 1960; Розенберг, 1980).

Суть методу полягає у встановленні співвідношень між певними таксономічними групами, екобіоморфами чи групами певної стратегії (за кількі-

Т А Б Л И Ц Я 3.5. Співвідношення флористичних характеристик залежно від ступеня трансформації та екології рослинних угруповань Українського Полісся

Співвідношення між видами у родинях і групах екобіоморф	Стадія розвитку							
	Різнотравно-піонерна			Злакова		Субклімаксова		
	Населені пункти	Городи	Поля	Луки	Болота	Дубові ліси	Сосново-дубові ліси	Соснові ліси
<u>Asteraceae + Brassicaceae</u>	15,9	6,3	6,8	5,1	2,5	0,5	1,0	1,1
Rosaceae								
<u>Фанерофіти + хамефіти</u>	0,3	0,1	0,2	1,2	1,0	8,0	10,3	9,0
терофіти								

стю видів у групі або місцем, яке займає ця група) для модельних (найстійкіших) екосистем і оцінюванні віддаленості цього показника для конкретних типів екосистем. Ступінь такої віддаленості характеризує близькість до стійкого стану екосистем.

З метою оцінки ступеня порушення лісових екосистем ми використали показники відношень між кількістю видів у родинях, характерних для стійких, сформованих угруповань та порушених і піонерних угруповань.

Ми показали (Дідух, Плюта, 1994), що доволі чутливим індикатором є співвідношення між кількістю видів у родинях Asteraceae + Brassicaceae до Rosaceae (табл. 3.5). Вибір таких родин не випадковий, а мотивований тим, що родина складнощвіти (Asteraceae) є найчисельнішою в будь-якій регіональній флорі України, особливо в порушених ценозах, серед яких найбільше адвентивних видів. Аналогічною є родина капусти (Brassicaceae) — одна з провідних у регіональних спектрах флор, що характеризується великою кількістю однорічників, які заселяють порушені екотопи і за високої конкуренції зникають. Можна назвати лише кілька представників цих родин, які характерні для типових лісів (наприклад, *Lunaria rediviva*, *Aposeris foetida*, види роду *Dentaria* тощо) і не зростають на відкритих місцях.

Натомість, зовсім іншою є родина розових (Rosaceae). Хоча чимало видів цієї родини заселяють піонерні екотопи (види родів *Rubus*, *Rosa*, *Crataegus*), однак серед них практично немає однорічників (за винятком кількох видів перстача (*Potentilla*)), а більшість — дерева, кущі, багаторічні трави, що характеризуються відносно високою консервативністю до змін умов середовища. За кількістю видів родина Rosaceae займає провідне місце в лісах. Разом з тим лісові екосистеми відзначаються високим ступенем ценотичної конкуренції, потужним фітогенним полем, ізольованістю від навколишніх зональних екосистем.

Аналіз отриманих пропорцій Asteraceae + Brassicaceae до Rosaceae дає такі показники: ліси Полісся — 0,5—1,5; грабові ліси Східної Європи — 1,0—1,5; соснові, дубові, букові ліси Гірського Криму — 0,9—1,5; ялівцеві та фісташкові рідколісся Гірського Криму — 4,0—4,8; степи, луки, болота — 1,2—5,6; піонерні угруповання зони ЧАЕС — 5,0—20,0; гриви, гряди Причорномор'я — 8,0—20,0, тобто таке відношення досить чутливо індикуює

ступінь розвитку ценозів у напрямку від піонерного трав'яного до стійкого лісового типу.

Іншою важливою ознакою, яка відображає ступінь розвитку та зміни ценозів у ході сукцесії, є співвідношення між життєвими формами (екобіоморфами) рослин. Відомо, що всі біоморфологічні спектри регіональних флор Голарктики (районів, округів, провінцій), на відміну від тропічних, відрізняються переважанням гемікриптофітів (Шафер, 1956). Аналіз флор ценотичного рівня (ценофлор) підтверджує переважання цього типу біоморф у всіх природних ценозах, хоча є окремі винятки. Зокрема, вторинні однорічні саваноїдні угруповання Криму відрізняються переважанням однорічників — терофітів, що свідчить не лише про їх порушеність, а й про середземноморський характер флори. Ми встановили (Дідух, Плюта, 1994), що індикаторною ознакою розвитку рослинних угруповань від вторинного піонерного до клімаксового типу є відношення біоморф з ознаками лігнозності (фанерофітів, нанохамефітів, хамефітів, які характеризуються тривалим онтогенетичним розвитком, здерев'янілістю частин стовбура, що потовщується і накопичує біомасу протягом багатьох років) до терофітів — однорічників з коротким онтогенетичним розвитком протягом року і розмноженням діаспорами (насінням), що мобільно переносяться на далекі відстані. Навіть у типових степових або болотних угрупованнях, у яких деревна рослинність не формується, співвідношення між біоморфами з ознаками лігнозності й терофітами доволі високе за рахунок кушиків (хамефітів), напівкушиків, якими багаті степові угруповання чи верхові болота.

Як показали підрахунки, якщо на піонерній стадії розвитку угруповань співвідношення лігнозних форм до терофітів прийнято за 1, то на проміжній стадії багаторічних трав'яних злаків воно становило близько 10, а стійкій лісовій — 100.

Ще однією важливою ознакою оцінки стійкості ценозів може бути співвідношення видів за стратегією їх поведінки. За Дж. Граймом (Grime, 1979), виділяють три основні типи стратегії поведінки видів: *R*-стрес-толеранти, що заселяють екстремальні екотопи, *S*-патієнти, конкурентні види ценозів; *K*-експлеренти, піонери, що не витримують конкуренції, хоча поведінку більшості видів визначає проміжний тип стратегії. У процесі розвитку від піонерних до клімаксових угруповань стратегія змінюється в напрямку від *K* до *R* та *S*, і співвідношення між ними чітко відображає зміни структури ценозу. В піонерних угрупованнях співвідношення *S*-патієнтів до *K*-експлерентів коливається у межах 0,4—0,7, а в типових лісових ценозах — 1,5—1,7 (табл. 3.6), тобто у 3—4 рази нижче.

Як показав Я. Фалінський (Faliński, 1998), індикаторною ознакою стану (стабільності) екосистеми є співвідношення статей у популяціях одноставевих рослин. Зокрема, на перших піонерних стадіях переважають чоловічі особини ялівцю звичайного (*Juniperus communis*), через 12—16 років співвідношення статей стабілізується (1 : 1), а пізніше угруповання мають більше жіночих особин. Аналогічну ситуацію ми спостерігали у популяціях я. колючого (*J. oxycedris*) в Криму та Ізраїлі. Отже, статеве співвідношення популяцій ялівцю відображає місце угруповань у сукцесійному ряду.

Р о з д і л 3. Індикація змін екосистем у просторі й часі

Т А Б Л И Ц Я 3.6. Співвідношення показників різних типів стратегії видів флори залежно від ступеня порушення фітоценозів

Співвідношення між типами стратегії	Стадія розвитку							
	Різнотравно-піонерна			Злакова		Субклімаксова		
	Урбасистеми	Городи	Поля	Луки	Болота	Дубові ліси	Сосново-дубові ліси	Соснові ліси
Патієнти Експлеренти	0,4	0,6	0,7	0,9	1,4	1,7	1,7	1,5

Т А Б Л И Ц Я 3.7. Шкала оцінки показників

Вид діяльності	Сила впливу (гемеробність)	А-			Оліго-		
	Бал	1	2	3	4	5	6
Витоптування	Слабке Сильне Повне				+	+	+
Збір організмів	Спонтанний Періодичний Масовий					+	+
Випасання	Спонтанне Періодичне Постійне					+	+
Вирубання	Вибіркове Періодичне Суцільне					+	+
Викошування	Спонтанне Періодичне					+	+
Випалювання	Регулярне Поверхнєве Помірне Суцільне					+	+
Насадження	Місцевих видів Інтродуцентів I типу Інтродуцентів II типу						
Меліорація	Слабка Середня Сильна						
Оранка	Спонтанна Періодична Регулярна						
Гірничі роботи	Відвали Кар'єри осадових порід Кар'єри кристалічних порід						
Біоциди	Спонтанне використання Проти одного виду бур'янів Широкого спектра дії						
Забудівля	Тимчасові інженерні споруди Допоміжні інженерні споруди Постійні будівлі						

3.3. Індикація динаміки та стійкості екосистем

Для оцінювання ступеня порушеності екосистем, тобто їх місця відносно клімаксових, можна використати показники гемеробії.

Поняття гемеробії (від грец. *εμερος* — приручений, культивований; *βίος* — життя) ввів Й. Ялас (Jalas, 1955) як здатність рослин зростати та поширюватись у перетворених людиною екосистемах. Пізніше Г. Сукопп та спів-авт. (Susopp, 1972; Blume, Susopp, 1976) розробили шкалу гемеробності й класифікацію екосистем, яка включала шість ступенів: агемеробні — природні екосистеми, зовсім не змінені людиною (важкодоступні скелі, болота); олігогемеробні — природні екосистеми, мало змінені людиною (корінні ліси); мезогемеробні — напівприродні екосистеми (ліси, що зазнали рубок,

гемеробії екосистем Словечансько-Овруцького кряжа

Мезо-			Еу-			Полі-			Мета-		
7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
+	+	+	+	+	+	+	+	+			
+	+	+	+	+							
+	+	+	+	+							
+	+	+	+	+							
+	+	+	+	+							
+	+	+	+	+	+	+					
+	+	+	+	+	+	+	+				
+	+	+	+	+	+	+	+	+			
		+	+	+	+	+	+	+	+		
			+	+	+	+	+	+	+	+	
										+	+
										+	+
											+

добре збережені степові й лучні угруповання); еугемеробні — трансформовані вторинні рудеральні, сегетальні екосистеми, штучні насадження дерев; полігемеробні — антропозовані екосистеми (технотопи); метагемеробні — знищені біоцидами, повністю забудовані або отруєні екосистеми (Бурда, Дідух, 2003). Таку класифікацію з часом було використано в різних країнах (Hill et al., 2007) з відповідними модифікаціями щодо цілей та об'єкта досліджень.

З метою кількісної оцінки показників гемеробії ми розробили 18-бальну шкалу показників гемеробії на прикладі загроз екосистемам Словечансько-Овруцького кряжа (Дідух, Хом'як, 2007) (табл. 3.7). Для обчислення гемеробії ми використали формулу кількісної оцінки гемеробії (He) за середнім значенням бальних показників кожного з 12 видів загроз.

$$He = \sum kf / n ,$$

де k — середнє значення гемеробності (у балах) кожного виду (f) діяльності $(I_{\max} + I_{\min})/2$, коли I — бальне значення гемеробності, відповідно, \max та \min ; n — кількість загроз; $f_{\max} = 12$.

Польські вчені Б. Яцковіак (Jaskowiak, 1990) та Й. Хміль (Chmiel, 1993) по-іншому підійшли до оцінки гемеробії видів та екосистем (He), обчисливши цей показник за формулою

$$He = \frac{n_1 h_a + n_2 h_o + n_3 h_m + n_4 h_e + n_5 h_p + n_6 h_t}{N} ,$$

де h_a — коефіцієнт агемеробії = 0; h_o — олігогемеробії = 20; h_m — мезогемеробії = 40; h_e — еугемеробії = 60; h_p — полігемеробії = 80; h_t — метагемеробії = 100; n_{1-6} — кількість видів (або екосистем) певного класу; N — кількість усіх видів (чи типів екосистем).

Отриманий показник може мати значення від 0 до 100. Залежно від його наближення до показника певного класу і встановлюють цей клас.

Наступний етап полягає у визначенні гемеробії (He) за формулою $He = Wh_a - Wh_b$, де Wh_a — показник гемерофілії видів (h_a, h_o, h_m), що ростуть у малопорушених місцях; Wh_b — показник гемерофобії видів (h_e, h_p, h_t), які ростуть у порушених місцях.

$$Wh_a = \frac{n_1 h_a + n_2 h_o + n_3 h_m}{n_1 h_a + n_2 h_o + n_3 h_m + n_4 h_e + n_5 h_p + n_6 h_t} \cdot 100 \frac{\sum n_{1-3}}{2} ,$$

$$Wh_b = \frac{n_4 h_e + n_5 h_p + n_6 h_t}{n_1 h_a + n_2 h_o + n_3 h_m + n_4 h_e + n_5 h_p + n_6 h_t} \cdot 100 \frac{\sum n_{4-6}}{2} .$$

Цей показник коливається від 0 до 100 %. Однак можна застосувати й іншу формулу

$$He = \frac{n_1 h_a + n_2 h_o + n_3 h_m}{n_4 h_e + n_5 h_p + n_6 h_t} ,$$

де He — коефіцієнт, що може коливатись від 0 до 1 або до ∞ , і залежить від кількості видів у ценозі.

3.3. Індикація динаміки та стійкості екосистем

На основі таких підходів можна розрахувати не лише ступінь гемеробії певного типу екосистем, а й залежно від того, в яких ценозах трапляється вид, дати йому кількісну бальну оцінку. Однак це робота майбутнього і саме такий підхід дасть можливість підійти до кількісної оцінки стійкості біотопів.

У зарубіжній літературі (Jorgensen et al., 2005) існує поняття «здоров'я» екосистеми. Для його оцінки аналогічно до діагностування хвороби людини використовують індекс *EHI* (Ecosystem Health Index), шкала якого змінюється від 0 (показник найгіршого стану екосистеми) до 100 (найкращий стан екосистеми). Для того щоб описати детальніше стан «здоров'я» екосистеми шкалу розбито на п'ять рангів: 0–20 %, 21–40, 41–60, 61–80, 81–100 %, які відповідають станам: «дуже поганий», «поганий», «середній», «добрий» та «дуже добрий» відповідно. Індекс визначають рівнянням

$$EHI = \sum_{i=1}^n \omega_i \cdot EHI_i,$$

де *EHI* — синтетичний індекс стану екосистеми; *EHI_i* — *i*-й індекс стану екосистеми для *i*-го індикатора, вибраний для конкретного дослідження; ω_i — фактор «зважування» (значущості) для *i*-го індикатора.

Отже, на сьогодні розроблено методичні підходи, методику оцінювання стійкості біотопів, «здоров'я» екосистем, які потребують подальшого удосконалення для застосування на практиці.

3.3.5. Синфітоіндикаційна оцінка стійкості екосистем

Рослинний покрив чутливо реагує на зміну тих зовнішніх факторів, які впливають на стійкість екосистем. З урахуванням цього для оцінки стійкості екосистем пропонуємо застосувати метод синфітоіндикації (Дідух, Плюта, 1994; Дідух та ін., 1998).

Це передбачає низку операцій:

1. Вибір екосистем і факторів, відносно яких визначається стійкість. Кожен тип екосистем має характеризуватись геоботанічними описами не менше, як у 10-ти повторностях.

2. Типізація екосистем за зміною природного чинника або виділення серійних угруповань, які відображають вплив антропогенних факторів. Для цього використовують геоботанічні описи, зведені у таблицю, і за результатами порівняння флористичного складу встановлюють діагностичні блоки, виділяють типи екосистем. Ця операція аналогічна до побудови класифікації рослинності Браун-Бланке.

3. Моделювання еталонної (найстійкішої) екосистеми, з якою порівнюватимуть інші. Основою цієї операції є твердження про те, що в певних екологічних умовах найстійкішими будуть ценопопуляції з найвищими чисельністю і траплянням. Чим рідше трапляється вид, тим вища ймовірність його зникнення з цієї екосистеми. У разі елімінації найтиповіших видів (домінантів, едификаторів тощо), система настільки втрачає свою специфіку, що може належати до іншого типу або бути серійним угрупованням. Такі зміни характеризують «екологічний стрес» екосистеми. Це ключовий момент такого підходу. Для його реалізації слід повернутись до зведеної

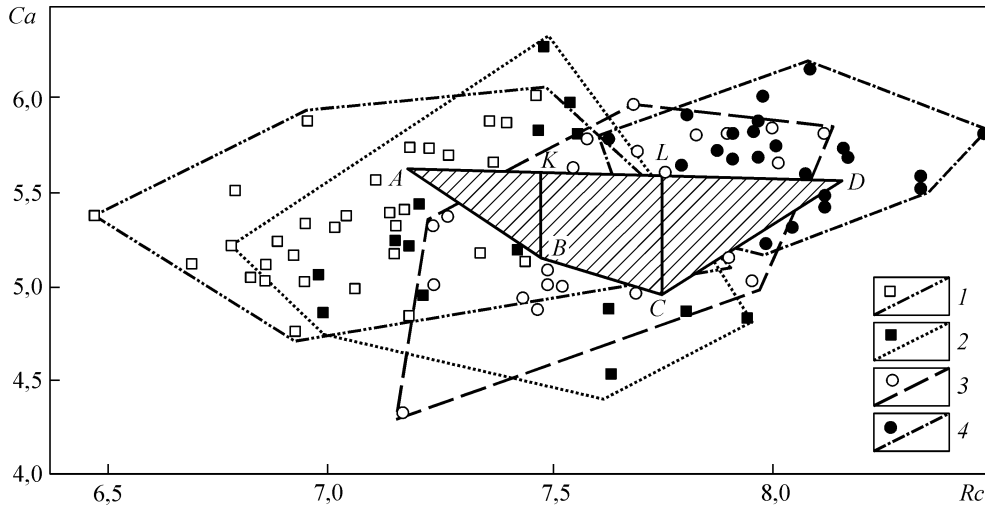


Рис. 3.46. Залежність показників кислотності ґрунту (Rc) від вмісту карбонатів (Ca) для різних типів лісових угруповань зеленої зони Києва:

1 — соснові ліси (*Pineta sylvestris*); 2 — дубово-соснові (*Querceto-Pineta*); 3 — сосново-дубові (*Pine-to-Querceta*); 4 — дубові ліси (*Querceta roburis*). Заштриховано зону максимальної стійкості лісових угруповань

таблиці та обрати види зі ступенем трапляння 3—5 (тобто вище 60 %). На основі списку таких видів моделюють еталонне угруповання. Воно не обов'язково відповідає клімаксовому стану, а умовно відображає ту позицію, відносно якої ведуть порівняння.

4. Розрахунок показників різних екологічних факторів для еталонних і реальних угруповань за методикою фітоіндикації і побудова ординаційних матриць. На матрицях певними символами позначають різні типи екосистем або ступені (серії) деградації і виділяють їх екологічні ареали. Ці матриці використовують для подальшого аналізу (Дідух та ін., 1998).

Таку методику було апробовано у процесі дослідження лісів зеленої зони Києва та відвалів вапняку Товтровоного кряжа. На основі розрахунків виділено еталонні угруповання, позначені на матриці. За їх показниками отримано геометричну фігуру, екологічні показники всередині якої характеризують стан найстійкіших екосистем відносно зміни вибраних факторів.

Для аналізу відібрано різні типи лісів: соснові (A2—4), сосново-грабово-дубові (C2—4), дубово-соснові (B2—4), грабово-дубові (D2—4). Найстійкіші угруповання за показниками вологості ґрунту (Hd) лежать в межах 11—12 балів, кислотності (Rc) — 7,2—8,2, вмісту солей (Sl) — 6,1—6,25, мінеральних форм азоту (Nt) — 5,0—6,5 бала, тобто характеризують найоптимальніші умови. Менш стійкі угруповання — це природні лісові ценози, які зберегли свою структуру і лежать поза межами цієї геометричної фігури. Як видно з рис. 3.46, амплітуди граничних за родючістю ґрунтів екосистеми (A і D) не перекриваються, тоді як проміжні — B і C — різною мірою перекривають A і D за всіма екологічними факторами.

3.3. Індикація динаміки та стійкості екосистем

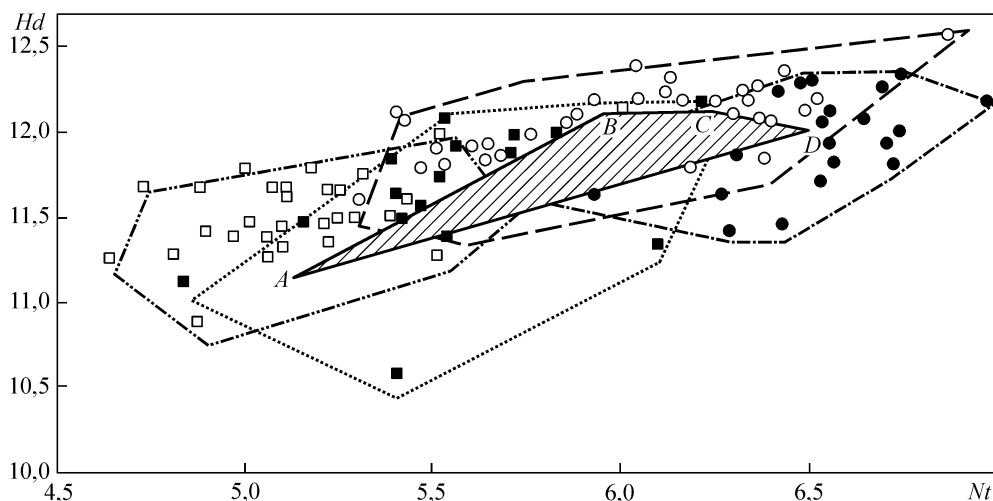


Рис. 3.47. Залежність показників вологості ґрунту (Hd) від вмісту мінеральних форм азоту (Nt) для різних типів лісових угруповань зеленої зони Києва.
Умовні позначення див. на рис. 3.46

Наступний етап аналізу полягає в оцінюванні стійкості угруповань відносно еталонних. Теоретично можна було б припустити, що цей показник пропорційний відстані до обраних еталонів. Наприклад, визначивши як еталонні точки A і D ординаційної матриці кислотності ґрунту (Rc) і вмісту карбонатів (Ca) (рис. 3.46), бачимо, що точка B лежить на відстані 2,5 умовних одиниць (ум. од.) від A і 5 ум. од. від D , і, навпаки, C знаходиться на відстані 4,3 ум. од. від A і 3,3 ум. од. від D . Отже, екосистеми типу B мають нижчий показник стійкості відносно типу A , ніж екосистеми типу C , однак C має нижчий, ніж B , показник стійкості відносно D . Якщо йдеться про оцінку певного фактора, то слід користуватись такими проєкціями: для Rc — AK і LD , для Ca — KB та LC , і відображати відстані відповідно до масштабу бальної шкали. Аналогічні результати отримано під час аналізу ординаційної матриці вологості ґрунту (Hd) і вмісту в ньому мінеральних форм азоту (Nt) (рис. 3.47).

Однак, як показали наші польові дослідження і розрахунки, у таку схему слід внести деякі корективи, зумовлені різною амплітудою зон адаптації, або екологічної толерантності екосистем. Проілюструємо це результатами досліджень демутації рослинного покриву на карбонатних відвалах Товтрового кряжа. У процесі досліджень виділено чотири демутаційні ряди (лісовий, степовий, лучний і петрофітний) та п'ять стадій, або зон адаптації: 1 — *піонерна* — з'являються перші «поселенці», представлені одним-двома видами; 2 — *агломеративна* — кількість видів збільшується, але вони не утворюють зімкнутих ценозів; 3 — *вторинні угруповання* — досить зімкнуті, проте з порушеною структурою і включенням алохтонних елементів; 4 — *природні угруповання* — автохтонні, типові для певної екосистеми види, з участю алохтонних, що порушують ценотичну структуру; 5 — *типові угруповання* — близькі до первинних, клімаксових, складені автохтонними видами.

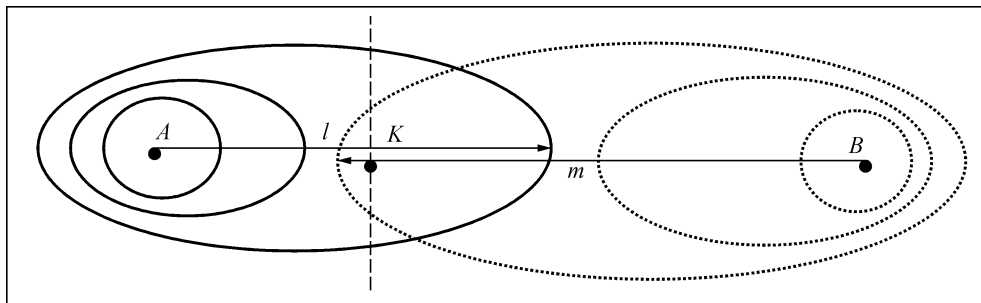


Рис. 3.48. Оцінка стійкості екосистеми K відносно екосистем A (l) та B (m)

У разі рівномірної дії антропогенних чинників ці зони можна розглядати як рівномірно розміщені відносно еталонної екосистеми. Однак реально, залежно від дії інших лімітувальних факторів або впливу екосистем іншого типу, ці зони мають різну «величину». Коли екосистема знаходиться на межі екстремальних умов або ж аналізують обмежену вибірку, то такі зони можуть зміщуватись у певному напрямку.

Під час досліджень на відвалах Товтрового кряжа встановлено, що насамперед перші стадії серійних угруповань, сформовані в ході сингенезу за відсутності видової конкуренції, мають доволі різноманітний набір видів — сільвантів, пратантів, степантів, петрофантів, тобто їх амплітуди перекриваються, і хід подальшої сукцесії залежить від багатьох факторів, навіть від того, які види заселяються першими. Тому постало питання оцінювання стійкості різних типів екосистем і прогнозування ходу їх розвитку, тобто сукцесій. Для цього на основі фітоіндикаційних розрахунків і побудови ординаційних полів ми встановлювали зони екологічної адаптації екосистем A (l) і B (m), які перекриваються (рис. 3.48). Вірогідність відновлення екосистеми типу K відносно A визначають як $\frac{KA}{l} \cdot 100$ і відносно B —

як $\frac{KB}{m} \cdot 100$.

Порівняння отриманих показників дає можливість охарактеризувати стійкість екосистем і ймовірність ходу сукцесії. Розглянемо це на реальному конкретному прикладі ординаційної матриці вологості (Hd) і вмісту мінеральних форм азоту (Nt) екосистем Товтрового кряжа (рис. 3.49).

Виділяємо чотири модельні типи екосистем: лісову (неморальні грабово-дубові ліси), степову (схили з кострицею), лучну (суходільні луки) і петрофітну.

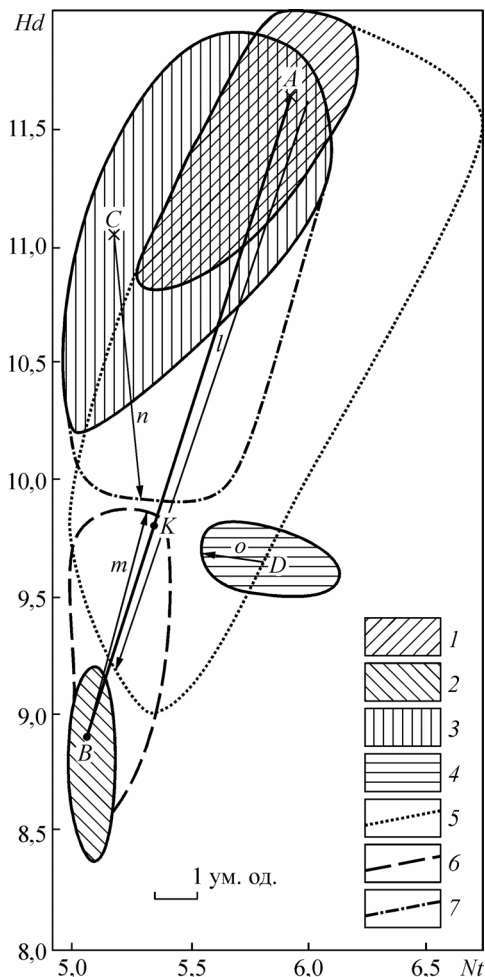
Першу, піонерну, стадію з аналізу фактично виключаємо, оскільки вона представлена одним-двома видами, які неможливо віднести до того чи іншого типу ценозів. Якщо спостерігали спільне зростання сільвантів, степантів і пратантів, то екотопи відносили до екотонної зони, від якої можуть формуватись різні демураційні ряди. Залежно від збільшення кількості та проективного покриття видів певної ценотичної групи виділяють зони адаптації. Спробуємо оцінити положення екосистеми K відносно типових екосистем — A (лісової), B (степової), C (лучної), D (петрофітної). Екосистема

3.3. Індикація динаміки та стійкості екосистем

Рис. 3.49. Розподіл угруповань різних типів рослинності Товтрового кряжа та окремих екосистем залежно від зміни вологості (Hd) та вмісту мінеральних форм азоту в ґрунті (Nt)

Зони адаптації стійких стадій (4–5): 1 – лісового (A); 2 – степового (B); 3 – лучного (C); 4 – петрофітного (D) типів; *сукцесійних стадій* (2–3): 5 – лісового (A); 6 – степового (B); 7 – лучного (C) типів; K – положення гіпотетичної екосистеми відносно інших типів; l–o – масштаб зони адаптації (в умовних одиницях) відповідних екосистем відносно їх оптимальних показників (A, B, C, D)

K знаходиться в координатах показників Hd і Nt на відстані 12,0 ум. од. від еталонних угруповань лісів (A), 6,0 – степів (B) і лук (C) та 2,5 ум. од. – від петрофітних угруповань (D) (рис. 3.49). При цьому зони адаптації, в яких відновлюються відповідні елементи, становлять: для лісів (l) – 15 ум. од., степів (m) та лук (n) – 7 ум. од., петрофітних угруповань (o) – 1,5 ум. од. Слід зазначити, що хоча екосистема K знаходиться ближче до петрофітних угруповань (D), вони не зможуть тут формуватись, тому що, по-перше, зона їх адаптації не охоплює екосистему K, по-друге, розвиток у «горизонтальному», як і «вертикальному», напрямках (тобто зміна лише одного фактора без зміни іншого) неможлива, оскільки між зміною Hd та Nt



існує пряmlinійна залежність. Отже, у цих умовах не може сформуватись ні лучна, ні петрофітна екосистема. Тут можливе формування лісів або степів, про що свідчить наявність видового набору сільвантів й степантів і відсутність пратантів та петрофантів. У якому ж напрямку буде розвиватись сукцесія? Це залежить від того, чи збільшуватимуться показники вологості ґрунту і вмісту мінеральних форм азоту в умовах природного розвитку, чи вони зменшуватимуться в умовах надмірної дії антропогенних факторів. Однак на основі розрахунків за вказаною методикою отримуємо, що стійкість, протидія лісу екосистемі K трохи нижча (80 %), ніж степу (85,7 %). Тобто ймовірність формування лісу буде вищою (1,25), ніж степу (1,06).

Аналогічно встановлюють межу між різними типами екосистем за іншими факторами, що підтвердить, або, навпаки, свідчитиме, що за якимось фактором ліс тут існувати не може, і в такому разі буде реалізована ймовірність формування степу.

Сьогодні існують методи оцінювання кумулятивного ефекту зміни екопростору за математичними залежностями між кореляцією різних факторів, що точніше відображає стійкість екосистем, але така методика потребує подальшого удосконалення.

3.4. СТАЛИЙ РОЗВИТОК І ПРОБЛЕМИ БІОІНДИКАЦІЇ

Наприкінці ХХ ст. на основі наукових досліджень у різних галузях, включаючи результати «Римського клубу», було сформульовано висновок, що темпи і масштаби науково-технічного розвитку цивілізації можуть призвести до її гибелі через руйнування біосфери та її компонентів, тому необхідні пошуки нової моделі розвитку суспільства. М.А. Голубець (2005) трактує цей етап розвитку цивілізації як нову соціогенну еру, коли внаслідок росту соціальної організованості, всесвітньої інтелектуальної діяльності та суспільної праці виникла глобальна надсистема — соціосфера. Основою забезпечення її функціонування є концепція сталого (стійкого) розвитку (sustainable development), суть якої полягає у такому гармонійному розвитку суспільства, яке задовольняє потреби сучасного покоління і не ставить під загрозу здатність забезпечувати свої потреби наступним поколінням. На думку К.С. Лосєва (2001), дестабілізація основ життя на планеті зумовлена не стільки забрудненням біосфери відходами діяльності людини, скільки руйнацією природних екосистем, яку ми маємо оцінити, щоб запобігти цим процесам.

Хоча концепція сталого розвитку відображена в різних світових форумах і наукових виданнях 70—80-х років ХХ ст., але після Конференції ООН в Ріо-де-Жанейро (1992) її було офіційно прийнято за участі керівників і представників 179 країн, тобто вона зайняла панівне положення на світовому рівні. Її ратифікація зобов'язує проведення відповідних розробок для кожної країни.

З нашого погляду, система купівлі-продажу квот на випари CO₂, яка існує сьогодні, не вирішує проблеми їх зменшення, бо не стимулює до пошуку шляхів їх скорочення, а регулювання цих процесів фінансовими потоками не дає необхідного ефекту. Потрібно розширювати такий механізм, щоб кожна країна була зацікавлена і несла відповідальність за зменшення викидів CO₂.

У «Програмі дій. Порядку денному на ХХІ століття», прийнятій в 2002 р. у Йоганнесбурзі, підкреслено необхідність оцінки взаємоінтеграції трьох складових компонентів сталого розвитку — економічного росту, охорони навколишнього середовища та соціального розвитку суспільства. Важливим питанням для реалізації концепції сталого розвитку є розроблення таких базових показників, вибір індикаторів, які б характеризували різні грані цього процесу, бо власне ріст економічних показників (ВВП, ВНП, національного доходу та ін.) не відображає екологічну ситуацію і може її навіть погіршувати (Бобылев, 2001). На сьогодні багато міжнародних організацій, інститутів займаються розробкою показників й індикаторів, що мають складну систему.

Статистичний відділ Секретаріату ООН запропонував систему комплексного еколого-економічного обліку (System for Integrated Environmental and Economic Accounting), яка відбиває як економічний ріст, ступінь соціаль-

3.4. Сталый розвиток і проблеми біоіндикації

ного розвитку, так і охорону навколишнього середовища, рівень використання, збереження і відновлення природних ресурсів («зелений» рахунок). Проведені розрахунки показали значну розбіжність між традиційними економічними показниками та екологічною складовою, що становить до 60—70 % показників ВВП, які ми використовуємо.

Комісія по сталому розвитку ООН запропонувала індикатори «стійкого розвитку», що включають 134 показники, які дають можливість робити відповідні зіставлення по кожній країні залежно від специфіки національної економіки, соціальної та екологічної політики (Indicators ..., 2001).

Статистичне бюро Європейського союзу (Eurostat) запропонувало індикатори та показники для оцінки збитків, заподіяних природі господарською діяльністю людини (TEPI — Towards Environmental Pressure Indicators for the EU), та екологічні рахунки Європейського співтовариства GARP I та GARP II (Green Accounting Research Project), що характеризують забруднення повітря, зміни клімату, використання природних ресурсів, токсичність, втрату біорізноманіття, порушення прибережних зон і переробку відходів. Оцінювання збитків відображається у відсотках ВВП і включає збитки, нанесені екосистемам, функціям природного середовища, здоров'ю людей, урожайності сільськогосподарських культур тощо.

Система екологічних індикаторів — ЕСР (Організації для економічного співробітництва та розвитку), яка в Європі широко визнана, включає понад 50 соціально-економічних індикаторів та індикаторів навколишнього середовища, розроблених за схемою «тиск—стан—реакція». Екологічні показники згруповано за розділами: зміни клімату, озоновий шар, стан повітря, відходи, якість і ресурси прісних вод, лісові ресурси, рибні ресурси, енергетичні ресурси та біорізноманітність.

Система індикаторів «Екологічний слід» (Ecological Footprint) дає змогу розрахувати біоємність — кількість ресурсів, що планета може надати без збитків для себе, і який відсоток забирають у неї люди (екологічний слід).

Йельський і Колумбійський університети (США) запропонували систему з 22 індикаторів для обчислення «Індексу екологічної стійкості» (Environmental Sustainability Index).

Всесвітній фонд дикої природи (WWF) для оцінки стану природних екосистем використовує комплексний індекс «живої планети» (Living Planet Index — LPI-2003), що розраховують як середнє значення за трьома показниками: чисельність тварин у лісах, водних і морських екосистемах.

Критичний аналіз цих підходів дає змогу виділити два напрями оцінки сталого розвитку (Бобылев, 2001):

- розрахунок інтегрального, агрегованого індикатора з урахуванням екологічних, економічних і соціальних показників;
- побудова системи окремих індикаторів, кожен з яких відображає певні аспекти збалансованого розвитку (економічні, екологічні, соціальні та інституційні).

Використання індикаторів останнього напрямку має бути адаптовано до кожної держави і навіть регіону, у зв'язку з чим їх система розширилась, поглибилась і нерідко набуває ієрархічної структури, що дає змогу проводити

порівняння й узагальнення на різних рівнях ієрархії. В одних країнах систему індикаторів було узаконено на державному рівні, в інших — вона інтенсивно розвивається з урахуванням регіональної специфіки (наприклад, у Росії).

В Україні запропоновано методику застосування інтегрального індикатора оцінки сталого розвитку. В межах діяльності Інституту прикладного системного аналізу НАН України та МОН України пропонують таку їх кількісну оцінку:

$$\dot{I}_{\text{сп}} = \dot{I}_{\text{кв}} + \dot{I}_{\text{ев}} + \dot{I}_{\text{св}},$$

де $\dot{I}_{\text{сп}}$ — індекс сталого розвитку; $\dot{I}_{\text{кв}}$ — індекс економічного розвитку (коефіцієнт $\kappa = 0,43$); $\dot{I}_{\text{ев}}$ — індекс екологічної складової ($\kappa = 0,37$); $\dot{I}_{\text{св}}$ — індекс соціальної сфери ($\kappa = 0,33$) (Згуровський, 2006). Хоча такий підхід зручний для прийняття загальних рішень, але він не дає можливості проводити порівняння між різними країнами, у яких розрахунок показників ведуть іншим способом. Тому, з нашого погляду, необхідно розробити окремі індикатори, що всебічно відображатимуть різні сфери впливу та діяльності людини.

Усі ці підходи та концепції стимулюють розвиток індикаційних досліджень, і нині колись скромне поняття «індикатор» набуває цілком нового звучання, ваги, значущості.

В аспекті біоіндикаційних досліджень це має особливе значення. По-перше, для оцінки екологічної складової застосовують індикатори, які є біооб'єктами, що *безпосередньо* відбивають стан довкілля. Їх використання впливає з того, що для забезпечення сталого розвитку ми маємо не лише розвивати нові шляхи й засоби, спрямовані на поліпшення добробуту людини, в тому числі застосування біотичних компонентів для отримання біопалива чи нових сортів та порід сільськогосподарських рослин і тварин, а й оцінювати екологічні можливості, потенціал як планети загалом, так і окремих держав і регіонів, визначати допустимі межі експлуатації природних ресурсів, масштаби й темпи їх скорочення, способи відновлення і т. д. При цьому економічний ріст і науково-технічний прогрес мають бути спрямовані на охорону навколишнього середовища, раціональне використання та відтворення природних ресурсів, запасів їх компонентів. У такому контексті індикаторами є ступінь заліснення територій, стан вікової та природної оцінки лісів, оцінка (площа) природних типів екосистем (степів, боліт та ін.), ступінь (відсоток) заповідних територій, показники видів, занесених до Червоної книги України, та рослинних угруповань, занесених до Зеленої книги України, запаси певних видів промислових тварин і лікарських, декоративних рослин, різноманіття морських водоростей та безхребетних тварин тощо. Екологічну складову сталого розвитку виражають у такому понятті, як «екологічний слід», суть якого полягає у розрахунку допустимого використання ресурсів відповідного регіону без їх втрати чи заподіяння іншої шкоди майбутнім поколінням.

По-друге, біоіндикацію використовують як метод *опосередкованої* оцінки багатьох характеристик довкілля: чистоти або забруднення повітря, вод, ґрунту, які, у свою чергу, розглядають як індикатори сталого розвитку. Отже, застосування біоіндикаторів, тест-об'єктів, організація моніторингу на їх основі набуває все більшого розмаху.

3.4. Сталий розвиток і проблеми біоіндикації

Вимоги до екологічних індикаторів такі:

1. *Простота.* Якщо індикатори незрозумілі для громадськості, то їх використовують лише у сфері науки. Значення таких індикаторів є хоча й важливим і потрібним, але обмеженим. Кінцеві результати індикації мають бути простими і представленими у зрозумілій спосіб.

2. *Наукова вірогідність.* Отримані результати з застосуванням біоіндикаторів мають бути доступними для детального розгляду, перевірки. База даних, яку використовують, мусить бути доступною для подальших досліджень, пошуку причинно-наслідкових зв'язків.

3. *Технічна досяжність.* Індикатор має ґрунтуватись на показниках, важливих для аналізу, які відповідають вимогам моніторингу. Потрібно уникати створення такого списку потреб баз даних, який не можна використати у подальших дослідженнях. Час і фактори вартості не дають змогу нагромаджувати необмежену базу даних, хоча вони могли б бути корисними у майбутньому або для виконання інших завдань.

4. *Попереджувальна здатність.* Індикатор мусить відображати не лише картину наявних умов і тенденції їх зміни, а й передбачати такі можливі зміни, загрози, що ведуть до деградації, руйнування системи.

5. *Просторове висвітлення.* Інтерпретація результатів індикаторів залежить від широти схем прийнятого масштабу. Індикатори в масштабах 1 : 7 або 1 : 10 млн не забезпечують такою інформацією, як в масштабі 1 : 100 тис. Індикатори специфічної місцевості, у свою чергу, не можна безпосередньо використовувати у дослідженнях інших регіонів або регіонів ширшого масштабу. Для регіональних систем індикаторів інтерпретаційна оцінка не має виходити за межі цього регіону. Просторовий опис індикаторів допомагає не лише встановити межі інтерпретаційних лімітів, а й слугує зручним засобом зв'язку.

6. *Гнучкість.* Цей атрибут має відношення до поняття використання еко- та біоіндикаторів для контролю за зміною ситуації чи її розвитку. Гнучкість стосується саме методології і модифікації індикаторів у процесі того, як надходить нова наукова інформація, що потребує внесення відповідних змін або коригування досліджень.

Завдання, програми, значення біоіндикаційних досліджень у перспективі розширюватимуться, для біоіндикації використовуватимуться все нові ознаки, властивості, об'єкти, а методи обробки даних, оцінки удосконалюватимуться, збагачуватимуться досягненнями інших наук. Внаслідок сформується система індикаторів, яка включатиме три типи: *індикатори стану* (state indicators), що характеризують стан різних компонентів навколишнього середовища; *індикатори впливу* (pressure indicators), які відбивають вплив на довкілля різних факторів і відповідні зміни; *індикатори відгуку* (response indicators), що відображають наслідки дії певних факторів (Белюсова, Семашко, 2004). Останні передбачено використовувати для заходів попередження, запобігання негативних явищ, що стосується не лише довкілля, а й соціально-економічних аспектів. Проблема ця доволі складна, але відповідні дослідження вже інтенсивно ведуться у різних напрямках.

Складність проблеми полягає навіть у тому, що у екологів і біологів немає єдиної думки щодо «оптимізації» стану природи, точки відліку такого стану,

відносно якого має оцінюватись оптимальний стан. В одному разі послідовники консервативного захисту природи (Calow, 1992), що панував у 1960-х роках, за точку відліку брали такий «природний» стан, на який не вплинула людська діяльність, що існував до появи людського суспільства, не враховуючи того, що за цей час природа пройшла стан змін, розвитку. Реалістичніше сьогоденне уявлення ґрунтується на тому, що природні екосистеми можуть існувати у разі незначних змін, викликаних помірним впливом людської діяльності. Це питання й нині викликає гострі дискусії, зокрема і в Україні.

У публікації Комісії по сталому розвитку ООН «Розробка індикаторів сталого розвитку: керівництва та методології» (вересень 2001 р., м. Нью-Йорк) визначено методологію розробки екологічних індикаторів і подано таку структуру їх опису: 1 — назва; 2 — коротке визначення; 3 — одиниці виміру; 4 — мета, яку вирішує застосування цього індикатора; 5 — відношення індикатора до оцінки стійкого / нестійкого розвитку; 6 — міжнародні конвенції, у яких використовують цей індикатор; 7 — стандарти, які рекомендовані для використання; 8 — зв'язок з іншими індикаторами; 9 — методи виміру; 10 — лімітувальні фактори, межі використання; 11 — національні та міжнародні доступні результати й джерела; 12 — довідкові дані; 13 — агентства та організації, що мають відношення до розвитку індикаторів; 14 — посилання на публікації.

Як приклад підходу до застосування індикаторів сталого розвитку регіонів розглянемо результати, отримані вченими Європи, США й Канади.

У зв'язку із виснаженням регіональних екосистем великих територій (наприклад, центральноевропейських лісів (Ulrich et al., 1980) і багатьох кислотно-чутливих озер і річок у Північній Америці та Європі (Minns et al., 1990)) необхідно отримувати раннє попередження щодо таких змін навколишнього середовища. Це стимулювало підходи розрахунку оцінки ризику екосистем у стані їх стресу.

Історія знає немало випадків, коли прогнози не здійснювались. Особливо це стосується екологічних наук, що займаються дослідженням складних систем з раптовими відхиленнями і стрибкоподібними змінами (Maug, 1982). Достовірно можна прогнозувати тривіальні випадки, що мають добре виявлені причини. Тому пропонувати екологічні індикатори на майбутнє ризиковано. Проте, незважаючи на це, майбутнє екологічних індикаторів, безсумнівно, буде спрямоване на потребу ефективно справлятися зі стресами систем, у яких ланцюг причина—результат є складним і, очевидно, знаходиться поза можливостями нинішнього підходу моделювання (Rapport, Regier, 1980; Holling, 1986). Пошуки майбутніх індикаторів полягатимуть у потребі мати більш ранні попередження про загрози, які наступають в навколишньому середовищі з метою мінімізації витрат на його відновлення.

Щодо отримання раннього попередження про перетворення екосистем під дією стресу, запропоновано два підходи. Перший полягає у виділенні «індикаторних видів», які б дали змогу виявити стреси в екосистемах на більш ранніх стадіях. Можна навести такі приклади, як пригнічення росту мохів (наприклад, *Pleurozium schreberi*) та лишайників, рання індикація пошкодження забрудненням північних лісів (Hutchinson, Scott, 1988) і зане-

3.4. Сталий розвиток і проблеми біоіндикації

пад прибережних водних макрофітів (наприклад, *Fucus vesiculosus*) у відповідь на ранні ознаки евтрофікації (Kangas et al., 1982; Rönnberg et al., 1985; Berger et al., 2004), біохімічні методи для виявлення впливів забруднення на рибу (Naux, Förlin, 1988).

Другий підхід полягає у використанні прогностичних моделей, що пов'язують специфічні стресові фактори з ймовірними результатами. Наприклад, Ц.К. Мінс та співавт. (Minns et al., 1996), М. Раск та співавт. (Rask et al., 1995) оцінюють моделі як зв'язок різноманітних факторів (зокрема, рівень кислотних опадів) з потенційною втратою видів риби в кислотно-чутливих східноканадських внутрішніх водах. У таких випадках екологічні індикатори можуть бути потужними сигналами раннього попередження стресу. З усією повагою до останнього підходу слід зазначити, що є потреба в розробленні нових концептуальних підходів.

У ситуаціях багаторазового стресу, які тепер є набагато звичайнішими, виділення видів-індикаторів до певного діапазону стресу можуть слугувати мірою оцінки стану екосистеми загалом. Як приклад можна навести підхід, запропонований робочою групою Комісії рибальства Великих озер і Міжнародної об'єднаної комісії прикордонних вод (Ryder, Edwards, 1985), у якому було обрано маленьку групу видів, кожен з яких був чутливим до стресів у визначеній частині системи Великих озер. Таким чином, для олиготрофних вод верхніх Великих озер, віддалених від берега, велика кількість озерної форелі вказує на здорові умови, і навпаки, відсутність свідчить про те, що система знаходиться в біді. Для мезотрофних вод Великих озер як інтегративний показник стану екосистеми запропоновано лейкому рогівки, тоді як для тепліших евтрофних вод — як ключовий вид-індикатор великий і маленький гирловий окунь.

Щоб краще зосередитись на ролі екологічних індикаторів у ресурсному менеджменті, варто відрізнити терміни «екологічний» і «інвайронменталістичний». Екологічні індикатори відбивають умови екосистем або їх складових (повітря, вода, земля, флора і фауна). Вони також відображають екологічні порушення та реакції у відповідь на антропогенний стрес.

Індикатори навколишнього середовища, або інвайронменталістичні, мають ширший контекст. Вони охоплюють як екологічні індикатори, так і ті, що ілюструють антропогенну діяльність, не обмежену складовими екосистеми. Прикладом є індикатори типу співвідношення території лісу і агросистеми, з якої було зібрано урожай, викиди різноманітних токсинів і використання енергії.

М. Ровелл (Rowel, 1994) і С. Такер (Tucker, 2000) відповідно до мети виділяють три групи індикаторів:

1. Екологічні індикатори, що забезпечують інформацію про навколишнє середовище.
2. Індикатори оцінки, які застосовуються для визначення цінності території з позицій необхідності її охорони або якості місця існування видів.
3. Індикатори виконання, які використовуються для оцінки виконання мети стратегії, планів дій і проектів, прийнятих раніше.

Для розробки стратегії сталого розвитку застосовують показники біорізноманітності, які поділяють на дві групи: 1) показники екологічної політи-

ки, охорони навколишнього середовища і природокористування, до яких належать «Індикатори природного капіталу» (Natural Capital Indicators) — як добуток частки площі регіону, зайнятої природними біотопами, на часткову оцінку (бал) їх збереженості; 2) показники біорізноманітності й впливу на її стан, до яких належать екологічні та оціночні індикатори, розроблені М. Спеленбергом (Spellenberg, 1991) (див. розд. 1.2.1). Як індикатор оцінки порушеності територіальних екосистем розглядають характер фрагментації природних біотопів.

Нині у США і Канаді планують розробити відповідні індикатори сталого розвитку для національної схеми. Її розпочато зі створення регіональних (місцевих) баз даних, оскільки основою такої концепції є ідея, що планування потрібно проводити в регіональному масштабі, а останні розглядаються як екологічні регіони. Регіональна концепція ґрунтується на екосистемному плануванні, згідно з яким необхідно досліджувати зв'язки між екологічними процесами та елементами. Популярно це пояснюють так: дерево не можна розглядати окремо від усього лісу або струмок — окремо від долини, якою він протікає. У свою чергу, долину чи ліс не можна відокремлювати від вододілу, а його від сусіднього. Тому питання використання ресурсів зводиться до належної схеми їх оцінки, застосування і відновлення у межах певного екологічного регіону. В межах іншого регіону ці ресурси лімітуються іншими екологічними факторами і потребують розроблення відповідних схем їх використання чи відновлення з урахуванням цієї екологічної специфіки.

Екологічні регіони характеризуються відмінними екологічними показниками ландшафту, клімату, ґрунту, водного режиму, рослинності й тваринного світу, тому для різних регіонів застосовують відповідні індикатори, що відображають регіональну специфіку. Регіональні екологічні індикатори слугують для оцінки, планування й спрямування регіональної та національної політики і розроблення певних програмних напрямів. Ці індикатори торкаються багатьох питань і, відповідно, можуть краще впливати на політичні заходи на рівні провінції та на федеральному рівні, прийнятті програмних рішень.

Біологічні індикатори можуть відбивати не лише стан і зміну екосистем, а й дію таких специфічних загрозливих факторів, як могильники відходів, пошкодження колекторів, або таких, як глобальне потепління клімату і зменшення озонового шару.

Для розроблення належних індикаторів важливим є не лише усвідомлення взаємозв'язку між різноманітними процесами, а також розуміння їх суті залежно від розмірності чи рівня організації системи.

У Великій Британії розроблено систему оцінки сталого розвитку, яка включає 14 базових і 150 національних індикаторів.

Після конференції міністрів охорони довкілля у Києві (2003) робочою групою було відібрано та узгоджено 118 індикаторів для країн Східної Європи, Кавказу та Центральної Азії, що відображають різні аспекти навколишнього середовища: повітря (25 індикаторів); зміна клімату (11), відходи (12), вода (35), біорізноманіття (12), земельні ресурси та ґрунти (6), а також сектори економіки: сільське господарство (3), енергетика (7), транспорт (7 індикаторів) (Шеховцов, 2004).

3.4. Сталий розвиток і проблеми біоіндикації

Зокрема, як приклад можна навести критерії та індикатори, що використовують для збереження й управління екосистемами помірних і бореальних лісів, яким приділяють велику увагу, оскільки вони відіграють провідну роль у стабілізації природних екосистем загалом. Ще у 1994 р. було сформовано робочу групу для розробки цих питань (Монреальський процес), яка у 1995 р. представила відповідний документ — «Декларацію Сант-Яго», що включила п'ять екологічних і два соціально-економічні критерії і відповідні індикатори. Екологічні характеристики ґрунтуються на біологічних ознаках і належать до сфери біоіндикації (табл. 3.8).

Т А Б Л И Ц Я 3.8. Екологічні критерії та індикатори для збереження й управління екосистемами помірних і бореальних лісів у аспекті забезпечення сталого розвитку (Критерії ..., 1995; Шеховцов, 2004)

Критерій	Індикатор
Збереження біологічного різноманіття	
Екологічного	Розмір площ, що займає кожен тип лісу відносно лісової площі (а). Розмір площ за типами лісів, класами віку і стадіями сукцесій (б). Розмір площ за типами лісів на територіях, що охороняються, відповідно до класифікації лісів IUCN або інших систем класифікації (а). Розмір площ типів лісів на територіях, що охороняються, за класами віку та стадіями сукцесій (б). Фрагментованість типів лісів (б).
Видового	Кількість залежних від лісу видів (б). Статус (рідкісні, загрожувані, зниклі) залежних від лісу видів, для яких є ризик того, що їх життєздатні популяції не будуть збережені (а)
Генетичного	Кількість залежних від лісу видів, що займає невелику частину їх попереднього ареалу (б). Рівень популяції репрезентативних видів різних місцезростань, моніторинг яких проводять по всьому ареалу (б)
Підтримка продуктивної здатності лісових екосистем	Площі лісових територій і площі власне під лісом, придатні для отримання деревини (а). Загальний запас деревини на корені різних деревних порід на зазначених територіях (а). Площа і запас лісу на корені для лісових культур аборигенних та інтродукованих (екзотичних) видів (а). Об'єм щорічно заготовленої деревини порівняно з нормою рубок. Щорічне добування недеревної продукції лісу (пушнини, дичини, ягід, грибів) відповідно до рівня, встановленого за принципом забезпечення стійкого розвитку екосистем (б)
Підтримка санітарного благополуччя і життєздатності лісових екосистем	Площа і відсоток лісів, які наражені на несприятливий вплив стихійних процесів та явищ, спричинених появою комах, хвороб, пожеж, вітровалів, очисткою територій, затопленням, засоленням ґрунтів, впливом домашніх тварин (б). Площа і відсоток лісів, уражених дією повітряних поллютантів (сульфатів, нітратів, озону), ультрафіолетового випромінювання, що можуть мати негативний вплив на розвиток екосистем (б).

Р о з д і л 3. Індикація змін екосистем у просторі й часі

Закінчення табл. 3.8

Критерій	Індикатор
Збереження й підтримка ґрунтових і водних ресурсів	Площа і відсоток лісів, що характеризуються зменшенням біотичних компонентів, які змінюють загальні екологічні процеси (стан ґрунту, трофічні ланцюги, дисиміляція, запилення) чи екологічну безперервність (моніторинг ключових видів, таких, як нематоди, деревні епіфіти, комахи, гриби, оси тощо) (б)
	Площа і відсоток лісових територій з ґрунтовою ерозією (б). Площа і відсоток лісових територій, відведених для виконання захисних функцій (водозбору, захисту від паводків, лавин, прибережні зони) (а). Відсоток довжини річок (км) у межах водозбірних площ, де спостерігається суттєве відхилення від норм (б). Площа і відсоток лісових територій зі зниженим вмістом органічних сполук у ґрунті або зміною інших хімічних властивостей ґрунту (б). Площа і відсоток лісових територій зі значним ущільненням або зміною фізичних властивостей ґрунту, спричинених діяльністю людини (б). Відсоток водних об'єктів у межах лісових територій, де спостерігаються суттєві відхилення біологічного різноманіття від норми (а). Відсоток водних об'єктів у межах лісових територій, де спостерігаються значні відхилення рН, вмісту розчиненого кисню, рівня вмісту хімічних сполук, відкладів, коливань температури (б). Площа і відсоток лісових територій з накопиченням токсичних сполук (б)
Підтримка внеску лісу в глобальний вуглецевий цикл	Загальна величина біомаси лісової екосистеми і вуглецевий пул за типами лісів, класами віку та стадіями сукцесії (б). Внесок лісових екосистем у загальний глобальний вуглецевий бюджет включно з поглинанням та вивільненням вуглецю на основі оцінки запасу біомаси, її відчуження, запасу в ґрунтах, торф'яниках (б). Внесок лісопродукції у глобальний вуглецевий бюджет (б)

П р и м і т к а. а — основна частина даних для індикатора наявна; б — потрібен збір нової і додаткової інформації, розроблення нових програм і проведення фундаментальних досліджень.

Отже, названі критерії та індикатори охоплюють усі аспекти функціонування, охорони та відтворення лісових екосистем з позицій забезпечення екологічної стійкості біосфери. Багато з них тепер важко дослідити, але потрібно намагатись це зробити в перспективі.

Залежно від стану лісових екосистем, їх площі, наявності кадрів ці завдання можуть спрощуватись або деталізуватись. Так, датські вчені (Kintaes, Forfgang, 2001) запропонували такі індикатори для оцінки стану лісових екосистем:

1. Великі (старі) дерева (діаметр, см): в'яз (*Ulmus*) — >70, ясен (*Fraxinus*) — >70, осика (*Populus tremula*) — >70, бук (*Fagus sylvatica*) — >80, ялина, або модрина (*Picea abies*) — >70, ліщина (*Corylus avellana*) — >8, липа (*Tilia*) — >40, клен (*Acer* sp.) — >60, дуб (*Quercus* sp.) — >80, сосна (*Pinus* sp.) — >50, інші старі листяні та хвойні дерева.

2. Окремі нетипові дерева: з гніздами хижих птахів, з дуплами дятлів, мертві стоячі дерева, дерева, крона яких сформована стриженням, пооди-

3.4. Сталий розвиток і проблеми біоіндикації

нокі хвойні дерева в листяному лісі, поодинокі листяні у хвойному лісі, дуби, розгалужені від основи тощо (рис. 3.50, див. вклейку).

3. Деревостани: природного (різновікового) типу, багатоярусні та узлісся з домінуванням листяних порід або з ягідними деревами й кущами, ділянки лісів (100—1000 м²), що мають інше вік або склад, ніж навколишній ліс, вільхові деревостани (*Alnus glutinosa*) діаметром >1 м.

4. Вивали в лісі: бука, дуба, листяних або хвойних дерев, гілок діаметром >20 см, високі (понад 150 см) чи товсті (понад 80 см) пеньки, вивороти.

5. Місця розмноження тварин (гадюки, борсука, лисиці), оленячі лежки, мурашники (висотою >1 м).

6. Особливості місцевості: великі високі кам'яні відслонення, кам'яні кучі (об'ємом >1 м³), канами, насипи, гравій, пісок.

7. Рослини: щільне мохове покриття, стовбури дерев щільно покриті кущовими лишайниками.

8. Водний режим: верхові болота, водойми площею до 100 м².

Цілком зрозуміло, що за такими критеріями недоцільно оцінювати добре збережені природні ліси Східної Європи, зокрема України, тому що для цієї території багато показників не мають особливої значущості, а трапляються в кожному лісовому масиві.

Разом з тим недопустимим є перенесення місцевих, локальних індикаторів на регіональний або глобальний рівень. Навіть у разі оцінювання не лише локальних наземних, а й атмосферних характеристик місцевості не можна екстраполювати їх на великі території. Це пов'язано з тим, що існують так звані повітряні ями, які безпосередньо прив'язані до локальних умов певної місцевості (нахил, експозиція схилу, тип рослинності тощо), де показники температури можуть відрізнятися від фонових.

Система моніторингу на основі повітряних ям, що не охоплює весь спектр регіональних екотопів, може спотворювати картину клімату аж до висновків про потепління клімату.

Регіональні екологічні індикатори намагаються узгодити із загальним станом довкілля у країні. Процес виділення регіональних індикаторів, з одного боку, ініціює відслідковування багатьох екологічних регіональних, а з іншого — надає багату інформацію про виділення ключових індикаторів національного рівня.

Такий підхід започаткує розроблення системи екологічних індикаторів як основу для використання їх з метою моніторингу навколишнього середовища. Щойно таку національну систему буде створено, зусилля зосереджуватимуть на з'ясування того, які саме індикатори підходять для оцінювання глобальних систем. Формування системи екологічних індикаторів має ґрунтуватись на інформації, отриманій з різних сфер, включаючи демографічні й соціально-економічні дані. Застосування індикаторів сталого розвитку полягає не лише у забезпеченні поліпшення стану суспільства через соціальні заходи, наприклад, інвестиції в освіту майбутніх поколінь або використання відновних джерел енергії, а й у збереженні природних екосистем. Індикатори сталого розвитку загальнобіосферного, планетарного значення зачіпають проблеми узгодження, уніфікації на міжнародному рівні, тому їм приділяють велику увагу в різних сферах науки, суспільства і політики в різних країнах.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

- Авдеев В.Д.* О связи каменистостепной растительности с углеводородами // Геол. сборник. — 1955. — 3, № 6. — С. 277—280.
- Акифьева К.В., Турманина В.И.* Фитоиндикация частоты схода лавин в Приэльбрусье // Тр. Закавказ. науч.-исслед. гидрометеорол. ин-та. — 1970. — Вып. 45 (51). — С. 74—81.
- Алахвердиев Ф.Д.* Фитоиндикация линз пресных вод в Терских песках // Экология. — 1984. — № 2. — С. 73—75.
- Алахвердиев Ф.Д.* Основы теории и методики ландшафтно-индикационных исследований аридных областей. — Грозный: Изд-во Чечено-Ингуш. ун-та, 1985. — 150 с.
- Александров Б.Г.* Гидробиологические основы управления состоянием прибрежных экосистем Черного моря. — Киев: Наук. думка, 2008. — 344 с.
- Александрова В.Д.* Опыт статистического изучения степени связи компонентов при ландшафтных исследованиях // Изв. АН СССР. — Сер. Геогр. — 1967. — № 3. — С. 108—114.
- Алексеев В.А.* Основы биоиндикации качества вод на уровне организмов // Вод. ресурсы. — 1984а. — № 2. — С. 107—121.
- Алексеев В.А.* Система токсобности и ее место в унифицированной системе качества вод СССР // Там же. — 1984б. — № 5. — С. 76—87.
- Алексеев Е.В.* Типы украинского леса. Правобережье. — Киев: Книгоспілка, 1928. — 120 с.
- Алехин В.В.* Типы русских степей // Изв. Ботан. сада Петра Великого. — 1915. — 15, вып. 3—4. — С. 405—432.
- Алланиязов А., Викторов С.В., Пельт Н.Н.* Экологические аспекты освоения пустыни Устюрт. — Ташкент: ФАН УзССР, 1984. — 125 с.
- Альтовский М.Е.* Органические вещества и микрофлора подземных вод и их значение в процессах нефтегазообразования / Всесоюз. науч.-исслед. ин-т гидрогеологии и инж. геологии. — М.: Гостоптехиздат, 1962. — 295 с.
- Андерсон Ф.К., Трешоу М.* Реакция лишайников на атмосферное загрязнение // Загрязнение воздуха и жизнь растений. — Л.: Гидрометеиздат, 1988. — С. 295—326.
- Андреев А.В.* Оценки биоразнообразия, мониторинг и экосети. Biotica. — Кишинев, 2002. — 167 с.
- Андреюк Е.И., Иутинская Г.А., Валагурова Е.В. и др.* Иерархическая система биоиндикации почв, загрязненных тяжелыми металлами // Почвоведение. — 1997. — № 12. — С. 1491—1496.
- Анисимова О.В., Ярыгин М.М.* Диатомовые водоросли как индикаторы галобности // Междунар. конф. «Актуальные проблемы современной альгологии» Харьк. нац. ун-та им. В.Н. Каразина (Харьков, 20—23 апр. 2005 г.). — Харьков, 2005. — С. 14—15.
- Анохина Е.А., Блэкберн А.А.* Хвойные в биоиндикационных исследованиях Донбасса // Питання біоіндикації і екології: Тези міжнар. конф. (Запоріжжя, 21—24 вер. 1998 р.). — Запоріжжя, 1998. — С. 3.
- Антохов А.А., Назарова Н.П.* Некоторые данные о ландшафтных индикаторных оползневых подвижках на северном побережье Азовского моря // Тр. Всесоюз. НИИ гидрогеологии и инж. геологии. — 1973. — Вып. 58. — С. 51—56.

Список літератури

- Артюшенко А.Т.* Растительность лесостепи и степи Украины в четвертичном периоде. — Киев: Наук. думка, 1970. — 174 с.
- Атаев Э.А.* Геоботанические индикационные исследования предгорных равнин Туркменистана. — Ашхабад: Ылым, 1981. — 124 с.
- Атаев Э.А., Бердыев Б.Б.* Использование геоботанической индикации при сельскохозяйственном освоении равнин Юго-Западного Туркменистана. — Ашхабад: Ылым, 1978. — 93 с.
- Афанасьев С.О.* Структура біотичних угруповань та оцінка екологічного статусу річок басейну Тиси. — К.: СП «Інтердрук», 2006. — 101 с.
- Ахмедсафин У.М.* Поисковые признаки подземных вод в песчаных пустынях // Вестн. АН КазССР. — 1951. — № 1. — С. 32—42.
- Баканов А.И.* Использование зообентоса для мониторинга пресноводных водоемов (обзор) // Биология внутр. вод. — 2000. — № 1. — С. 68—82.
- Балаиов Л.С.* Рослини-індикатори надмірного новопідтоплення // Укр. ботан. журн. — 1969. — 26, № 6. — С. 70—75.
- Балушкина Е.В.* Хирономиды как индикаторы степени загрязнения вод // Методы биол. анализа пресн. вод. — Л.: ЗИН, 1976. — С. 106—118.
- Балушкина Е.В., Финогенова Н.П.* Структурные характеристики зообентоса как основа оценки состояния экосистем Невской губы и восточной части Финского залива // Структурно-функциональная организация пресноводных экосистем разного типа / Тр. ЗИН РАН. — СПб, 1999. — 279. — С. 269—292.
- Барина С.С.* Методические аспекты анализа биологического разнообразия водорослей // Водоросли-индикаторы в оценке качества окружающей среды. — М.: ВНИИ природы, 2000. — С. 4—59.
- Барина С.С., Медведева Л.А.* Атлас водорослей-индикаторов сапробности (Российский Дальний Восток). — Владивосток: Дальнаука, 1996. — 364 с.
- Барина С.С., Медведева Л.А., Анисимова О.В.* Экологические и географические характеристики водорослей-индикаторов // Водоросли-индикаторы в оценке качества окружающей среды. — М.: ВНИИ природы, 2000. — Ч. 2. — С. 60—150.
- Барина С.С., Медведева Л.А., Анисимова О.В.* Биоразнообразие водорослей-индикаторов окружающей среды. — Тель-Авив: Pilies Studio, 2006. — 498 с.
- Барс Е.А.* Растворенное органическое вещество подземных вод и возможность его использования в нефтяной геологии // Геохимия и гидрохимия нефтяных месторождений. — М.: Изд-во АН СССР, 1963. — С. 86—104.
- Бейдеман И.Н.* Методика фенологических наблюдений при геоботанических исследованиях. — М.: Л., 1954. — 131 с.
- Бейдеман И.Н., Преображенский А.С.* Взаимообусловленность развития почв и растительности в Кура-Араксинской изменности // Тр. Ботан. Ин-та АН СССР. Сер. Геоботан. — 1957. — Вып. 11. — С. 118—164.
- Белоновская Е.А.* Возможности оценки биологического разнообразия и его сохранения // Изв. РАН. Сер. Геогр. — 1994. — № 4. — С. 95—104.
- Белоусова А.П., Семашко Л.Ю.* Экологические аспекты устойчивого развития и характеризующие его индикаторы // Проблемы окружающей среды и природных ресурсов: Обзорная информация ВИНТИ. — 2004. — № 1. — С. 2—20.
- Бельгард А.Л.* Лесная растительность Юго-Востока УССР. — Киев: Изд-во Киев. ун-та, 1950. — 264 с.
- Бельгард А.Л., Травлев А.П.* Изучение взаимодействия растительности с почвами лесных биогеоценозов степной Украины в свете воззрений С.В. Зонна // Вопросы биологической диагностики лесных биогеоценозов Присамарья. — Днепропетровск, 1960. — С. 5—12.
- Бессонова В.П.* Цитофизиологические эффекты воздействия тяжелых металлов на рост и развитие растений. — Запорожье: Изд-во Запорож. ун-та, 1999. — 208 с.
- Биоиндикация и биомониторинг: Сб. статей / Под ред. Д.А. Кривоуццкого.* — М.: Наука, 1991. — 281 с.
- Биоиндикация: теория, методы, приложения / Под ред. Г.С. Розенберга.* — Тольятти: Изд-во Интер-Волга, 1994. — 266 с.
- Биологические методы определения качества воды. Методические разработки отдела биологии СПб ГДТЮ.* — СПб, 2002.

Список літератури

- Білик Г.І.* Рослинність заповідника Михайлівська цілина та її зміни під впливом господарської діяльності людини // Укр. ботан. журн. — 1957. — **14**, № 4. — С. 26—39.
- Боч М.С.* О применении индикационных свойств растительности болот при установлении типа питания // Основные принципы изучения болотных биогеоценозов. — Л.: Наука, 1972. — С. 39—54.
- Брагинский Л.П.* Некоторые принципы классификации пресноводных экосистем по уровням токсической загрязненности // Гидробиол. журн. — 1985. — **21**, № 6. — С. 65—74.
- Брадис Е.М.* Растительный покров болот как показатель их типа по условиям питания // Основные принципы изучения болотных биогеоценозов. — Л.: Наука, 1972. — С. 29—38.
- Брукс Р.Р.* Химия окружающей среды. — М.: Химия, 1982. — 371 с.
- Брукс Р.Р.* Биологические методы поисков полезных ископаемых. — М.: Недра, 1986. — 172 с.
- Будыко М.И.* Глобальная экология. — М.: Мысль, 1977. — 328 с.
- Букреева Г.Ф., Вотах М.Р., Бишаев А.А.* Определение палеоклиматов по палинологическим данным методом целевой итерационной классификации и регрессивного анализа. — Новосибирск: ИГГ, 1986. — 189 с.
- Букреева Г.Ф., Зубарева Г.Ю.* Применение объективных (численных) методов обработки палинологических данных (на примере территории Минусинской котловины) // Палеогеография Средней Сибири. — Красноярск: Изд-во Краснояр. пед. ин-та, 1987. — С. 49—64.
- Букреева Г.Ф., Архипов С.А., Волкова В.С. и др.* Климат Западной Сибири в прошлом и будущем // Геология и геофизика. — 1995. — **36**, № 11. — С. 3—22.
- Булгаков Н.Г.* Индикация состояния природных экосистем и нормирование факторов окружающей среды. Обзор существующих подходов // Успехи соврем. биологии. — 2002. — **122**, № 2. — С. 115—135.
- Булохов А.Д.* Экологическая оценка среды методами фитоиндикации. — Брянск: Изд-во Брян. гос. пед. ун-та, 1996. — 104 с.
- Бурда Р.І., Дідух Я.П.* Застосування методики оцінки антропоітерантності видів вищих рослин при створенні «Екофлори України» // Укр. фітоцен. зб. Сер. С. — 2003. — № 1 (20). — С. 34—44.
- Бухтиярова Л.Н.* *Vacillariophyta* в биомониторинге речных систем. Современное состояние и перспективы использования // Альгология. — 1999. — **9**, № 3. — С. 89—103.
- Буялов Н.И., Швейржева А.М.* Геоботанические методы исследований при поисках борного сырья // Тр. Всесоюз. аэрогол. треста. — 1955. — Вып. 1. — С. 135—146.
- Вайнерт Э., Вальтер Р., Ветцель Т. и др.* Биоиндикация загрязнений наземных экосистем. — М.: Мир, 1988. — 350 с.
- Вакал А.П., Дідух Я.П.* Фітоіндикаційна характеристика природних умов околиць м. Суми // Укр. ботан. журн. — 1991. — **48**, № 5. — С. 57—61.
- Вакал А.П., Дідух Я.П.* Індикація екологічних факторів у зоні впливу Сумського ВО «Хімпром» // Там само. — 1992. — **49**, № 2. — С. 26—30.
- Вальтер Г.* Растительность земного шара: эколого-физиологическая характеристика / Сокр. пер. с нем. Т.Т. Лисовской и Ю.Я. Ретеюма. — М.: Прогресс, 1974. — Т. 2: Леса умеренной зоны. — 430 с.
- Вальтер Г.* Общая геоботаника. — М.: Мир, 1982. — 284 с.
- Вандакурова Е.В.* Естественная растительность целинных и залежных земель Северной Кулунды как показатель пригодности их для перевода в пахотные угодья // Тр. Биол. ин-та ЗСФ АН СССР. — 1957. — Вып. 3. — С. 11—23.
- Василевич В.И.* Очерки теоретической фитоценологии. — Л.: Наука, 1983. — 248 с.
- Вахрамеев В.А.* Фитогеография, палеоклиматы и положение материков в мезозое // Вестн. АН СССР. — 1985. — № 8. — С. 30—42.
- Величко А.А.* Природные процессы в плейстоцене. — М.: Наука, 1973. — 115 с.
- Величко А.А., Зеликсон Э.М., Борисова О.К. и др.* Количественная реконструкция климата Восточно-Европейской равнины за последних 450 тыс. лет // Изв. АН. Сер. Геогр. — 2004. — № 1. — С. 7—25.
- Вернадский В.И.* Биосфера и ноосфера. — М.: Наука, 1989. — 263 с.

Список литературы

- Верниченко А.А.* Классификация поверхностных вод, основывающаяся на оценке их качественного состояния // Комплексные оценки качества поверхностных вод. — Л., 1984. — С. 14—24.
- Верниченко А.А., Лозанский В.Р.* Актуальные задачи оценки качественного состояния поверхностных вод // Контроль качества природных и сточных вод. — Харьков, 1982. — С. 3—14.
- Викторов С.В.* Биологические индикаторы в геологии // Успехи соврем. биологии. — 1947. — 23, вып. 2. — С. 181—192.
- Викторов С.В.* Болотные ландшафты как индикаторы свойств болотных вод долины реки Волхова // Учен. зап. Моск. ун-та. — 1948. — Вып. 129. — С. 7—26.
- Викторов С.В.* Лишайники как индикаторы литологических и геохимических условий в пустыне // Вестн. Моск. ун-та. — 1956. — № 5. — С. 115—119.
- Викторов С.В.* Ботанические признаки битуминозности пород и почв на южном Устюрте и в с.-в. Туркмении // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. геол. — 1957. — 32, вып. 3. — С. 181—182.
- Викторов С.В.* Использование индикационных географических исследований в инженерной геологии. — М.: Недра, 1966. — 120 с.
- Викторов С.В.* Индикационное ландшафтоведение как одно из направлений в современной географии // Землеведение. — 1967. — 7, № 47. — С. 235—244.
- Викторов С.В.* Фитоиндикация некоторых гидрологических и геодинамических условий такыров пустыни Устюрта // Экология. — 1971. — № 5 — С. 25—30.
- Викторов С.В.* Использование аэроландшафтно-индикационных методов при поисках вод для пастбищ пустынь, полупустынь и степей. — М.: ВИЭМС, 1972. — 46 с.
- Викторов С.В.* Ландшафтные индикаторы гидрогеологических и инженерно-геологических условий в районах орошения и обводнения пустынь. — М.: Недра, 1976. — 56 с.
- Викторов С.В.* Вопросы индикационной геоботаники. — М., 1980. — 258 с.
- Викторов С.В.* Фитоценозы и геологические тела // Эколого-ценотические и географические особенности растительности. — М.: Наука, 1983. — С. 15—27.
- Викторов С.В., Востокова Е.А.* Основы индикационной геоботаники. — М.: Госгеолтехиздат, 1961. — 87 с.
- Викторов С.В., Востокова Е.А., Вышивкин Д.Д.* Введение в индикационную геоботанику. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1962. — 228 с.
- Викторов С.В., Илюшина М.Т., Кузьмина И.В.* Эколого-генетические ряды растительных сообществ как индикаторы природных процессов // Экология. — 1970. — № 6. — С. 3—8.
- Викторов С.В., Гудак С.П., Козлов М.Ф. и др.* Основы теории и методики ландшафтной индикации гидрогеологических и инженерно-геологических условий в районах осушительной мелиорации. — Минск: Наука и техника, 1979. — 216 с.
- Викторов С.В., Востокова Е.А., Вышивкин Д.Д.* Растительность как индикатор процессов выщелачивания в начальных стадиях развития карстовых и суффозионных форм в пустынях Средней Азии и Казахстана // Проблемы и методы биологической диагностики и индикации почв. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1980а. — С. 42—48.
- Викторов С.В., Лясковская Л.М., Утенбергенев Ж.* К методике составления индикационно-социэкологических карт пустынь // Вопр. географии. — 1980б. — Вып. 114. — С. 51—58.
- Викторов С.В., Садов А.В., Гельман Р.Н. и др.* Аэроландшафтно-индикационные методы при региональных инженерно-геологических исследованиях. — М.: Недра, 1981. — 203 с.
- Викторов С.В., Чикишев А.Г.* Ландшафтная индикация. — М.: Наука, 1985. — 96 с.
- Викторов С.В., Ремезова Г.Л.* Индикационная геоботаника. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1988. — 168 с.
- Викторов С.В., Чикишев А.Г.* Ландшафтная индикация и ее практическое применение. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1990. — 200 с.
- Виноградов А.П.* Поиски рудных месторождений по растениям и почвам // Тр. Биогеохим. лаб. АН СССР. — 1954. — Т. 10. — С. 3—27.
- Виноградов Б.В.* Растительные индикаторы и их использование при изучении природных ресурсов. — М.: Высш. шк., 1964. — 328 с.
- Виноградов Б.В.* Дистанционная индикация в экологической ботанике // Журн. общ. биологии. — 1976. — 37, № 1. — С. 47—55.

Список літератури

- Винокуров Ю.И.* Ландшафтные индикаторы инженерно- и гидрогеологических условий предальпийских равнин. — Новосибирск: Наука, 1980. — 192 с.
- Володичева Н.А.* Кедровый стланик — индикатор лавинной деятельности в горах Станового нагорья // Фитоиндикационные методы в гляциологии. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1971. — С. 124—133.
- Воробьев Д.В.* Типы лесов европейской части СССР. — Киев: Изд-во АН УССР, 1953. — 452 с.
- Воробьев Д.В.* Методика лесотипологических исследований. — Киев: Урожай, 1967. — 388 с.
- Воронов А.Г.* Геоботаника. — М.: Высш. шк., 1973. — 384 с.
- Востокова Е.А.* Бугры-чукалаки как показатели условий увлажнения и засоления // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол. — 1956. — 61, вып. 6. — С. 95—97.
- Востокова Е.А.* Ботанические методы поисков урансодержащих руд // Разведка и охрана недр. — 1957. — № 7. — С. 33—34.
- Востокова Е.А.* Геоботанические методы поисков подземных вод в засушливых областях Советского Союза. — М.: Госгеолтехиздат, 1961. — 88 с.
- Востокова Е.А.* Гидрогенные экологические ряды растительности пустынных областей // Землеведение. — 1967. — 7, № 47. — С. 245—256.
- Востокова Е.А., Вышивкин Д.Д., Касьянова М.С. и др.* Геоботанические показатели битуминозности // Тр. Аэрогеол. треста. — 1955. — Вып. 1. — С. 99—117.
- Востокова Е.А., Шавырина А.В., Ларичева С.Г.* Справочник по растениям-индикаторам грунтовых вод и почвогрунтов для южных пустынь СССР. — М.: Госгеолтехиздат, 1962. — 127 с.
- Востокова Е.А., Шевченко Л.А., Суцень В.А. и др.* Картографирование по космическим снимкам и охрана окружающей среды. — М.: Недра, 1982. — 253 с.
- Вулис Н.Л., Мосолов Ю.В., Шнитников А.В.* Результаты спектрального анализа индексов древесных колец можжевельника // Изв. Всесоюз. геогр. о-ва. — 1971. — 103, вып. 4. — С. 358—362.
- Вульф Е.В.* Историческая география растений. История флоры земного шара. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1944. — 546 с.
- Вышивкова Т.С., Морз Д.С.* Биоиндикация пресных вод с использованием водных беспозвоночных (краткое руководство по биомониторингу) // Материалы к III Международ. детскому симп. по проблемам регионов Северо-Восточной Азии, 21—22 авг. 2006 г. — Владивосток, 2006. — С. 27—38.
- Высоцкий Г.Н.* О лесокультурных условиях района Самарского Удельного Округа. — СПб, 1908. — 462 с.
- Вышивкин Д.Д.* О классификации биоиндикационных исследований // Землеведение. — 1969. — 8. — С. 219—226.
- Галанин А.А.* Лихенометрия: современное состояние и направления развития метода. — Магадан: СВКНИИ ДВО РАН, 2002. — 74 с.
- Галанин А.А., Глушкова О.О.* Лихенометрия // Вестн. РФФИ. — 2003. — № 3. — С. 3—38.
- Генко Н.К.* Характеристика Беловежской пуши и исторические о ней данные // Лесн. журн. — 1903. — Вып. 5/6. — С. 1—113.
- Герман А.Б.* Альбская — позднемиоценовая флора Северной Пацифики: палеофлористика, флостратиграфия и палеоклиматология: Автореф. дис. ... д-ра геол.-минерал. наук. — М.: ГИН РАН, 2004. — 54 с.
- Гинзбург И.И.* Опыт разработки теоретических основ геохимических методов поисков. — М.: Госгеолтехиздат, 1957. — 299 с.
- Гідроекологічна токсикометрія та біоіндикація забруднень: теорія, методи, практика використання / За ред. І.Т. Олексіва, Л.П. Брагінського.* — Львів: Світ, 1995. — 440 с.
- Глинка К.Д.* Почвоведение. — М.: Сельхозред, 1931. — 611 с.
- Глухов О.З., Сафонов А.И., Хиженяк Н.А.* Фитоиндикация металлопринципу в антропогенному трансформованому середовищі. — Донецьк: Норд-Пресс, 2006. — 360 с.
- Глухов О.З., Маиталер О.В.* Біоіндикація техногенного забруднення навколишнього середовища південного сходу України. — Донецьк: Вебер, 2007. — 156 с.

Список літератури

- Глухов О.З., Прохорова С.І., Хархота Г.І. Індикаційно-діагностична роль синантропних рослин в техногенному середовищі. — Донецьк: Вебер, 2008. — 230 с.
- Голлербах М.М., Штина Э.А. Почвенные водоросли. — Л.: Наука, 1969. — 143 с.
- Голуб В.Б., Добрачев Ю.П., Пастушенко Н.Ф., Яковлева Е.П. О способах оценки экологических условий по шкалам Л.Г. Раменского // Биол. науки. — 1978. — № 7. — С. 131—136.
- Голубець М.А. Вступ до геосоціосистемології. — Львів: Поллі, 2005. — 199 с.
- Горожанкина О.С. Фитоиндикация изменений водного и солевого режима поймы нижнего Дона // Теоретические вопросы фитоиндикации. — Л.: Наука, 1971. — С. 70—74.
- Горчаковский П.Л., Шиятов С.Г. Фитоиндикация динамики горных ледников и экологических режимов приледниковых территорий // Экология. — 1971а. — № 6. — С. 19—27.
- Горчаковский П.Л., Шиятов С.Г. Использование морфологических и фенологических признаков растений на Крайнем Севере и в высокогорьях для индикации снежного покрова // Теоретические вопросы фитоиндикации. — Л.: Наука, 1971б. — С. 158—166.
- Грицан Ю.І. Екологічні основи перетворюючого впливу лісової рослинності на степове середовище. — Дніпропетровськ: Вид-во Дніпропетр. ун-та, 2000. — 300 с.
- Гричук В.П. Растительность Русской равнины в нижне- и среднечетвертичное время // Тр. Ин-та географии АН СССР. — 1950. — 3, вып. 46. — С. 5—202.
- Гричук В.П. История флоры и растительности Русской равнины в плейстоцене. — М.: Наука, 1989. — 183 с.
- Гришко В.Н., Сищикова Д.В. Пероксидное окисление липидов и функционирование некоторых антиокислительных ферментных систем у кукурузы и овса при остром поражении фтористым водородом // Укр. біохім. журн. — 1999. — 71, № 3. — С. 51—57.
- Гродзинский М.Д. Устойчивость геосистем: теоретический подход к анализу и методы количественной оценки // Изв. АН СССР. Сер. Геогр. — 1987. — № 6. — С. 5—15.
- Гродзинський М.Д. Основи ландшафтної екології. — К.: Либідь, 1993. — 222 с.
- Гродзинський М.Д. Стійкість геосистем до антропогенних навантажень. — К.: Лікей, 1995. — 233 с.
- Гродзинський М.Д. Пізнання ландшафту: місце і простір. — К.: Вид.-поліграф. центр «Київський університет», 2005. — Т. 1. — 431 с.
- Гуторович И.И. Заметки северного лесничего // Лесн. журн. — 1897. — Вып. 2. — С. 216—228.
- Давыдова Н.Н. Диатомовые водоросли — индикаторы природных условий водоемов в голоцене. — Л.: Наука, 1985. — 253 с.
- Данилова Ю.А., Ляндзберг А.Р., Муравьев А.Г. Биоиндикация состояния пресного водоема (иллюстрированная методика). Учеб.-метод. изд. — СПб: «Крисмас+», 1999. — 50 с.
- Дідух Я.П. Растительный покров Горного Крыма. — Киев: Наук. думка, 1992. — 253 с.
- Дідух Я.П. Популяційна екологія. — К.: Фітосоціоцентр, 1998. — 192 с.
- Дідух Я.П. Порівняльна оцінка енергетичних запасів екосистем України // Укр. ботан. журн. — 2007. — 64, № 2. — С. 177—194.
- Дідух Я.П., Плюта П.Г. Фітоіндикація гідротермічного та едафічного режимів лучних степів (на прикладі урочища Лиса гора Івано-Франківської області) // Там само. — 1990. — 47, № 5. — С. 41—46.
- Дідух Я.П., Плюта П.Г., Каркуцієв Г.Н. Опыт фитоиндикации экологических режимов экотопов долины р. Ворсклы // Ботан. журн. — 1991а. — 76, № 5. — С. 699—709.
- Дідух Я.П., Плюта П.Г. Применение фитоиндикации для комплексной характеристики природных режимов различных элементов склонов // Изв. АН СССР. Сер. Геогр. — 1991б. — № 2. — С. 106—113.
- Дідух Я.П., Плюта П.Г. Градієнтний аналіз екологічних параметрів рослинних угруповань долини р. Ворскли (УРСР) // Укр. ботан. журн. — 1991в. — 48, № 4. — С. 18—23.
- Дідух Я.П., Плюта П.Г., Каркуцієв Г.М. Фітоіндикаційна оцінка вологості екотопів долини р. Ворскли // Там само. — 1991г. — 48, № 3. — С. 61—66.
- Дідух Я.П., Плюта П.Г. Екологічні режими степових та лісових угруповань у підзоні північного Степу // Там само. — 1992а. — 49, № 4. — С. 13—18.
- Дідух Я.П., Плюта П.Г., Чумак К.В. Фітоіндикація екологічних режимів рослинних угруповань урочища «Холодний Яр» (Черкаська область) // Там само. — 1992б. — 49, № 1. — С. 17—22.

Список літератури

- Дідух Я.П., Каркуцієв Г.М.* Оцінка зволоженості екотопів // Там само. — 1994а. — **51**, № 5. — С. 64—75.
- Дідух Я.П., Плюта П.Г., Кузярін О.Т.* Фітоіндикація екотопів верхів'я Західного Бугу // Там само. — 1994б. — **51**, № 2/3. — С. 57—68.
- Дідух Я.П., Плюта П.Г.* Фітоіндикація екологічних факторів. — К.: Ін-т ботаніки НАН України, 1994в. — 280 с.
- Дідух Я.П., Боратинський А.* Еколого-ценотичні особливості лісів Південно-Західної Польщі // Укр. ботан. журн. — 1996а. — **53**, № 1/2. — С. 18—26.
- Дідух Я.П., Плюта П.Г.* Фітоекологічні дослідження в зоні відчуження ЧАЕС // Проблеми Чорнобильської зони відчуження. — 1996б. — Вип. 3. — С. 39—48.
- Дідух Я.П., Родіна В.В., Білик Р.Г.* Методика оцінки стійкості та динаміки екосистем на основі фітоіндикації // Укр. ботан. журн. — 1998. — **55**, № 6. — С. 648—655.
- Дідух Я.П., Плюта П.Г.* Кліматичні характеристики видів // Екофлора України. — К.: Фітосоціоцентр, 2000а. — Т. 1. — 284 с.
- Дідух Я.П., Плюта П.Г., Протопопова В.В. та ін.* Екофлора України. — К.: Фітосоціоцентр, 2000б. — Т. 1. — 284 с.
- Дідух Я.П., Бурда Р.І., Зиман С.М. та ін.* Екофлора України. — К.: Фітосоціоцентр, 2004. — Т. 2. — 480 с.
- Дідух Я.П., Кузьманенко О.Л.* Класифікація та еколого-ценотична характеристика біотопів лісів та рідколісь Судацько-Феодосійського геоботанічного району Гірського Криму // Наук. зап. НаУКМА. Біологія та екологія. — 2008. — **80**. — С. 33—42.
- Димо Н.А., Келлер Б.А.* В области полупустыни. — Саратов: Почв. лаб. Саратов. губ. земства, 1907. — 215 с.
- Добровольский В.В.* География микроэлементов, глобальное рассеивание. — М.: Мысль, 1983. — 271 с.
- Докучаев В.В.* К вопросу о русском черноземе // Тр. Вольн. экон. о-ва. — 1885. — Т. 2, вып. 4. — С. 444—469; Т. 3, вып. 1. — С. 22—40.
- Докучаев В.В.* Наши степи прежде и теперь. — СПб: Тип. Евдокимова, 1892. — 128 с.
- Докучаев В.В.* К учению о зонах природы. — СПб: Тип. СПб градонач., 1899. — 28 с.
- Долгов Г.И., Никитинский Я.Я.* Гидробиологические методы исследования // Стандартные методы исследования питьевых и сточных вод. — М.: Мосполиграф, 1927. — С. 142—217.
- Дюбуа Д., Прад А.* Теория возможностей. Приложение к представлению знаний в информатике. — М.: Радио и связь, 1990. — 228 с.
- Елькин Ю.А.* Системные модели биоиндикаторов. — Свердловск, 1991. — 112 с.
- Жадин В.И.* Жизнь в реках // Жизнь пресных вод СССР. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. — Т. 3. — С. 113—126.
- Жадин В.И.* Донные биоценозы реки Оки и их изменения за 35 лет // Загрязнение и самоочищение р. Оки. — М.; Л.: Наука, 1964. — С. 226—287.
- Жукова Л.А.* Современные проблемы биоиндикации и биомониторинга. — Сыктывкар, 2001. — 61 с.
- Завальна гідрологія: підручник / В.К. Хільчевський, О.Г., Ободовський, В.В. Гребінь та ін.* — К.: Вид.-поліграф. центр «Київський університет», 2008. — 399 с.
- Зайцев Ю.П.* Экологическое состояние шельфовой зоны Черного моря у побережья Украины (обзор) // Гидробиол. журн. — 1992. — **28**, № 4. — С. 3—18.
- Зайцев Ю.П., Гаркавая Г.П., Павленко А.Д. и др.* Активная поверхность «река—море» как специфический биотоп // Там же. — 1989. — **25**, № 6. — С. 23—24.
- Заклинская Е.Д.* Материалы к изучению состава современной растительности и ее спорово-пыльцевых спектров для целей биостратиграфии четвертичных отложений // Тр. Ин-та географии АН СССР. — Сер. 48. Геол. — 1951. — Вып. 127. — С. 99.
- Зацепина Д.Я.* Фитоиндикаторы изменений водного и солевого режима на надпойменных террасах долины Маныча // Теоретические вопросы фитоиндикации. — Л.: Наука, 1971. — С. 74—77.
- Згуровський М.* Україна у глобальних вимірах сталого розвитку // Дзеркало тижня. — 2006. — № 19 (598). — С. 14.

Список літератури

- Зернов С.А.* Общая гидробиология. — 2-е изд. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. — 587 с.
- Зеров Д.К.* Учение о ксеротермических периодах в ботанической географии // Материалы по истории флоры и растительности СССР. — М., 1946. — С. 407—424.
- Зеров Д.К.* Нарис розвитку рослинності на території Української РСР у четвертинному періоді на основі палеоботанічних досліджень // Бот. журн. АН УРСР. — 1952. — 9, № 4. — С. 5—19.
- Зиновьев В.П.* Экспресс-методы определения качества вод по зообентосу в реках Восточной Сибири // Методы биоиндикации и биотестирования природных вод. — Л., 1987. — № 1. — С. 127—135.
- Зинченко Т.Д.* Биоиндикация как поиск информативных компонентов водных экосистем (на примере хирономид — *Diptera, Chironomidae*) // Чтения памяти В.Я. Леванидова. — 2005. — Вып. 3. — С. 25—30.
- Злобин Ю.А.* Ценопопуляционная диагностика экотопа // Экология. — 1980. — № 2. — С. 22—30.
- Иванов Н.Н.* Мировая карта испаряемости. — Л.: Гидрометеиздат, 1957. — 40 с.
- Иванов Н.Н.* Пояса континентальности земного шара // Изв. Всесоюз. географ. о-ва. — 1959. — 91, вып. 5. — С. 410—423.
- Ипатов В.С.* О применении экологических таблиц для оценки типов леса // Вестн. Ленингр. ун-та. Биология. — 1964. — № 21. — С. 150—152.
- Ипатов В.С., Тархова Т.Н.* Исследования разногодичной изменчивости растительного покрова в таежном лесу // Ботан. журн. — 1969. — 54, № 12. — С. 1939—1950.
- Исаченко А.Г.* Введение в экологическую географию. — СПб: Изд. дом СПбГУ, 2003. — 192 с.
- Исаченко Т.И.* Опыт картографирования динамики степной растительности // Геоботан. картографирование. — М.; Л.: Наука, 1965. — С. 11—23.
- Кабиров Р.Р.* Альгоиндикация с использованием почвенных водорослей (методические аспекты) // Альгология. — 1993. — 3, № 3. — С. 73—83.
- Кабиров Р.Р.* Альготестирование и альгоиндикация. — Уфа, 1995. — 124 с.
- Казаков К.Я., Кирюшкин В.Н.* Использование природных индикаторов при дорожном строительстве и гидроресомелиорации. — Л.: Лен. НИИЛХ, 1979. — 74 с.
- Казанская Н.С., Утехин В.Д.* Опыт применения экологических шкал Л.Г. Раменского при количественном изучении динамики растительности // Ботан. журн. — 1971. — 56, № 8. — С. 1135—1140.
- Каленов Г.С.* Растительность низменных Каракумов в связи с почвенно-грунтовыми условиями. — Ашхабад: Ылым, 1973. — 142 с.
- Камелин Р.В.* Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. — Л.: Наука, 1973. — 355 с.
- Карпинский А.* Могут ли живые растения быть указателями горных пород и формаций, на которых они встречаются, и заслуживают ли местопрозябания (*stationes*) их особенного внимания геогноста? // Журн. садоводства. — 1841. — № 3. — С. 67—72.
- Карташев А.Г.* Биоиндикация экологического состояния окружающей среды. — Томск, 1991. — 192 с.
- Карцев А.А., Табасаранский З.А., Суббота М.И., Могилевский Г.А.* Геохимические методы поисков и разведки нефтяных и газовых месторождений. — М.: Гостоптехиздат, 1954. — 430 с.
- Келлер Б.А.* Семипалатинская область. Кальджирская долина // Предварительный отчет о ботанических исследованиях в Сибири и Туркестане в 1908 г. — СПб: Переселенч. упр. ГУЗиЗ, 1909. — С. 99—104.
- Келлер Б.А.* Ботанико-географические исследования в Зайсанском уезде Семипалатинской области // Тр. о-ва естествоиспытателей Казан. ун-та. — 1912. — Ч. 2. — 44, вып. 5. — С. 1—241.
- Клейтон Р.* Фотосинтез. Физические механизмы и химические модели. — М.: Мир, 1984. — 350 с.
- Климанов В.А.* К методике восстановления количественных характеристик климата прошлого // Вестн. Моск. ун-та. География. — 1976. — № 2. — С. 92—98.

Список літератури

- Климатов В.А.* Реконструкция палеотемператур и палеосадков на основе спорово-пыльцевых данных // Методы реконструкции палеоклиматов. — М.: Наука, 1985. — С. 38—48.
- Климатов В.А., Хотинский Н.А., Благовецкая Н.В.* Колебания климата за исторический период в центре Русской равнины // Изв. РАН. Сер. Геогр. — 1995. — № 1. — С. 89—91.
- Климат* в эпохи крупных биосферных перестроек / Под ред. М.А. Семихатова, Н.М. Чумакова. — М.: Наука, 2004. — 299 с.
- Кожаринов А.В.* Динамика растительного покрова Восточной Европы в позднеледниковье — голоцене. — М.: ИПЭЭ РАН, 1994. — 48 с.
- Кожевников Ю.П.* Опыт эколого-флористического сравнения типов местообитания // Экология. — 1974. — № 2. — С. 24—33.
- Кожова О.М., Ащепкова Л.Я., Ербаева Э.А. и др.* Классификация чистоты вод р. Ангары по состоянию макрозообентоса с использованием выявленных индикаторных групп организмов // Гидробиологические и ихтиологические исследования в Восточной Сибири. Чтения памяти проф. М.М. Кожова. — Иркутск, 1979. — Вып. 3. — С. 55—74.
- Козловський М.П.* Фітонематоди наземних екосистем Карпатського регіону. — Львів, 2009. — 314 с.
- Кондратюк С.Я.* Індикація стану навколишнього середовища України за допомогою лишайників. — К.: Наук. думка, 2008. — 336 с.
- Коновалов А.А., Иванов С.Н.* Реконструкция палеоклиматов по палинологическим данным // География и природные ресурсы. — Новосибирск: Изд-во СО РАН, филиал «Гео», 2006. — № 1. — С. 131—136.
- Коновалов А.А., Иванов С.Н.* Новый способ реконструкции палеоклимата по спорово-пыльцевым спектрам // Изв. Челябин. науч. центра. Биология. — 2007. — Вып. 1 (35). — С. 125—130.
- Константинов А.Р.* Атлас составляющих теплового и водного баланса Украины / Под ред. А.Р. Константинова и Н.И. Гойсы. — Л.: Гидрометеиздат, 1966. — 170 с.
- Константинов А.Р.* Испарение в природе. — Л.: Гидрометеиздат, 1968. — 532 с.
- Константинов А.С.* Общая гидробиология. — М.: Высш. шк., 1979. — 480 с.
- Корженевский В.В.* Об одном способе интерпретации экологических шкал // Экология. — 1990. — № 6. — С. 60—63.
- Корженевский В.В.* Современное состояние и уровни фитоиндикации // Журн. общ. биол. — 1992. — 53, № 5. — С. 704—714.
- Корженевский В.В., Клюкин А.А., Толстых Е.А.* Растительность как индикатор скорости склоновых процессов флишевого низкогорья Крыма // Экология. — 1983. — № 4. — С. 24—29.
- Корженевский В.В., Клюкин А.А.* Об использовании флористической классификации для индикации растительности осыпей эрозионного низкогорья Крыма // Биол. науки. — 1984. — № 12. — С. 60—64.
- Корженевский В.В., Клюкин А.А.* Биоиндикация современных процессов рельефообразования. — Ялта: ЯИМ, 2000. — 128 с.
- Корчагин А.А., Виноградов Б.В.* Фитоиндикационные исследования в СССР // Ботан. журн. — 1967. — 52, № 12. — С. 1840—1846.
- Костиков И.Ю.* Водоросли почв широколиственных лесов Правобережной Лесостепи Украины // Альгология. — 1991. — 1, № 3. — С. 42—50.
- Кочубей С.М., Кобец Н.И., Шадчина Т.М.* Спектральные свойства растений как основа методов дистанционной диагностики. — Киев, 1990. — 135 с.
- Краснов А.Н.* Травяные степи северного полушария // Изв. о-ва любителей естествознания, антропологии и этнографии. Тр. геогр. отд. — 1894. — 83, вып. 1. — С. 1—292.
- Кронберг П.* Дистанционное изучение Земли: Основы и методы дистанционных исследований в геологии. — М.: Мир, 1988. — 343 с.
- Кузнецова К.И., Корчагин О.А.* Глобальная экспансия планктонных фораминифер: триас, юра, мел // Климат в эпохи крупных биосферных перестроек / Тр. ГИН РАН. — 2004. — Вып. 550. — С. 124—148.
- Кузьмичов А.І.* Рослинність та ерозія // Укр. ботан. журн. — 1976. — 33, № 4. — С. 409—414.

Список літератури

- Кузьмичов А.І., Антонов І.С. Еколого-топографічні ряди рослинності ерозійних форм рельєфу північного сходу Чернігівщини // Там само. — 1975. — 32, № 2. — С. 217—219.
- Кулик Н.Ф. Водный режим песков аридной зоны. — Л.: Гидрометеоздат, 1979. — 280 с.
- Курочкина Л.Я. Растения-индикаторы почв целинных земель Акмолинской области // Изв. АН КазССР. Сер. Биол. — 1956. — Вып. 11. — С. 83—92.
- Кэннон Х.Л., Клейнхемпл Ф.Дж. Ботанические методы, применяемые для поисков урана // Геология атомных сырьевых материалов. — М.: Гос. науч.-техн. изд-во по геологии и охране недр, 1956. — С. 461—472.
- Лавренко Є., Зоз І. Рослинність цілини Михайлівського кінного заводу (кол. Капніста), Сумської округи // Охорона пам'яток природи на Україні. Зб. 2. — Харків, 1928. — С. 3—16.
- Ларин И.В. Определение почв и сельскохозяйственных угодий по растительному покрову в степи и полупустыне междуречья Волги и Урала. — М.; Л.: Сельхозгиз, 1953. — 152 с.
- Левитес Я.М. Историческая геология с основами палеонтологии и геологии СССР. — М.: Недра, 1970. — 288 с.
- Лисенко Г.М. Вплив режимів користування на гідротермічний та едафічний фактори степових екосистем «Михайлівської цілини» (Сумська область) // Укр. ботан. журн. — 1992а. — 49, № 1. — С. 22—27.
- Лисенко Г.М. Фітоіндикаційна оцінка провідних екологічних факторів «Хомутовського степу» (Донецька область) // Там само. — 1992б. — 49, № 5. — С. 50—54.
- Лисенко Г.М. Характеристика екологічних факторів екосистем Українського державного степового заповідника // Там само. — 1993. — 50, № 1. — С. 131—134.
- Ловеллус Н.В. Изменчивость прироста деревьев. Дендроиндикация природных процессов и антропогенных воздействий. — Л.: Наука, 1979. — 230 с.
- Лопатин В.Д. Типы режимов влажности почв в оценке их растительностью // Почвы Карелии и пути повышения их плодородия. — Петрозаводск: Карелия, 1971. — С. 80—92.
- Лосев К.С. Экологические проблемы и перспективы устойчивого развития России в XXI веке. — М.: Космосинформ, 2001. — 400 с.
- Лялько В.І., Вульфсон Л.Д., Жарый В.Ю. и др. Аэрокосмические методы в геоэкологии. — Киев: Наук. думка, 1992. — 203 с.
- Лялько В.І., Попов М.О., Сахацький О.І. та ін. Метод класифікації стану лісів за матеріалами аерокосмічної зйомки на основі принципу злиття даних // Космічна наука і технологія. — 2003. — 9, № 5/6. — С. 168—173.
- Лялько В.І., Попов М.О., Федоровський О.Д. та ін. Багатоспектральні методи дистанційного зондування Землі в задачах природокористування. — К.: Наук. думка, 2006. — 358 с.
- Ляндзберг А.Р. Биоиндикация состояния пресноводного водоема с помощью донных организмов // Исследовательская работа школьников. — 2004. — № 1. — С. 67—77.
- Макрофиты-индикаторы изменений природной среды / Д.В. Дубына, С. Гейны, З. Гроудова и др. — Киев: Наук. думка, 1993. — 435 с.
- Мальцева А.И. Почвенные водоросли как индикаторы пригодности отвалов шахтных пород для биологической рекультивации // Тр. Міжнар. конф. «Питання біоіндикації і екології» (21—24 вер. 1998 р., Запоріжжя). — Запоріжжя, 1998. — С. 23.
- Мальцева А.І. Грунтові водорості деяких засоленних ґрунтів Північно-Західного Приазов'я // Екологія та ноосферологія. — 2000. — 9, № 1—2. — С. 92—97.
- Мальцева А.І. Грунтові водорості лісів степової зони України. — Мелітополь: Люкс, 2009. — 312 с.
- Малюга Д.П. О почвах и растениях как поисковом признаке на металлы // Изв. АН СССР. Сер. Геол. — 1947. — № 3. — С. 135—138.
- Малюга Д.П. Опыт применения биогеохимического метода поисков рудных месторождений на Южном Урале // Тр. биохим. лаб. — 1954. — № 10. — С. 64—69.
- Малюга Д.П. Биогеохимический метод поиска рудных месторождений (принцип и практика поисков). — М.: Изд-во АН СССР, 1963. — 264 с.

Список літератури

- Мамчур З.* Бріоіндикація забруднення повітря у м. Львові та на його околицях // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. Біол. — 2005. — Вип. 40. — С. 59—67.
- Мартин Ю.Л.* Использование лишайников как индикаторов времени обнажения горных пород // Теоретические вопросы фитоиндикации. — Л.: Наука, 1971. — С. 105—109.
- Маслов А.А.* К оценке параметров экологических ниш лесных растений при помощи индикационных шкал // Перспективы теории фитоценологии: Тез. симп. (Лаэлату-Пухту, 16—20 мая 1988 г.) — Тарту: ИЗИБАН ЭССР, 1988. — С. 105—110.
- Мельников Е.С., Вейсман Л.И., Крицук Л.И. и др.* Ландшафтные индикаторы инженерно-геокриологических условий севера Западной Сибири и их дешифровочные признаки. — М.: Недра, 1974. — 132 с.
- Методы* изучения и расчета водного баланса / Отв. ред. А.А. Соколов. — Л.: Гидрометеоздат, 1981. — 398 с.
- Милкина Л.И.* Мезоструктура коренного лесного покрова бассейна р. Прут (Украинские Карпаты) и закономерности ее формирования // Ботан. журн. — 1985. — **70**, № 9. — С. 1167—1176.
- Минин А.А.* Изменения в сроках наступления некоторых фенологических явлений у деревьев на Русской равнине за последние 30 лет // Там же. — 1998. — **83**, № 6. — С. 73—78.
- Минин А.А.* Фенология Русской равнины: материалы и обобщения. — М.: Изд-во АБФ/АБФ, 2000. — 160 с.
- Минин А.А.* Деревья и птицы об изменениях климата // Химия и жизнь. — 2002. — № 2. — С. 38—40.
- Минин А.А.* Природа и город: грани взаимодействия // Архитектура и строительство. — Минск, 2009. — № 1/2. — С. 51—55.
- Миркин Б.М., Розенберг Г.С.* Фитоценология. — М.: Наука, 1978. — 211 с.
- Миркин Б.М., Розенберг Г.С.* Количественные методы классификации, ординации и геоботанической индикации // Итоги науки и техники. Сер. Ботан. — 1979. — **3**. — С. 71—137.
- Мовчан Я.И., Семичаевский В.Д.* Дистанционная фитоиндикация: логико-методологические и конкретно-научные аспекты. — Препринт АН УССР, Ин-т ботаники. — Киев, 1991. — 44 с.
- Мовчан Я.И., Каневский В.А., Семичаевский В.Д. и др.* Фитоиндикация в дистанционных исследованиях. — Киев: Наук. думка, 1993. — 309 с.
- Молчанов А.А.* Дендроклиматические основы прогнозов погоды. — М.: Наука, 1976. — 168 с.
- Морозов Г.Ф.* Учение о лесе. — Л.: Госиздат, 1926. — 368 с.
- Москвич Н.П.* Опыт использования водорослей при изучении санитарного состояния почв // Ботан. журн. — 1973. — **58**, № 3. — С. 412—416.
- Мяло Е.Г.* Нерешенные вопросы индикационной геоботаники // Ландшафтная индикация для рационального использования природных ресурсов. — М.: МФ ГО СССР, 1988. — С. 40—49.
- Мяло Е.Г., Горяинова И.Н.* Современные проблемы геоботанической индикации // Итоги науки и техники / ВИНТИ Сер. Биogeография. — 1980. — **3**. — С. 22—56.
- Наугольных С.В.* Палеопочвы перми и раннего триаса. Климат в эпохи крупных биосферных перестроек // Тр. ГИН РАН. — 2004. — Вып. 550. — С. 221—229.
- Наумов П.П.* Методические и методологические концепции комплексной системы биоэкологического мониторинга и автоматизированного управления природными ресурсами Прибалтийского национального парка. Эколого-географическая характеристика зооценозов Прибайкалья. — Иркутск: Иркутский гос. пед. ин-т, 1995. — С. 149—158.
- Нейштадт М.И.* Палинология в СССР. История и библиография. — М.: Изд-во АН СССР. — 1960. — 271 с.
- Некрасова К.А., Бусигина Е.А.* Использование фитоценологических методов при изучении формирования водорослевых группировок под влиянием минеральных удобрений // Ботан. журн. — 1992. — **67**, № 4. — С. 687—692.
- Несветайлова Н.Г.* О растительности битуминых грунтов // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол. — 1953. — **58**, вып. 6. — С. 55—62.

Список литературы

- Несветайлова Н.Г.* О геоботаническом методе поисков медных и полиметаллических руд // Разведка и охрана недр. — М., 1955. — № 4. — С. 34—39.
- Несветайлова Н.Г.* Поиски руд по растениям. — М.: Недра, 1970. — 96 с.
- Никитин Д.П., Новиков Ю.В.* Окружающая среда и человек. — М.: Высш. шк., 1980. — 424 с.
- Никонов А.А., Шабалина Т.Ю.* Лихенометрический метод датирования сейсмодислокаций (методические аспекты и опыт использования в горах юга Средней Азии). — М.: Наука, 1986. — 185 с.
- Ниценко А.А.* Рецензия на книгу: Л.Г. Раменский и др. «Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову», 1956 // Ботан. журн. — 1957. — 42, № 7. — С. 1110—1114.
- Новичкова-Иванова Л.Н.* Почвенные водоросли фитоценозов Сахаро-Гоббийской пустынной области. — Л.: Наука, 1980. — 255 с.
- Панкратова Е.М.* Динамика накопления азота водорослями на пойменных почвах умеренной зоны. Биодинамика и плодородие почвы // Материалы II симп. «Биодинамика почв». — Таллин, 1979. — С. 143—146.
- Панфилов Д.В.* Применение территориальной экологической схемы для исследований местообитаний насекомых // Исследования географических природных ресурсов животного и растительного мира. — М.: Изд-во АН СССР, 1962. — С. 235—241.
- Пареле Э.А., Астапенко Е.Б.* Тубифициды (*Oligochaeta: Tubificidae*) — индикаторы качества водоемов // Изв. АН ЛатвССР. — 1975. — № 9 (338). — С. 44—46.
- Плюта П.Г.* Екологічні режими фітоценозів степової частини Побужжя (Миколаївська область) // Укр. ботан. журн. — 1992а. — 49, № 5. — С. 44—49.
- Плюта П.Г.* Прогнозирование изменений растительного покрова в зоне влияния водохранилищ // Гидротехн. стр-во. — 1992б. — № 3. — С. 8—12.
- Погребняк П.С.* Лісорослинні умови Правобережного Полісся України // Пр. з лісов. досвідн. справи на Україні. — 1927. — Вип. 7. — С. 5—58.
- Погребняк П.С.* Дослідження ґрунтів і кореневих систем у дібровах. Ч. 1: (1928—1938 рр.) // Праці Ін-ту лісівництва АН УРСР. — 1949. — 1. — С. 10—67.
- Погребняк П.С.* Дослідження ґрунтів і кореневих систем в лісах Полісся Української РСР // Там само. — 1951. — 2. — С. 3—42.
- Погребняк П.С.* Основы лесной типологии. — Киев: Изд-во АН УССР, 1955. — 456 с.
- Полищук В.В., Гавришова Н.А., Гарасевич И.Г.* Методика изучения качества поверхностных вод в различных природных зонах Украины // Комплексные географические исследования проблем рационального природопользования. — Киев: Наук. думка, 1984. — С. 102—119.
- Попов М.Г.* Эндемические виды грязевого вулкана Мугунтан // Ботан. журн. — 1949. — 34, № 5. — С. 486—492.
- Попов М.Г.* Основы флорогенетики. — М.: Изд-во АН СССР, 1963. — 135 с.
- Попова Н.В.* Диагностика устойчивости экосистем по интенсивности процессов трансформации органического вещества // Экологические системы и приборы. — 2007. — № 5. — С. 3—5.
- Преображенская Н.Н.* Значение чагылов при поисках неглубоко залегающих пресных и слабосоленоватых вод в Северном Прикаспии // Геоботанические методы при гидрогеологических и инженерно-геологических исследованиях. — М.: ВСЕГИНГЕО, 1962. — С. 35—41.
- Прижуков Ф.Б.* Опыт оценки растительности поймы р. Луги по экологическим таблицам Л.Г. Раменского // Ботан. журн. — 1962. — 47, № 1. — С. 92—95.
- Приклонский В.А.* Растительность и грунтовые воды // Гидрогеология и инж. геология. — 1935. — № 1. — С. 19—27.
- Приходькова Л.П.* Синезеленые водоросли почв степной зоны Украины. — Киев: Наук. думка, 1992. — 218 с.
- Пфанцагель И.* Теория измерений. — М.: Мир, 1976. — 248 с.
- Работнов Т.А.* К методике составления экологических шкал // Ботан. журн. — 1958. — 43, № 4. — С. 518—527.

Список літератури

- Работнов Т.А.* Фитоценология: Учебное пособие для биологических факультетов вузов. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1978. — 384 с.
- Разумовский Л.В.* Биоиндикация уровня антропогенной нагрузки на тундровые и лесотундровые ландшафты по диатомовым комплексам озер Кольского полуострова. — М.: ИРЦ Газпром. Сер. охрана человека и окруж. среды в газ. пром-сти, 1997. — 92 с.
- Разумовский Л.В.* Реконструкция климатических циклов потепления и похолодания по диатомовым комплексам из озерных отложений // Морфология, клеточная биология, экология, флористика и история развития диатомовых водорослей: Материалы X междунар. науч. конф. диатомологов стран СНГ. — Минск: БГПУ, 2007. — С. 218—221.
- Раменский Л.Г.* К методике сравнительной обработки и систематизации списков растительности и других объектов, определяемых несколькими несходно действующими факторами // Тр. совещ. по вопросам луговедения и опытного луговодства. — М.: Сельхозгиз, 1929. — Вып. 2. — С. 11—36.
- Раменский Л.Г.* Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. — М.: Сельхозгиз, 1938. — 620 с.
- Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипин Н.А.* Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. — М.: Сельхозгиз, 1956. — 472 с.
- Рамзаев Ф.С.* Растения как показатели интенсивности эрозии // Ботан. журн. — 1956. — **41**, № 3. — С. 371—379.
- Реймерс Н.Ф.* Природопользование. Словарь-справочник. — М.: Мысль, 1990. — 639 с.
- Рейнтам Л., Роома И.* О растениях-индикаторах водного режима и реакции почв // Ежегодник Общества естествоиспытателей. 1958. — Таллин: Эстгосиздат, 1959. — **51**. — С. 171—182.
- Римкус К.А.* Индикационное значение растительности для характеристики выхода подземных вод // Науч. тр. Литов. с.-х. акад. — 1970. — **16**, вып. 4. — С. 39—48.
- Роде А.А., Смирнов В.Н.* Почвоведение. — 2-е изд., испр. и доп. — М.: Высш. шк., 1972. — 480 с.
- Родман Л.С., Левин В.Л., Поликарпова Л.Д.* Опыт количественной характеристики гидроиндикационного значения растительности северо-западного Прикаспия // Биол. науки. — 1960. — № 3. — С. 146—153.
- Розенберг Г.С.* Сравнения различных методов экологического прогнозирования. Прогноз структуры экосистем (на примерах геоботанической индикации) // Экология. — 1980. — № 4. — С. 5—12.
- Романенко В.Д.* Основи гідроекології. — К.: Обереги, 2001. — 712 с.
- Романенко В.Д., Жукінський В.М., Оксіюк О.П. та ін.* Методика екологічної оцінки якості поверхневих вод за відповідними категоріями. — К.: Символ-Т, 1998. — 28 с.
- Романова Е.А.* Геоботанические основы гидрологического изучения верховых болот. — Л.: Гидрометеиздат, 1961. — 244 с.
- Романова Е.Н., Мосолова Г.И., Береснева И.А.* Микроклиматология и ее значение для сельского хозяйства. — Л.: Гидрометеиздат, 1983. — 246 с.
- Роотс О.О.* Общие закономерности накопления полихлорвиниловых бифенилов и хлорорганических пестицидов в планктоне и рыбах Балтийского моря // Эксперим. вод. токсикология. — 1990. — № 3. — С. 39—43.
- Рулье К.Ф.* Жизнь животных по отношению к внешним условиям: три публ. лекции, читанные ординарным профессором К. Рулье в 1851 г. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1852. — 121 с.
- Рябогина Н.Е.* Очаги культивирования злаков в древности на территории Западной Сибири по палеоботаническим данным // Информ. вестн. ВОГиС. — 2006. — **10**, № 3. — С. 572—579.
- Савельева Л.Н.* О применении экологических шкал для диагностики типов леса // Деп. в ВИНТИ № 8388, 1988. — 21 с.
- Савоскул О.С.* Лихенометрический метод датирования голоценовых отложений (обзор отечественной литературы) // Изв. РАН. Сер. Геогр. — 1995. — № 5. — С. 94—101.
- Садов А.В., Бурлешин М.И., Викторов А.С.* Аэрокосмические методы поисков подземных вод. — М.: Недра, 1985. — 144 с.

Список літератури

- Самойлов Ю.И. Некоторые результаты сравнения экологических шкал Раменского, Эллеберга, Хундта и Клаппа // Ботан. журн. — 1973. — **58**, № 5. — С. 646—655.
- Самойлов Ю.И. Экологические шкалы Л.Г. Раменского и аспекты их применения // Там же. — 1986. — **71**, № 2. — С. 137—147.
- Санникова Т.И. Опыт экологической классификации пойменных лугов р. Сейм // Вопросы ботаники. Науч. тр. Курск. пед. ин-та. — 1972. — **10** (89). — С. 15—29.
- Свирижев Ю.М., Логофет Д.О. Устойчивость биологических сообществ. — М.: Наука, 1978. — 350 с.
- Се Сюе-дзинь, Сюй Бай-лян. *Eschscholtzia haichowensis* Sun. — растение, указывающее на наличие меднорудных залежей // Реф. журн. «Геология и география». — 1954. — № 2. — 82 с.
- Сергейчик С.А., Сергейчик А.А., Сидорович Е.А. Экологическая физиология хвойных пород Беларуси в техногенной среде. — Минск: Бел. навука, 1998. — 199 с.
- Серебрянная Т.А. Фитоиндикационные методы в геоморфологии // Итоги науки и техники. — ВИНТИ АН СССР. Сер. Геоморфология. — 1989. — **8**. — 156 с.
- Синицин В.М. Введение в палеоклиматологию. — Л.: Недра, 1967. — 248 с.
- Сладков А.Н. Введение в спорово-пыльцевой анализ. — М.: Наука, 1967. — 270 с.
- Соболев Л.Н. Опыт комплексной характеристики угодий на основе территориальных экологических схем // Изв. АН СССР. Сер. Геогр. — 1955. — № 6. — С. 36—42.
- Соболев Л.Н. Опыт построения территориальной экологической схемы местообитаний растительности для степной зоны Казахстана // Исследования географии природных ресурсов животного и растительного мира. — М.: Изд-во АН СССР, 1962. — С. 199—227.
- Соболев Л.Н. О некоторых вопросах экологического почвоведения // Почвоведение. — 1966. — № 10. — С. 1—10.
- Соколов В.А. Миграция газа и нефти. — М.: Изд-во АН СССР, 1956. — 352 с.
- Справочник-определитель литологического состава поверхностных отложений и глубины залегания подземных вод / Под ред. Н.Г. Верейского, Е.А. Востоковой. — М.: Сельхозгиз, 1963. — 264 с.
- Стасенко В.А., Швиндлерман С.П., Осипова Л.М. Фитоиндикационные возможности морфологических форм *Robinia pseudoacacia* L. в условиях загрязнения отходами металлургического производства // Тези міжнар. конф. «Питання біоіндикації і екології», Запоріжжя, 21—24 вер. 1998 р. — Запоріжжя, 1998. — С. 35.
- Степанов А.М. Биоиндикация на уровне экосистем // Биоиндикация и биомониторинг. — М., 1991. — С. 59—64.
- Стёпочкина О.Е., Севастьянов Д.В. Дендроиндикация состояния прибрежных экотопов в котловине оз. Водлозеро // Вест. СПб ун-та. — 1999. — Сер. 7, № 3. — С. 94—99.
- Сторожева М.М. Тератологические явления у анемоны (*Pulsatilla patens* L.) // Тр. биогеохим. лаб. Ин-та геохимии и аналит. химии АН СССР. — М., 1954 — **10**. — С. 31—34.
- Стрижев А.Н. Календарь русской природы. — М.: Моск. рабочий, 1972. — 232 с.
- Стрижев А.Н. Календарь русской природы. — М.: Колос, 1993. — 320 с.
- Сукачев В.Н. Краткое руководство к исследованию типов лесов. — М.: Новая деревня, 1927. — 150 с.
- Сукачев В.Н. Дендрология с основами лесной геоботаники. — Л.: Гослестехиздат, 1938. — 576 с.
- Сукачев В.Н. Основные понятия лесной биогеоценологии // Основы лесной биогеоценологии. — М.: Наука, 1964. — С. 3—49.
- Суценыя В.А. Внутриландшафтная структура растительного покрова и ее индикационное значение в народном хозяйстве. — М., 1981. — С. 56—73.
- Танфильев Г.И. Пределы лесов на юге России // Тр. экспед., снаряж. Лесн. департ. под руков. проф. В.В. Докучаева. — 1894. — **2**, вып. 1. — С. 1—167.
- Танфильев Г.И. Ботанико-географические исследования в степной полосе // Там же. — 1898. — **2**, вып. 2. — С. 1—135.
- Танфильев Г.И. К вопросу о причинах безлесья Крымской яйлы // СПб ботан. сада. — 1902. — **2**, вып. 1. — С. 3—11.
- Тейт Р.Ш. Органическое вещество почвы. — М.: Мир, 1991. — 399 с.

Список літератури

- Тетерюк Л.В.* Опыт применения фитоиндикационных экологических шкал для выявления неблагоприятных факторов на границе распространения вида // Экология. — 2000. — № 4. — С. 276—280.
- Тиссен С.* Геохимические и фитобиологические связи в свете прикладной геофизики // Геохимические методы поисков рудных месторождений. — М.: Изд-во иностр. лит., 1954. — С. 325—372.
- Ткаченко В.С.* Зміни екологічних факторів в ході сукцесії рослинності лучного степу та їх прогноз // Фітоіндикація екологічних факторів / Я.П. Дідух, П.Г. Плюта. — К.: Ін-т ботаніки НАН України, 1994. — С. 209—227.
- Ткаченко В.С.* Синфітоіндикація саморозвитку і біфуркаційний механізм структурогенезу фітосистем Хомутовського степу // Вісті БЗ «Асканія-Нова». — 2008. — 10. — С. 5—17.
- Ткаченко В.С., Лисенко Г.М., Вакал А.П.* Зміни екоотопів лучного степу «Михайлівської цілини» в ході резерватної сукцесії // Укр. ботан. журн. — 1993. — 50, № 3. — С. 50—56.
- Толстых Е.А., Клюкин А.А.* Методика измерения количественных параметров экзогенных геологических процессов. — М.: Недра, 1984. — 117 с.
- Трасс Х.Х.* Лихеноиндикационные индексы и SO₂ // Биогеохимический круговорот веществ в биосфере. — М.: Наука, 1987. — С. 111—115.
- Турманіна В.І.* Основні напрямки геоботанічних досліджень при вивченні селів // Селі України. — К.: Наук. думка, 1966. — С. 82—88.
- Турманіна В.І.* Растительность как индикатор лавин, селей, оползней // Теоретические вопросы фитоиндикации. — Л.: Наука, 1971. — С. 92—96.
- Турманіна В.І.* Растения рассказывают. — М.: Мысль, 1987. — 156 с.
- Турманіна В.І.* Современное состояние методов фитоиндикации // Ландшафтная индикация для рационального использования природных ресурсов. — М.: МФ ГО СССР, 1988. — С. 30—39.
- Уатт К.Е.Ф.* Экология и управление природными ресурсами: количественный подход. — М.: Мир, 1971. — 463 с.
- Уиттекер Р.* Сообщества и экосистемы. — М.: Прогресс, 1980. — 237 с.
- Унифицированные методы исследования качества вод: Методы биол. анализа вод.* — М.: СЭВ, 1976. — Т. 3. — 185 с.
- Утехин В.Д.* Первичная биологическая продуктивность лесостепных экосистем. — М.: Наука, 1977. — 46 с.
- Уфимцева М.Д., Терехина Н.В.* Фитоиндикация экологического состояния урбогеосистем Санкт-Петербурга. — СПб: Наука, 2005. — 340 с.
- Федорончук М.М., Дідух Я.П.* Екофлора України. — К.: Фітосоціоцентр, 2002. — Т. 3. — 496 с.
- Федорчук В.Н.* Совместное использование методов Браун-Бланке и Раменского для выделения экологически однородных групп лесных сообществ // Ботан. журн. — 1976. — 61, № 6. — С. 859—868.
- Федорчук В.Н.* О связи производительности древостоев с оценками лесных сообществ по экологическим шкалам // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол. — 1987. — 92, вып. 2. — С. 80—87.
- Харин Н.Г.* Дистанционные методы изучения растительности. — М.: Наука, 1975. — 131 с.
- Ходашова К.С.* Опыт применения территориальной экологической схемы для выяснения закономерностей ландшафтно-географического расширения грызунов // Исследования географии природных ресурсов животного и растительного мира. — М.: Изд-во АН СССР, 1962. — С. 228—234.
- Хокс Х.А.* Биологический контроль качества речной воды // Научные основы контроля качества поверхностных вод по гидробиологическим показателям. — Л.: Гидрометеоиздат, 1977. — С. 176—188.
- Христофорова М.К.* Биоиндикация и мониторинг загрязнения морских вод тяжелыми металлами. — Л.: Наука, 1989. — 192 с.
- Цаценкин И.А.* Экологическая оценка кормовых угодий Карпат и Балкан по растительному покрову. — М.: ВНИИ кормов, 1970. — 250 с.
- Цаценкин И.А., Касач А.Е.* Экологическая оценка пастбищ и сенокосов Памира по растительному покрову. — Душанбе: Дониш, 1970. — 96 с.

Список літератури

- Цаценкин И.А., Дмитриева С.И., Беляева Н.В., Савченко И.В.* Методические указания по экологической оценке кормовых угодий лесостепной и степной зон Сибири по растительному покрову. — М.: ВНИИ кормов, 1974. — 248 с.
- Цыганов Д.Н.* Экоморфы флоры хвойно-широколиственных лесов. — М.: Наука, 1976. — 60 с.
- Цыганов Д.Н.* Фитоиндикация экологических факторов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. — М.: Наука, 1983. — 198 с.
- Чалидзе Ф.Н.* Растительность долины р. Сыр-Дарья как индикатор механического состава почвогрунтов // Уч. зап. Моск. обл. пед. ин-та. Сер. естеств.-геогр. — 1964. — 153. — С. 185—204.
- Чоботарева Н.С., Данилова-Макарычева И.А.* Последнее оледенение Европы и его геохронология. — М.: Наука, 1974. — 216 с.
- Червона книга України. Рослинний світ / За заг. ред. Я.П. Дідуха.* — К.: Глобалконсалтинг, 2009. — 900 с.
- Червко С.П.* Почвенные водоросли искусственных лесных насаждений Приазовья и их индикаторная роль // Питання біоіндикації і екології: Тези міжнар. конф. (21—24 вер. 1998 р., Запоріжжя). — Запоріжжя, 1998. — С. 39.
- Чумаков Н.М.* Климатическая зональность и климат мелового периода // Климат в эпохи крупных перестроек биосферы. — М.: Наука, 2004. — С. 44—51 (Тр. ГИН РАН. Вып. 550). — С. 103—123.
- Шафер В.* Основы общей географии растений. — М.: Изд-во иностр. лит., 1956. — 380 с.
- Швец В.М.* Органические вещества подземных вод как нефтепоисковые показатели // Органические вещества и микрофлора подземных вод и их нефтепоисковое значение / Тр. ВСЕИНГЕО. Темат. Сборник. — М., 1970. — Вып. 26. — С. 6—29.
- Швыряева А.М.* О возможности применения биогеохимического метода при поисках борного сырья // Геохимические поиски рудных месторождений в СССР. — М.: Госгеолтехиздат, 1957. — 467 с.
- Швыряева А.М.* Перспективы использования синузального строения фитоценозов для индикаторных целей // Теоретические вопросы фитоиндикации. — М.: Наука, 1971. — С. 44—50.
- Шведов Ф.Н.* Дерево как летопись засух // Метеоролог. вестн. — 1892. — № 5. — С. 163—178.
- Шевицова Л.В.* Биоиндикация качества воды по зообрастаниям // Гидробиол. журн. — 1988. — 24, № 4. — С. 42—48.
- Шевченко Л.А.* О возможности использования ландшафтных индикаторов при оценке условий движения транспорта на болотах // Тр. Моск. о-ва испытателей природы. — 1970. — 36. — С. 76—86.
- Шеховцов А.А.* Применение основного набора экологических показателей для стран Восточной Европы, Кавказа и Центральной Азии (ВЕКЦА). Рабочая группа ЕЭК ООН по мониторингу и оценке окружающей среды. — Женева, 2004. — 21 с.
- Шитиков В.К., Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д.* Количественная гидроэкология: методы системной идентификации. — Тольятти: ИЭВБ РАН, 2003. — 463 с.
- Шмидт В.М.* Статистические методы в сравнительной флористике. — Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1960. — 176 с.
- Шнелле Ф.* Фенология растений. — Л.: Гидрометеиздат, 1961. — 240 с.
- Шнитников А.В.* Изменчивость общей увлажненности материков северного полушария // Зап. геогр. о-ва СССР. Нов. сер. — 1957. — 16. — С. 1—366.
- Шнитников А.В.* Внутривековая изменчивость компонентов общей увлажненности. — Л.: Наука, 1969. — 245 с.
- Штина Э.А.* Почвенные водоросли как экологические индикаторы // Ботан. журн. — 1990. — 75, № 4. — С. 441—453.
- Штина Э.А., Голлербах М.М.* Экология почвенных водорослей. — М.: Наука, 1976. — 143 с.
- Штина Э.А., Антипина Г.С., Козловская Л.С.* Альгофлора болот Карелии и ее динамика. — Л.: Наука, 1981а. — 272 с.

Список літератури

- Штина Э.А., Козловская Л.С., Некрасова К.А.* О взаимоотношениях почвенных олигохет и водорослей // Экология. — 1981б. — № 1. — С. 55—60.
- Штина Э.А., Зенова Г.М., Манучарова Н.А.* Альгологический мониторинг почв // Почвоведение. — 1998. — № 12. — С. 1449—1461.
- Шуберт Р.* Основные принципы методов биоиндикации // Изучение загрязнения окружающей природной среды и его влияния на биосферу: Материалы 3-го заседания междунар. раб. группы по проекту № 14 МАБ ЮНЕСКО. — Л., 1986. — С. 112—122.
- Шуберт Р.* Биоиндикация загрязнения наземных экосистем. — М.: Мир, 1988. — 350 с.
- Шульц Г.Э.* Общая фенология. — Л.: Наука, 1981. — 188 с.
- Экологическая оценка кормовых угодий Кавказа по растительному покрову /* Под ред. И.А. Цаценкина. — М.: ВНИИ кормов, 1968. — 209 с.
- Юденфренд С.* Флуоресцентный анализ в биологии и медицине. — М.: Мир, 1965. — С. 219—262.
- Юрцев Б.А.* Общие и региональные вопросы изучения истории растительного покрова // Основные проблемы современной геоботаники. — Л.: Наука, 1968. — С. 82—94.
- Яковлев В.А.* Методы оценки качества вод по зообентосу озера Имандра // Мониторинг природной среды Кольского Севера. — Апатиты, 1984. — С. 39—50.
- Яковлев В.А.* Оценка качества поверхностных вод Кольского Севера по гидробиологическим показателям и данным биотестирования (практические рекомендации). — Апатиты, 1988. — 27 с.
- Ярошенко П.Д.* Растительность грязевых вулканов совхоза Кара-Бата // Ботан. сб. Азерб. ГНИИ. — 1927. — С. 26—31.
- Ярошенко П.Д.* К генезису растительности грязевых вулканов близ совхоза Кара-Чала в Ширвани // Там же. — 1932. — Вып. 1. — С. 125—136.
- Adams K.J., Preston C.D.* Evidence for the effects of atmospheric pollution on bryophytes from national and local recording // Biological recording of changes in British wildlife (ITE Symposium, 26) / Ed. by P.T. Harding. — London: HMSO, 1992. — P. 31—43.
- Ahmadjian V.* The Lichen Symbiosis. — New York: John Wiley and Sons, 1993. — 250 p.
- Aichinger E.* Pflanzen als forstliche Standortsanzeiger. — Wien: Österr. Agrorverlag, 1967. — 367 S.
- Alexandrov B.G., Zaitsev Yu.P.* Black Sea biodiversity in eutrophication conditions // Conservation of the Biological Diversity as a Prerequisite for Sustainable Development in the Black Sea Region. — Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 1998. — P. 221—234.
- Algae as Ecological Indicators /* Ed. by L.E. Shubert // Amer. Sci. — 1986. — **74**. — Iss. 4. — P. 432—442.
- Ambros Z.* Bioindikace abiotického prostředí lesních ekosystémů // Acta Univ. agricult. Brno. Ser. C. — 1988. — **54**. — S. 3—4. — S. 367—392.
- Amdei G.* Specie di plante osservate nei terreni serpentinosi // Atti 3-Firenze: Rinnione Scientiati Italiani, 1841. — P. 523—524.
- Andrae C.J.* Mitteilung über *Arabis halleri* // Corr. Blatt. Rheinlande. — Westfalen: Verhandl. Naturhist. Ver. Preuss, 1882. — **39**. — S. 108—110.
- Antonovics J., Bradshaw A.D., Turner R.G.* Heavy metal tolerance in plants // Adv. Ecol. Res. — 1971. — **7**. — P. 1—85.
- Aptroot A., van Herk C.M.* Further evidence of the effects of global warming on lichens, particularly those with Trentepohlia phycobionts // Environ. Pollut. — 2007. — **146**. — P. 299—310.
- Arndt U.* Bioindication and the European perspective and position // Ecological Indicators / Ed. by D.H. McKenzie, D.E. Hyatt, V.J. McDonald. — New York: Elsevier Appl. Sci., 1992. — Vol. 2. — P. 1485—1490.
- Backer A.J.M.* Accumulators and excluders — strategies in the response of plants to heavy metals // J. Plant Nutr. — 1981. — **3**. — P. 643—654.
- Barkman I.I.* Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes // Assen. — 1958. — 628 p.
- Barrett G.W., Van Dyne G.M., Odum E.P.* Stress ecology. Varying susceptibilities to local extinction // Bioscience. — 1976. — **26**. — P. 192—194.

Список літератури

- Bateman W.G., Wells L.S.* Copper in the flora of a copper-tailing region // J. Amer. Chem. Soc. — 1917. — **39**, N 4. — P. 811—819.
- Beyschlag F., Krusch P., Vogt J.* Die Lagerstätten der nutzbarer Mineralien und Gesteine nach Form, Inhalt und Entstehung. — Stuttgart: Hiilfe Erllagerstätten Allgemeines, 1910—1913. — Bd. 1—2. — C. 48—57.
- Berger R., Bergstöm L., Granili E., Kautsky L.* How does eutophication affect different life stages of *Fucus vesiculosus* in the Baltic Sea? // Hydrobiologia. — 2004. — **514**, N 1—3. — P. 243—248.
- Bertalanfi van K.* An Outline of general system theory // Brit. J. Phil. Sci. — 1950. — **1**. — P. 139—164.
- Bertolini G., Koehler C., Moya I., Schmuck G.* Consideration on the possibility of infield remote sensing of health state of plants via registration of chlorophyll fluorescence: Application of Chlorophyll Fluorescence / Ed. by H.K. Lichtenthaler. — Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 1988. — P. 299—306.
- Beschel R.E.* A project to use lichens as indicators of climate and time. — Arctic, 1957. — 10 p.
- Bharali B., Bates I.W.* Detoxification of dissolved SO₂ (bisulfite) by soil cations influence bryophyte susceptibility to bisulfite // Ann. Bot. — 2002. — **90**. — P. 337—343.
- Biological indicators in environmental protection* / Ed. M. Kovacs. — Budapest, 1992. — 207 p.
- Blume H.P., Succop H.* Okologisch Bedeutung anthropogener Boden vergnederungen // Schr. Reihe Vegetationskunde. — 1976. — **10**. — S. 75—89.
- Böcker R., Kowarik I., Bornkamm R.* Untersuchungen zur Anwendung der Zeigerwerte nach Ellenberg // Verh. Ges. Ökol. — 1983. — **11**. — S. 35—56.
- Bodrogköz Gy.* Ten-years changes in community structures, soil and hydroecological conditions of the vegetation in the protection area at Mártély // Tiscia. — 1982. — **17**. — P. 89—130.
- Borowiec S., Kowarowski J., Kutyna I.* Ellenberg's bioindicative method for cartographic presentation of habitat conditions in the Agricultural Experimental Centre Przylep // Zesz. Nauk. Acad. Roin. — 1973. — **39**. — P. 23—33.
- Bossel H.* Indicators for Sustainable Development: Theory, Methods, Applications // Int. Institute for Sustainable Development. — Monitoba, Canada: IISD. — 1999.
- Bowen H.J.M.* Trace elements in biochemistry. — New York, 1966. — Vol. 50. — 241 p.
- Bracker H.H.* Die grünlandsoziologische Erfassung von Feuchtestufen zur Kennzeichnung des natürlichen Standorts // Der Kulturtechniker. — 1960. — **48**. — S. 534—559.
- Braun-Blanquet J.* Pflanzensoziologie. Grundzuge der Vegetationskunde // Aufl. — Wien; New York, 1964. — 865 s.
- Briemle G.* Erfolge und Misserfolge bei der Pflege eines Feuchtbiosphären Anwendbarkeit ökologischer Wertzahlen // Telma. — 1988. — **18**. — S. 311—332.
- Brinkhurst R.O.* The tubificidae (*Oligochaeta*) polluted waters // Verh. int. Verein. theor. angew. Limnol. — 1966. — **16**. — P. 854—859.
- Brodo I.M.* Lichen growth and cities: a study on Long Island, New York // The Briologist. — 1966. — **69**. — P. 427—449.
- Brooks D.R., Wiley E.O.* Evolution as Entropy // Toward a Unified Theory of Biology (2nd ed). — Chicago: Univ. Chicago Press, 1986. — 335 p.
- Brooks R.R.* Geobotany and biochemistry in mineral exploration. — New York: Harper and Row, 1972. — 290 p.
- Brooks R.R.* Biological methods of prospecting for minerals. — New York: Wiley, 1983. — 322 p.
- Brooks R.R.* Serpentine and its vegetation: A multidisciplinary approach // Ecology, Phytogeography and Physiology Series. — Portland, Oregon, USA: Dioscorides Press, 1987. — Vol. 1. — 454 p.
- Brown D.H.* Sequential elution procedures for establishing the cellular distribution patterns of metals in cryptogamic plants // Bioindicators of Environmental Health / Eds M. Munawar, O. Hanninen, S. Roy et al. — Amsterdam: SBP Acad. Publ., 1995. — P. 203—209.
- Brown K.S.* Conservation of neotropical environments: insects as indicators // The Conservation of Insects and their Habitats / Eds N.M. Collins, I.A. Thomas. — London: Acad. Press, 1991. — P. 350—404.

Список літератури

- Buffon G.-L.L.* Les époques de la nature // Histoire Naturelle. — 1778. — **50**, suppl. — P. 1—254.
- Bull W.B.* Lichen dating of earthquake-generated region rock-fall events. Southern Alps, New Zealand // GSA Bulletin. — 1998. — **110**, N 1. — P. 60—84.
- Cairns J., Albaugh D.W., Busey F., Chanay M.D.* The sequential comparison index — a simplified method for non-biologists to estimate relative differences in biological diversity in stream pollution studies // J. Water Pollut. Control Fed. — 1968. — **40**, N 9. — P. 1607—1613.
- Cajander A.K.* Studien über die Moore Finnlands. — Helsingfors: Kaiser. Senat, 1913. — 208 S.
- Calow P.* Can ecosystems be healthy? Critical consideration of concepts // J. Aquatic Ecosystem Health. — 1991. — P. 1—5.
- Cannon H.L.* Description of indicator plants and methods of botanical prospecting for uranium deposits on the Colorado Plateau. In Contributions to the geology of uranium // Bull. U. S. Geol. Surv. — 1955. — N 1030. — P. 399—515.
- Cannon H.L.* Botanical prospecting for ore deposits // Science. — 1960. — **132**. — P. 591—598.
- Cannon H.L.* The use of plant indicators in ground water surveys, geologic mapping, and mineral prospecting // Taxon. — 1971. — **20**. — P. 227—256.
- Chen J., Sannders S.C., Crow T.R. et al.* Microclimate in Forest Ecosystem and Landscape Ecology // Bioscience. — 1999. — **49**. — P. 288—297.
- Chmiel J.* Flora roślin naczyniowych wschodniej części Rojeziera Gnieźnieńskiego i jej antropogeniczne przeobrażenia w wieku XXI i XX // Prace Zahtadu Taks. Roslin UAM. — Cz. I. II. — Poznań: Wyd. Sorus. — 1993. — **1**. — P. 1—212.
- Cholnoky B.J.* Die Ökologie der Diatomeen in Binnengewässern. — Cramer: Lehre, 1968. — 699 S.
- Chopra R.N., Kumra P.K.* Biology of Bryophytes. — New Delhi, India, 2005. — 354 p.
- Christiansen W., Magens C.* Eine wasserwirtschaftliche Auswertung der vegetationskundlichen Kartierung // Deutsch. Wasserwirtsch. — 1940. — N 3. — S. 86—89.
- Claude G.J., Krizova E.* Comparison of indicator values of forest understory plant species in Western Carpathians (Slovakia) and Vosges Mountains (France) // Forest Ecology and Management. — 2003. — **182**, iss. 1—3. — P. 1—11.
- Clements F.E.* Plant indicators: the relation of plant communities to process and practice. — Washington: Carnegie Inst., 1920. — 290 p.
- Clements F.E.* Plant succession and indicators. — New York: Hafner Press, 1973. — 453 p.
- Coste M.* Les methodes microfloristiques d'évaluation de la qualite des eaux. — Cemagref, Bordeaux, 1986. — 25 p.
- Coste M., Ayphassorho H.* Etude de la qualité des eaux du Bassin Artois-Picardie a l'aide des communautés de diatomées benthiques (Application des indices diatomiques) // Rapport Cemagref Bordeaux. — Douai: Agence del'Eau Artois-Picardie, 1991. — 227 p.
- Cowles H.Ch.* The physiographic ecology of Chicago and vicinity: a study of the origin, development and classification of plant societies // Bot. Gaz. — 1901. — **31**. — P. 73—108; 145—182.
- Crittenden P.D.* Aspects of the ecology of mat-forming lichens // Rangifer. — 2000. — **20**, N 2—3. — P. 127—139.
- Csapody I., Pósc T., Horánszky A. et al.* Die ökologischen Artengruppen der Wälder Ungarns // Acta Agron. — 1963. — **12**, fasc. 3—4. — S. 209—232.
- Diekmann M.* Species indicator values as an important tool in applied plant ecology — a review // Basic Appl. Ecol. — 2003. — **4**. — P. 493—506.
- Descy J.P.* A new approach to water quality estimation using diatoms // Nova Hedwigia. — 1979. — **64**. — P. 305—323.
- Descy J.P., Coste M.* A test of methods for assessing water quality based on diatoms // Verhen der Int. Ver. Jür Limnol. — 1991. — **24**. — P. 2112—2116.
- De Sloover J., Le Blanc F.* Mapping of atmosphere pollution on the basis of lichen sensitivity // Proc. Symp. Recent Adv. Trop. Ecol. — 1968. — P. 42—56.
- Diels L.* Pflanzengeographie. — Leipzig, 1908. — 164 p.
- Dimbleby G.W.* The palynology of archaeological sites // Studies in Archaeological Science. — London: Acad. Press, 1985. — 176 p.

Список літератури

- Dokulil M.T.* Algae as ecological bio-indicators // Bioindicators and Biomonitors / Eds B.A. Markert, A.M. Breure, H.G. Zechmeister. — Amsterdam: Elsevier Sci. Ltd., 2003. — P. 285—327.
- Douglass A.E.* Climatic cycles and tree-growth: a study of the annual rings of trees in relation to climate and solar activity. — Washington: Carnegie Institution, 1919. — Vol. 1. — 128 p.
- Drude O.* Deutschlands Pflanzengeographie. — Stuttgart: J. Engelhorn, 1896. — H. 1. — 502 S.
- Drude O.* The position of ecology in modern science in Congress of Arts and Sciences, Universal Exposition of Biology, Anthropology, Psychology, Sociology / St. Louis, H.J. Rogers. — 1904. — Vol. 5. — P. 179—190.
- Drude O.* Die Ökologie der Pflanzen. — 1913. — 308 S.
- Durwen K.J., Berkhoff F.W., Wittig R.* Zur Auswertung der floristischen Kartierung der Bundesrepublik Deutschland mit Hilfe von Zeigerwerten // Verh. Ges. Ökol. — 1984. — H. 12. — S. 289—294.
- Duvigneaud P., Denayer-De Smet S.* Cuivre et vegetation au Katanga // Bull. Soc. Roy Bot. Belg. — 1963. — **96**. — P. 92—231.
- Dzwonko Z.* Assessment of light and soil conditions in ancient and recent woodlands by Ellenberg indicator values // J. Appl. Ecol. — 2001. — **38**. — P. 942—951.
- Ein* ökologisches Zeigerwertsystem für Kater // Mitteilungen Landes anstalt Ökologie Bodenordnung und Fortstplanung Nordorhein. — Westfalen, 1997. — S. 53—58.
- Ellenberg H.* Zeigerpflanzen für die Kartierung von Boden in Südwest-Deutschland // Geogr. Taschenbuch. — 1950. — S. 227—230.
- Ellenberg H.* Zeigerwerte der Gefäßpflanzen Mitteleuropas // Scr. geobot. — 1979. — **9**. — S. 9—160.
- Ellenberg H., Weber H.E., Dull R. et al.* Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa // Ibid. — 1992. — **18**. — S. 1—258.
- Ellis C.I., Crittenden P.D., Scrimgeour C.M., Ashcroft C.* The natural abundance of super (15) N in mat-forming lichens // Oecologia. — 2003. — **136**, N 1. — P. 115—123.
- Elton C.* Animal Ecology. — London: Sidgewick and Jackson, 1927. — 250 p.
- Ernst W.* Schwermetallvegetation der Erde. — Stuttgart: Gustav Fischer, 1974. — 196 S.
- Ernst W.* Schmetmetallpflanzen // Pflanzenökologie und Mineralstoffwechsel / Ed. H. Kinzel. — Stuttgart: Verlag Eugen Ulmer, 1982. — S. 472—506.
- Estes J.E.* Geographic application of remotely sensed data // Proc. IEEE. — 1985. — **73**, N 6. — P. 1097—1107.
- Fairbridge R.W.* Mean Sea Level Related to Solar Radiation During the Last 20 000 Years // Changes Climate. — 1963. — **20**. — P. 229—241.
- Faliński J.B.* Synantropizacja szaty roślinnej — próba określenia istoty procesu i głównych kierunków badań // Phytocoenosis. — 1972. — **1**, N 3. — P. 157—170.
- Faliński J.B.* Vegetation dynamics and sex structure of the populations of pioneer deciduous woody plants // Vegetatio. — 1980. — **43**, N 1—2. — P. 23—38.
- Frank D., Klotz S.* Biologisch-ökologische Daten zur Flora der DDR. — Halle: M. Luther Univer., 1988. — 103 S.
- Gailey F.A.Y., Smith G.N., Rintoul L.J., Lloyd O.L.* Metal deposition patterns in central Scotland, as determined by lichen transplants // Environ. Monitoring and Assessment. — 1985. — **5**. — P. 291—309.
- Garcia-Pichel Ferran, Nübel Ulrich, Muyzer Gerard.* The phylogeny of unicellular extremely halotolerant cyanobacteria // Arch. Microbiol. — 1998. — **169**, N 5. — P. 469—482.
- Gentile J.H., Slimak M.* Endpoints and Indicators in Ecological Risk Assessments // Ecological Indicators II / Eds D.H. McKenzie, D.E. Hyatt, V.J. McDonald. — England: Elsevier Appl. Sci., 1992. — P. 1385—1397.
- Gilbert O.L.* Lichens as indicators of atmospheric pollution in the Tyne Valley // Ecology and the Industrial Society. — London: New York, 1965. — Vol. 67. — P. 35—47.
- Gilbert O.L.* Bryophytes as indicators of air pollution in the Tyne Valley // New Phytol. — 1968. — **67**. — P. 15—30.
- Gilbert O.L.* The effect of SO₂ on lichens and bryophytes around Newcastle upon Tyne // Air pollution, proceedings of the first European congress on the influence of air pollution on plants and animals. — Wageningen, 1969. — P. 223—235.

Список літератури

- Glime J.M.* (Eds) Flora of North America. Editorial Committee // Flora of North Mexico. Bryophyta. — New York: Oxford Univ. Press, 2007. — Vol. 27, pt 1. — P. 14–41.
- Golonka J., Ross M.I., Scotese C.R.* Phanerozoic paleogeographic and paleoclimatic modeling maps // Pangea: Global environments and resources / Eds A.F. Embry et al. — Canadian soc. of Petroleum Geologists Memoir, 1994. — Vol. 17. — P. 1–48.
- Goodnight C.J., Whitley L.S.* Oligochaetes as indicator of pollution // Proc. 15th Annual Ind. Waste Conf. — Pardue, 1961. — P. 139–142.
- Grime J.P.* Plant strategies and vegetation processes. — New York: John Wiley and Sons, 1979. — 222 p.
- Grindon Leo Hartley.* The Manchester flora: a descriptive list of the plants growing wild within eighteen miles of Manchester with notices of the plants commonly cultivated in Gardens, preceded by an introduction to botany. — London, 1859. — 575 p.
- Hadač E., Hadačová V., Potočeh V.* Roslinstvo Bukovských vrchy na severovýchodním Slovensku a půdňi reahce // Preslia. — 1988. — R. 60, č 2. — P. 157–162.
- Hammond A., Adriaanse A., Robenburg E. et al.* Environmental Indicators: A Systematic Approach. — Washington, D.C.: World Resources Institute, 1995. — 43 p.
- Harris L.D.* Edge effect and conservation of biotic diversity // Conserv. Biol. — 1988. — 2. — P. 330–332.
- Hartig J.H., Thomas R.L.* Development of plants to restore degraded areas in the Great Lakes // Environ. Management. — 1988. — 12. — P. 327–347.
- Haux C., Förlin L.* Biochemical methods for detecting effects of contaminants in fish // Ambio. — 1988. — 17, N 6. — P. 376–380.
- Hawkes H.A.* Euthrofication of rivers-effects, causes and control // Treatment of Industrial effluent. — London: Hodder and Stoughton, 1977. — P. 159–192.
- Hawkes H.A., Davies L.J.* Some effects of organic enrichment on benthic invertebrate communities in stream riffles // The scientific management of animal and plant communities for conservation / Eds E. Duffey, A. Watt. — Blackwell: Oxford, UK, 1971. — P. 271–299.
- Hawksworth D.L., Rose F.* Qualitative scale for estimating sulphur dioxide air pollution in England and Wales using epiphytic lichens // Nature (London). — 1970. — 227. — P. 145–148.
- Hawksworth D.L., Rose F.* Lichen as pollution monitors // Studies in Biology. — 1976. — 66. — P. 1–60.
- Hill M.O., Roy D.V., Mounford J.O., Bunce G.H.* Extending Ellenberg's indicator values to a new area: an algorithmic approach // J. Appl. Ecol. — 2000. — 37. — P. 3–15.
- Hill M.O., Roy D.V., Thompson K.* Hemeroby, urbanity and ruderality: bioindicators of disturbance and human impact // J. Appl. Biol. — 2007. — 39. — P. 708–720.
- Hirvonen H.* The development of regional-scale ecological indicators: A Canadian approach // Ecological Indicators / Eds D. McKenzie, D.E. Hyatt, V.J. McDonald. — 2 vols. — 1992. — P. 901–915.
- Hlaváček R.* Soziologische Artengruppen in der geobolanischen Indikationpraxis // Zprav. Západočes. Poboč. — 1985. — N 2. — P. 1–5.
- Holling C.S.* Resilience and Stability of Ecological System // Ann. Rev. Ecol. and System. — 1973. — 4. — P. 1–23.
- Holling C.S.* The resistense of terrestrial ecosystems: lokal surprise and global change // Sustainable Development of the Biosphere / Eds W.C. Clark, R.E. Munn. — Cambridge (UK): Cambridge Univ. Press, 1986. — P. 292–317.
- Humboldt A.* Essai sur la géographie des plantes; accompagné d'un tableau physique des régions équinoxiales, fondé sur des mesures exécutées depuis le dixième degré de latitude boréale jusqu'au dixième degré de latitude australe pendant les années 1799–1803, avec une grande planche en couleur on en nuar. — Paris: Schoell Dufour, 1807. — 155 p.
- Humboldt A.* Relation historique du Voyage aux régions équinoxiales du Nouveau Continent, fait en 1799, 1800, 1801, 1802, 1803 et 1804, par A. Humboldt et A. Bonpland. — Paris: Schoell Dufour, 1814. — Vol. 1. — 640 p.; Vol. 2. — 722 p.; Vol. 3. — 629 p.
- Hummer-Hochwimmer K., Zechmeister H.G.* Epiphytic mosses in Vienna forest within the city of Vienna and its significance for bioindication of atmospheric pollutants. — Limprichtia, 2001. — Vol. 18. — 99 p.

Список літератури

- Hundt R.* Ein vegetationskundliche Verfahren zur Bestimmung der Wasserstufen im Grünland // *Z. Landes-Kultur.* — 1964. — **5**. — S. 161—186.
- Hundt R.* Ökologisch-geobotanische Untersuchung an Pflanzen der Mitteleuropäischen Wiesenvegetation. — Jena: Fischer Verl., 1966. — 176 S.
- Hundt R.* Phytözönosen als Indikatoren für die Standortveränderung im Unstrut-Rückhaltebecken bei Strausfurt durch den periodischen Wasserstau // *Hercynia.* — 1981. — **18**, H. 2. — S. 105—133.
- Hustedt F.* Systematische und ökologische Untersuchungen über die Diatomeenflora von Java, Bali und Sumatra // *Arch. Hydrobiol.* — 1938—1939. — **15**, suppl. — S. 131—177.
- Hustedt F.* Die Diatomeenflora des Fluss-systems der Weser im Gebiet der Hansestadt Bremen. Abhandlungen Naturwissenschaftlicher // Vereinru Bremen. — 1957. — **34**, H. 3. — S. 181—440.
- Hutchinson T.C., Scott M.G.* The response of the feather moss *Pleurozium schreberi* to 5 years of simulated acid precipitation in the Canadian boreal forest // *Can. J. Bot.* — 1988. — **66**. — P. 82—88.
- Indicators of Sustainable Development: Guidelines and Methodologies: 2001.* Commission on Sustainable Development. — New York, 2001. — 320 p.
- Innes J.* Lichenometry // *Progr. Phys. Geogr.* — 1987. — **9**, N 2. — P. 187—254.
- Jackowiak B.* Antropogeniczne przemiany flory roślin naczyniowych Poznania [Anthropogenic changes in the flora of vascular plants in Poznań]. — Poznań: Wyd. Nauk. UAM. Ser. Biol. — 1990. — **42**. — 232 S.
- Jalas J.* Hemerobe und hemerochoer Pflanzenarten. Ein terminologischer Reformversuch // *Acta Soc. Fauna, Flora Fenn.* — 1955. — **72**, H. 11. — S. 1—15.
- Jeran Z., Mrak T., Jačimovič R. et al.* Epiphytic lichens as indicator of atmospheric pollution in Slovenian forests // *Environ. Pollut.* — 2007. — **146**, N 2. — P. 324—331.
- Jonkers Henk M., Zosgornik Heike.* Interactions between cyanobacteria and aerobic heterotrophic bacteria in hypersaline microbial mats // 10th Int. Symp. Phototroph. Prokaryotes, Barcelona, Aug. 26—31, 2000. — Barcelona, 2000. — P. 125.
- Jorgensen S.E., Costanza R., Xu F.-L.* Handbook of ecological indicators for assessment of ecosystem health. — Taylor; Francis, Fl.; London: CRC Ross, Boca Raton. — 2005. — 439 p.
- Jovan S.* Lichen bioindical of biodiversity, airquality, and climate: baseline result from monitoring in Washington, Oregon and California // *Gen. Tech. Rep. PNW-GTR-737.* — Portland: OR. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research Station, 2008. — 115 p.
- Jovan S., McCune B.* Air quality bioindication in the greater Central Valley of California, with epiphytic macrolichen communities // *Ecol. Appl.* — 2005. — **15**, N 5. — P. 1712—1726.
- Jurko A.* Ökologische Indikationswerte der Pflanzengesellschaften der Ostslowakischen Tiefebene // *Ekológia.* — 1984. — **3**, H. 4. — S. 413—425.
- Jurko A.* Poznámky k diskusii o užitočnosti ellenbergových indikačných hodnôt // *Biológia.* — 1986. — **41**, č. 1. — S. 91—100.
- Kangas P., Autio H., Hällfors G. et al.* A general model of the decline of *Fucus vesiculosus* at Tvärminne, south coast of Finland in 1977—1981 // *Acta bot. Fenn.* — 1982. — **118**. — P. 1—27.
- Kárpáti I., Kárpáti V.* Die Anwendung der TWR-Indikatorkonzeption auf Wasser- und Auen-Ökosysteme // *Acta bot. Acad. Sci. Hung.* — 1974. — **20**. — S. 83—93.
- Karr J.R.* Biotic integrity: A long-neglected aspect of water resource management // *Ecol. Appl.* — 1991. — **1**. — P. 66—84.
- Karstom M.* Stegen foreen mesentation // *Sven. bot. Tidskr.* — 1992. — **63**, N 3. — P. 103—113.
- Kerner von Marilaun A.* Das Pflanzenleben der Donauländer. — Innsbruck: Wagner, 1863. — 348 S.
- King D.L., Ball R.C.* A quantitative biological measure of stream pollution // *J. Water Pollut. Contr. Fed.* — 1964. — **36**. — P. 650—653.
- Kintaes K., Forfang A.-S.* Two woodland habitat mapping methodes and their applications // *Tools for preserving woodland biodiversity. Textbook 3. NACONEX / Ed. H. Read, A.-S. Forfang et al.* — Sweden: Toreboba Trycheri AB, 2001. — P. 61—69.

Список літератури

- Klika J.* Nauka o rostlinných společenstvech (Fytcenologie). — Praha: Nakl-vi Českosl. Acad. Věd, 1955. — 362 S.
- Klimeš L.* Použití tabelovaných indikačních hodnot v gradientové analýze vegetace // *Preslia*. — 1987. — **59**, N 1. — P. 15–24.
- Kolbe R.* Zur Ökologie, Morphologie und Systematik der Brackwasser Diatomeen // *Pflanzenforschung*. — 1927. — **7**. — S. 1–146.
- Kolkwitz R.* Ökologie der Saprobien // *Schriften der Wasser-, Boden- und Lufthyg.* — 1950. — **4**. — S. 1–64.
- Kolkwitz R., Marsson M.* Grundsätze für die biologische Beurteilung des Wassers nach seiner Flora und Fauna // *Mitt. aus der konigl. Prüfungsan. für Wasserbesorg. und Abwasserbes.* — 1902. — H. 1. — S. 33–72.
- Kolkwitz R., Marsson K.* Ökologie der pflanzlichen Saprobien // *Ber. Dtsch. bot. Ges.* — 1908. — **26**. — S. 505–519.
- Kolkwitz R., Marsson K.* Ökologie der tierischen Saprobien // *Int. Rev. gesamt. Hydrobiol. Hydrogr.* — 1909. — **2**. — S. 126–152.
- Kondratyuk S.Ya.* Lichen indication mapping of air pollution in Ukraine // *Ukr. bot. journ.* — 1994. — **51**, N 2/3. — P. 148–153.
- Kostrowicki A.S., Wójcik Z.* Podstawy teoretyczne i metodyczne oceny warunków przyrodniczych przy pomocy wskaźników roślinnych // *Biul. Kom. Przestrz. Zagosp. Kraju. PAN.* — 1972. — **71**. — P. 7–63.
- Krebs C.J.* Ecology: The experimental Analysis of Distribution and abundance. — 2nd / Ed. Harper and Row. — New York, 1978. — 678 p.
- Krivoshaina M.G.* Theoretical principles of the using of insects in bioindication // 4th Europ. Congr. Entomol. and 13th Int. Symp. Entomofaun. Mitteleur. Godollo. — Budapest, 1991. — Vol. 1. — P. 121.
- Kunick W.* Pflanzen, die bei der Kartierung von Stadtgebieten besonders berücksichtigt werden sollten // *Garten und Landsch.* — 1980. — **90**. — S. 557–580.
- Landolt E.* Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora // *Veröff. Geobot. Inst. der Eidgen. Techn. Hochschule Zürich.* — 1977. — **64**. — S. 1–208.
- Lecoite C., Coste M., Prigiel J.* «Omnidia»: Software for taxonomy, calculation of indices and inventories management *Hydrobiol.* — 1993. — **269/270**. — P. 509–513.
- Lecoite C., Coste M., Prigiel J., Ector L.* Le logiciel OMNIDIA version 2, une puissante base de données pour les inventories des diatomées et pour le calcul des indices diatomiques européens. — *Cryptog. Algol*, 1999. — **20**, N 2. — P. 132–134.
- Lecoite C., Coste M., Prigiel J.* OMNIDIA. 3.2. Diatom index software including diatom database with taxonomic names, references and codes of 11 645 diatom taxa. — 2003. — 114 p.
- Leclercq L., Maquet D.* Deux nouveaux indices chimiques et diatomiques de qualité d'eau courante application au Samson et ses affluents (Bassin de la Meuse Belge). Comparaison avec d'autres indices chimiques biocénétiques et diatomiques. *Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique. Document de Travail*, 1987. — **38**. — P. 1–113.
- Lee J., Brooks R.R., Reeves R.D., Boswell C.R.* Soil factors controlling a New Zealand serpentine flora // *Plant and Soil.* — 1975. — **42**. — P. 153–160.
- Lenor A., Coste M.* Development of a practical diatom index of overall water quality applicable to the French National Water Board Network // *Use of Alga for Monitoring River II* / Eds B.A. Whittobn, E. Rott. — Innsbruck: Inst. Bot. Univ., 1996. — P. 29–43.
- Leppäkoski E.* Assessment of degree of pollution of basis of macrozoobenthos in marine and brackish water environments // *Acta Acad. Aboensis. Ser. B.* — 1975. — **35**, N 2. — P. 1–96.
- Leppäkoski E.* The use of zoobenthos in evaluating effects of pollution in brackish-water environments // *The use of ecological variables in environmental monitoring* // *Nat. Swed. Env. Prot. Board. Rep.* — 1979. — PM 1151. — P. 151–158.
- Lichenes* as bioindicator of air quality: General technical reports / Eds K. Stolte, D. Mangis, K. Tonnesen, L.S. Huckaby.; U.S. Department of agriculture; Forest Service; Rocky Mountain Forest and Range Experiment Station. Fort Collins (Col.), 1993. — 131 p.
- Lichtenhaler H.K., Rinderle U.* The role of chlorophyll fluorescence in the detection of stress conditions in plants // *Crit. Revs. anal. Chem.* — 1988. — **19**, suppl. 1. — P. 529–585.

Список літератури

- Liebmann H.* Handbuch der Frischwasser und Abwasserbiologie. — 2nd. — Oldenburg: München, 1962. — Vol. 1. — 588 S.
- Linstow O. Von.* Bodenanzeigende Pflanzen. Zweite Auflage. Mit 1 Tafel und 2 Textfiguren. Herausgegeben von der Preußischen Geologischen Landesanstalt. — Berlin: Selbstverlag, 1929. — 114 S.
- Lovelius N.V.* Dendroindication of natural processes and anthropogenic influences // World and Family-95. — St.-Petersburg, 1997. — 320 p.
- Lovering T.S., Huff L.C., Almond H.* Dispersion of copper from the San Manuel copper deposit, Pinal County // Econ. Geol. — 1950. — **45**. — P. 493–514.
- Lyon G.L., Brooks R.R., Peterson P.J., Butler G.W.* Trace elements in a New Zealand serpentine Flora // Plant and Soil. — 1968. — **29**. — P. 225–240.
- Mac Arthur R.H.* Geographical Ecology. Patterns in the distribution of species. — New York: Harper and Row, 1972. — 269 p.
- Mäkipää R.* Effect of nitrogen input on carbon accumulation of boreal forest soils and ground vegetation // For. Ecol. Manage. — 1995. — **79**. — P. 217–226.
- Marshall I.V., Hirvonen H., Wiken E.* National and Regional Scale Measures of Canada's Ecosystem Health // Ecological integrity and the Management of Ecosystem / Eds Jn.S. Woodly, J. Kay, G. Francis. — Florida: Yt-Lucie. Press, 1992. — P. 117–130.
- Mayr E.* The Growth of Biological Thought: Diversity, Evolution, and Inheritance. — Cambridge, Mass: Belknap Press, 1982. — 974 p.
- McIntosh R.P.* The continuum concept of vegetation // Bot. Rev. — 1967. — **33**. — P. 130–187.
- Meisel K.* Anwendung der Pflanzensoziologie zur Beurteilung von Wasserschäden in der Landwirtschaft // Angew. Pflanzensoziol. — 1954. — **8**. — S. 127–129.
- Meusel H., Jäger E., Weinert E.* Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. Karten. — Jena: VEB G. Fischer Verlag, 1965. — H. 1. — 583 S.
- Merilainen J.* The diatom flora and the hydrogen concentration of the water // Ann. bot. fenn. — 1967. — **4**, N 1. — P. 51–58.
- Minns C.K., Moore J.E., Schindler D.W., Jones M.L.* Assessing the potential extent of damage to inland lakes in eastern Canada due to acidic deposition: III Predicted impacts on species richness in seven groups of aquatic biota // Ibid. — 1990. — **47**. — P. 821–830.
- Minns C.K., Kelso J.R.M., Randall R.G.* Detecting the response of fish to habitat alterations in freshwater ecosystems // Can. J. Fisch. and Aquat. Sci. — 1996. — **53** (S1). — P. 403–414.
- Mráz K., Samek V.* Waldpflanzen. — Praha: SZN, 1966. — 347 S.
- Mucina L.* Používat či nepoužívat ellenbergove indikačné hodnoty? // Biológia. — 1985. — **40**, N 5. — P. 511–516.
- Neuhäusl R.* Indikační hodnota rostlinných společenstev a syntaxonomicky význačných druhů // Ibid. — 1966. — **21**, N 2. — P. 146–151.
- Niedzialkowski W.* Die Bodenvegetation der Wälder als Weiser der Einwirkung der standörtlichen und anderen Faktoren in praktischer Anwendung und Theorie // Las pol. — 1935. — N 15. — P. 28–43.
- Nilsson G.* Prospecting in Areas of Glaciated Terrain. — Canadian Institution of Mining and Metallurgy. — London, 1973. — P. 97–107.
- Noble J.C., Bell A.D., Harper J.L.* The population biology of plants with clonal growth // J. Ecol. — 1979. — **67**. — P. 983–1008.
- Odum L.P.* Trends expected in stressed ecosystems // Bioscience. — 1985. — **35**. — P. 419–422.
- Olsson M., Reutergardh L.* DDT and PSB pollution trends in the Swedish aquatic environment // Ambio. — 1986. — **15**. — P. 103–109.
- O'Neill R.V., Ausmus B.S., Jackson D.R. et al.* Monitoring terrestrial ecosystem by analysis of nutrient export // Water, air and soil Pollut. — 1977. — **8**, N 3. — P. 171–177.
- Pantle R., Buck H.* Die biologisch Überwachung der Gewässer und die Darstellung der Ergebnisse // Gas- und Wasserfach. — 1955. — **96**, N 18. — S. 604–607.
- Pearse D.W., Atkinson G.D.* Capital theory and the measurement of sustainable development: an indicator of «wear» sustainability // Ecol. Econom. — 1993. — **8**, iss. 2. — P. 103–108.

Список літератури

- Pearson D.L.* Selecting indicator taxa for the quantitative assesment of biodiversity // *Philosp. transact. Royal Soc. Ser. B. Biol.* — London, 1994. — Sci. 345. — P. 75—79.
- Pfau R.* Varianz- and Korrelationsanalitische Untersuchungen an Phänologischen Phasen in Naturraum 06 // *Meteorol. Runolsch.* — 1964. — **17**, N 2. — S. 113—122.
- Potter C.S., Matson P.A., Vitousek P.M., Davidson E.A.* Process modeling of controls on nitrogen trace gas emissions from soils world-wide // *J. Geophys. Res.* — 1996. — **101**. — P. 1361—1377.
- Pryankov V.I., Ivanov L.A.* Biomass allocation in boreal plants with different ecological strategies // *Russian J. Ecol.* — 2000. — **31**, N 1. — P. 1—7.
- Punz W.* Von den Erzpflanzen zu den Metallophyten // *Jahrbuch der geologischen Bundesanstalt.* — 2004. — **144**, H. 1. — S. 101—104.
- Punz W., Mucina L.* Vegetation on anthropogenic metalliferous soils in the Eastern Alps // *Folia geobot.* — 1997. — **32**, N 3. — P. 283—295.
- Rankama K.* On the Geochemistry of Columbium // *Science.* — 1947. — **106**, iss. 2740. — P. 13—15.
- Rao D.N., Robitaille G., LeBlanc F.* Influence of heavy metal pollution on lichens and bryophytes // *J. Hattori Bot. Lab.* — 1977. — **42**. — P. 213—239.
- Rapport D.J.* What constitute ecosystem health? // *Perspect. Biol. and Med.* — 1989. — **33**. — P. 120—132.
- Rapport D.J.* Evaluation of indicators of Ecosystems helth // *Ecological indicators. Elsevier Applied Science / Eds Jn. D.H. McKenzie, D.E. Hyatt, V.J. McDonald.* — New York, 1992. — P. 117—133.
- Rapport D.J., Regier H.A.* An Ecological Approach to Environmental Information // *Ambio.* — 1980. — **9**. — P. 22—27.
- Rapport D.J., Regier H.A., Hutchinson T.C.* Ecosystem Behavior under Stress // *Amer. Natur.* — 1985. — **125**. — P. 617—640.
- Rapport D.J., Regier H.A.* Disturbance and Stress Effects on Ecological Systems // *Complex Ecology: The Part-Whole Relation in Ecosystems / Eds B.C. Patten, S.E. Jorgensen.* — Englewood Cliffs, NJ: Prentice Hall., 1995. — P. 397—414.
- Rask M., Mannio I., Forsins M. et al.* How many sihs populations in Finland are affected by acid precipitation? // *Environ. Biol. Fishes.* — 1995. — **42**, N 1. — P. 51—63.
- Raunkiaer C.* Planterigets Livsformer og deres Betydning for Geografien. — København: Nordish Ferlag, 1907. — 132 p.
- Regier H.A.* Ecosystem integrity in the Great Lakes. Basin: an historical sketch of ideas and actions // *J. Aquat. Ecosyst. Health.* — 1992. — **1**, N 1. — P. 25—37.
- Regier H.A., Hamilton A.L.* Towards ecosystems intergrity in the Great Lakes // *Jt. Lawrence River «Basin» // The Legal Challenge of Sustainable Development. Canadian Institute of Resources Law / Ed. J.O. Sanders.* — Calgary: Alberta, 1990. — P. 182—196.
- Richardson D.H.S.* Medicinal and other economic aspects of lichens // *CRC handbook on lichenology / Ed. M. Galun.* — Florida: CRC Press, 1988. — Vol. 3. — P. 93—108.
- Richardson D.H.S.* Pollution Monitoring with Lichens. *Naturalists' Handbook: 19.* Richmond Publishing Co. Ltd., P.O. Box 963, Slough, SL2 3RS. — England, 1992. — 76 p.
- Robinson B.H., Brooks R.R., Kirkman J.H. et al.* Edaphic influences on New Zealand ultramafic («serpentine») flora: a statistical approach // *Plant and Soil.* — 1997. — **188**. — P. 11—20.
- Rönnberg O., Lehto J., Haahtela I.* Recent changes in the occurrence of *Fucus vesiculosus* in the Archipelago Sea, SW Finland // *Ann. Bot. Fenn.* — 1985. — **22**. — P. 231—244.
- Roo-Zielińska E., Solon J.* Phytosociological typology and phytoindicator value of young oak and larch forest communities near Pinczów (Southern Poland) // *Vegetatio.* — 1990. — **88**. — P. 67—78.
- Rosenberg D.M.* Freshwater biomonitoring and Chironomidae // *Neth. J. Aquat. Ecol.* — 1993. — **26**, N 2—4. — P. 101—122.
- Rowell T.A.* Ecological indicators for Nature conservation monitoring // *Joint Nature conservation. — Committee. Report (Contractor: Dr. T.A. Rowell, Llanybydder, Dyfed).* — Abstracts. Yokohama. — 1990.
- Round F.E.* A review and methods for the use of epilithic diatoms for detecting and monitoring changes in river water quality: methods for the examination of water and associated materials. — London: HMSO Publ., 1993. — 63 p.

Список літератури

- Russ J., Loyd D.H., Boutton T.W.* A paleoclimate reconstruction for southwestern Texas using oxalate residue from lichen as a paleoclimate proxy // *Quart. Int.* — 2000. — **67**. — P. 29–36.
- Ryder R.A., Edwards C.J.* (Eds). A Conceptual Approach for the Application of Biological Indicators of Ecosystem Quality in the Great Lakes Basin. Report to the Great Lakes Science Advisory Board. International Joint Commission. — Windsor; Detroit, 1985. — 169 p.
- Ryder R.A., Kerr S.R.* Harmonic communities in aquatic ecosystems: a management perspective // *Management of freshwater fisheries* / Eds W.L.T. van Densen, H. Steinmetz, R.H. Hughes. Proceedings of a symposium organized by the European Inland Fisheries Advisory Commission, Goteborg, Sweden, May 31 — June 3, 1988. Centre for Agricultural Publishing and Documentation. — Wageningen, the Netherlands, 1990. — P. 594–623.
- Sabovljevic M., Sabovljevic A.* Biodiversity within urban areas: a case study on bryophytes of the city of Belgrade (Serbia) // *Int. J. Bot.* — 2009. — **5**, N 1. — P. 85–92.
- Sahu Vinay, Asthana A.K., Nath Virendra, Yunus M.* Bryophytes: A Useful Tool in Heavy Metal Monitoring // *Environews.* — 2007. — **13**, N 4. — P. 8.
- Scanlan D.* Cyanobacteria: Ecology, niche adaptation and genomics // *Microbiol. Today.* — 2001. — **28**, N 3. — P. 128–130.
- Scamoni A.* Einführung in die praktische Vegetationskunde. — Berlin: VEB Deutsch. Verl. Wissensch., 1955. — 222 S.
- Scherner E.R.* Realität oder Realsatire der «Bewertung» für Organismen und Flächen // *Schr. — R. f. handschafspfl. u. Natursch.* — 1995. — **43**. — S. 377–410.
- Schiefele S., Schreiner C.* Use of diatoms for monitoring nutrient enrichment and impact salts in rivers in Germany and Austria // *Use of Algae for Monitoring Rivers* / Eds B.A. Whitton, E. Rott, G. Friedrich. — Innsbruck: Institut für Botanik, Universität, 1991. — P. 103–110.
- Schieleit P., Ott S.* Ethylene production and 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid content of lichen diatoms // *Symdiosis.* — 1996. — **21**. — P. 223–231.
- Schindler D.W., Mills K.H., Malley D.F. et al.* Long-Term Ecosystems Stress: The Effect of Years of experimental Acidification on a Small Lake // *Science.* — 1985. — **228**, N 4706. — P. 1395–1401.
- Schimper A.F.W.* Pflanzengeografie auf physiologischer Grundlage. — Jena: Verlag von Gustav Fischer, 1898. — 876 S.
- Schmidt H.* Die Bedeutung der Pflanzensoziologie in der Gewässerkunde // *Ber. Mitt. Dtsch. Gewässerkundl. Jb.* — 1952. — **4**. — S. 106–112.
- Shubert J.* Interactions of metals with small molecules relations to metal proteins complexes // *Chemical specificity in biological interactions. Academic* / Ed. F.R.N. Gurd. — New York, 1954. — P. 114–163.
- Shubert R.* Die Schwermetallpflanzengesellschaften des östlichen Harzvorlandes // *Wiss. Z. Martin-Luther Univ.: Halle-Wittenberg. Math.-naturwiss. Reihe.* — 1953/1954. — H. 3 (1). — S. 51–70.
- Schwarzbach M.* Das Klima der Vorzeit. — Stuttgart: Ferdinand Enke, 1974. — 380 S.
- Sernander R.* Stockholm Nature. — Uppsala: Almqvist and Wiksells, 1926. — 189 S.
- Shubert E.* Algae as ecological indicators / Ed. by L.E. Shubert. — New York: Acad. Press, 1984. — P. 1–395.
- Simonsen R.* Untersuchungen zur Systematik und Ökologie der Bodendiatomeen der westlichen Ostsee // *Int. Revue der gesamten Hydrobiol., Systemat. Beihefte.* — 1962. — **1**. — S. 1–144.
- Skye E.* Lichens as biological indicators of air pollution // *Ann. Rev. Phytopath.* — 1979. — **17**. — P. 325–341.
- Sládeček V.* System of water quality from the biological point of view // *Arch. Hydrobiol., Beiheft., Ergebnisse der Limnol.* — 1973. — **7**. — P. 1–218.
- Sládeček V.* Diatoms as indicators of organic pollution // *Arch. Hydrochim. and Hydrobiol.* — 1986. — **14**. — P. 555–566.
- Slobodda S.* Ökologische Zeigerwerte für Moose in Niedermoor-Pflanzengesellschaften // *Arch. Freunde Naturgeschichte Mecklenburg Rostock.* — 1978. — **18**. — S. 49–63.
- Smerth S.M., Scott W.A.* Bias in Ellenberg indicator values—problems with detections of the effect of vegetation type // *J. Vegetation Sci.* — 2004. — **15**, N 6. — P. 843–846.
- Solga A.J., Burkhard J., Frahm J.P.* A new approach to assess atmospheric nitrogen deposition by way of standardised exposition of mosses // *Environ. Monit. and Assess.* — 2006. — **116**. — P. 399–417.
- Soule M.E.* Biodiversity indicators in California: Taking nature's temperature // *Calif. Agr.* — 1995. — **49**, N 6. — P. 40–42.

Список літератури

- Spellenberg I.F.* Ecological Effect of Roads. Land Reconstruction and Management. Vol. 2: Sci. Published, Enfield. — 2002. — 251 p.
- Steedman R.J., Regier H.A.* Ecological basis for an understanding of ecosystem integrity in the Great Lakes basin // An Ecosystem Approach to the Integrity of the Great Lakes Basin in Turbulent Times. Special Publication 90-4, International Joint Commission, Windsor, Ont. — 1990. — P. 257—270.
- Stina E.A.* Algae as indicators in assessment of soil pollution // Bioindications of chemical and radioactive pollution / Ed. by D.A. Krivolutsky; Translated from the Russian by Pyotr Aleinikov. — Moscow: Mir Publishers; Boca Raton: CRC Press, 1990. — 343 p.
- Stöcker G.* Zu einigen theoretischen und methodischen Aspekten der Bioindikation // Wiss. Beitr. M.-Lüther-Univ. Halle — Wittenberg, 1980. — **24**. — S. 10—21.
- Stöcker G.* Zu einigen theoretischen und methodischen Aspekten der Bioindikation // Arch. Naturschutz und Landschaftsforsch. — 1981. — **21**. — S. 187—209.
- Stoermer E.F., Smol J.P.* (Eds). The diatoms: application for the environmental and earth sciences. — Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1999. — 469 p.
- Stolte K., Mangis D., Doty R., Tonnesen K.* Lichens as Bioindicators of Air Quality USDA-Forest Service, Rocky Mountain Forest and Range Experiment Station General Technical Report RM-224. — Colorado: Fort Collins, 1993. — 131 p.
- Stumpf Th.* Neue Wege in der Bioindikation // LOBF Mitt. 22,2. — 1997. — S. 53—58.
- Sucopp H.* Wandel von Flora und Vegetation in Mitteleuropa unter dem Einfluss des Menschen // Ber. Landwirts. — 1972. — **50**. — S. 112—139.
- Sucopp H., Wittig R.* Stadtökologie. — Stuttgart: G. Fisher, 1993. — 402 S.
- Sykora K.V.* Field Guide. Dutch Plant Communities. Species composition and ecology. — 2006. — 146 p.
- Sykora L.* Rostliny v geologickiem vyzkumu. — Praha: NCSAV, 1959. — 322 S.
- Tansley A.G.* The use and abuse of vegetation concepts and terms // Ecology. — 1935. — **16**. — P. 248—307.
- Taoda H.* Mapping of atmospheric pollution in Tokyo based upon epiphytic bryophytes // Jap. J. Ecol. — 1972. — **22**. — P. 125—133.
- Taoda H.* Bryometer, an instrument for measuring the phytotoxic air pollution // Hiko-bia. — 1973. — **6**. — P. 224—228.
- Taylor J.C., Janse van Vuuren M.S., Pieterse A.J.H.* The application and testing of diatoms-based indices in the Vaal and Wilge Rivers, South Africa // Water SA. — 2007. — **33**, N 1. — P. 1—60.
- Ter Braak C.J.F., Gremmen N.J.M.* Ecological amplitudes of plant species and the internal consistency of Ellenbergs indicator values for moisture // Vegetatio. — 1987. — **69**. — P. 79—87.
- Toth I.* Die Forstwirtschaft auf den Vorlandflächen der unteren Donau. Zusammenhang zwischen Waldtypen und Standort // Erdész. Kutat. — 1958. — H. 1—2. — S. 77—160.
- Trass H.* Index samblikurühmituste kasutamiseks öhu saastatuse määramisel // Eesti Loodus. — 1968. — **10**. — 628 S.
- Tucker G.R.* Species Presence // Agri-Environmental Indicators for Sustainable Agriculture in Europe / Ed. by D.M. Wascher. — Tilburg: ECNC, 2000. — P. 103—113.
- Turner J.* The anthropogenic factor in vegetational history. I. Tregaron and Whixall mosses // New Phytol. — 1964. — **63**. — P. 73—89.
- Turner M.J., Gardner R.H., O'Neill R.V.* Landscape Ecology in Theory and Practice: Pattern and Process. — New York, USA: Springer-Verlag, 2001. — 401 p.
- Tixen R.* Die Wasserstufenkarte und ihre Bedeutung für die nachträgliche Feststellung von Änderungen im Wasserhaushalt einer Landschaft // Angew. Pflanzensoziol. — 1954. — **8**. — S. 31—36.
- Tixen R.* Pflanzengesellschaften als Indikatoren für Land- und Wasserwirtschaft // Doc. Phytosociol. — 1978. — **2**. — S. 453—467.
- Ulrich B., Mayer R., Khanna P.K.* Chemical changes due to acid precipitation in a loess-derived soil in Central Europe // Soil Sci. — 1980. — **130**. — P. 193—199.
- Uzunov J., Kosel V., Sládeček V.* Indicator value of freshwater Oligochaeta // Acta hydrochim. et hydrobiol. — 1988. — **16**, N 2. — P. 173—186.
- Van Dam H.* De invloed van vervuiling, special op epifytische diatomee-engemeenschappen, in het plasseengebied rond Ankeveen // Lev. Nat. — 1975. — **78**. — P. 37—47.
- Van Dam H., Mertens A., Sinkeldam J.* A coded checklist and ecological indicator values of freshwaters diatoms from the Netherland // Neth. J. Afr. Ecol. — 1994. — **28**, N 1. — P. 117—133.

Список літератури

- Van Houten F.B.* Climatic significance of red beds // Descriptive paleontology. Inter-science. — New York, 1961. — P. 89—139.
- Vollenweider R.A.* Scientific Fundamentals of the Eutrophication of Lakes and Flowing Waters, with Particular Reference to Nitrogen and Phosphorus as Factors in Eutrophication. — Paris: Rep. Organization for Economic Cooperation and Development, 1968. — 192 p.
- Wain K.* Die Beziehungen zwischen Erzvorkommen und Pflanzenferbreitung in Deutschland // Naturforscher. — 1926. — **32**. — S. 240—243.
- Wamelink G.W.W., Joosten V., Van Dobben H.F., Berendse F.* Validity of Ellenberg indicator values judges from physico-chemical field measurement // J. Veget. Sci. — 2002. — **1**, N 2. — P. 269—278.
- Watanabe T., Asai K., Houki A.* Numerical estimation to organic pollution of flowing water by using the epilithic diatom assemblage — diatom assemblage index (DAIpo) // Sci. Total Environ. — 1986. — **55**. — P. 209—218.
- Webb J.S., Thornton J., Fletcher K.* Geochemical Reconnaissance and Hypocuprosis // Nature. — 1968. — **217**. — P. 1010—1012.
- Westman W.E.* Gaussian analysis: identifying environmental factors influencing bell-shaped species distributions // Ecology. — 1980. — **61**. — P. 733—739.
- Whittaker R.H.* Gradient analysis of vegetation // Biol. Rev. — 1967. — **42**. — P. 207—264.
- Wiederholm T.* Chironomids as indicators of water quality in Swedish lakes // Acta Univ. carol. Biol. — 1978. — N 1—2. — P. 275—283.
- Wiederholm T.* Use of benthos in lake monitoring // J. Water Pollut. Contr. Fed. — 1980. — **52**. — P. 537—547.
- Wiederholm T.* Associations of lake-living Chironomidae. A cluster analysis of Brundin's and recent data from Swedish lakes // Rev. suisse Hydrol. — 1981. — **43**. — P. 140—141.
- Williams B.L., Buttler A., Grosvernier P. et al.* The fate of NH_4NO_3 added to *Sphagnum magellanicum* carpets on five European mire sites // Biochemistry. — 1999. — **45**, N 1. — P. 73—93.
- Williams D.D.* The ecology of temporary waters. — New Jersey: The Blackburn Press, Caldwell, 2001. — 205 p.
- Williams D.D., Hynes H.B.N.* The recolonization mechanisms of stream benthos // Oikos. — 1976. — **27**. — P. 265—272.
- Wilson E.O.* Biology and the social sciences // Daedalus. — 1977. — **2**. — P. 127—140.
- Wohlfarth B., Filimonova L., Bjorkman L. et al.* Late-Glacial and Early Holocene Environmental and Climate Change at Lake Tambrichozero, Southeastern Russian Karelia // Quaternary Res. — 2002. — **58**. — P. 261—278.
- Worsley P.* Lichenometry. In Goudie // Geomorphological techniques. — London: George Allen and Unwin, 1981. — P. 302—305.
- Wright S.* Limnological survey of western Lake Erie. U.S. Fish and Wildlife Service, Special Scientific Report // Fisheries. — 1955. — N 139. — 341 p.
- Zahner R.* Organismen als Indicatoren für den Gewässerzustand // Arch. Hyg. und Bakteriologie. — 1965. — **149**, N 3/4. — S. 243—256.
- Zarzycki K.* Ekologiczne liczby wskaźnikowe roślin naczyniowych. — Kraków: PAN, 1984. — 46 S.
- Zarzycki K., Trzcinińska-Tacik H., Różański W. et al.* Ecological indicator values of vascular plants of Poland // Biodiversity of Poland / Ed. Z. Mirek. — Kraków: Szafer Institute of Botany, Polish Acad. of Sci. — 2002. — 184 S.
- Zelinka M., Marvan P.* Zur präzisierung der biologische Klassifikation der reinheit fließender gewässer // Arch. Hydrobiol. — 1961. — **57**. — S. 389—407.
- Zelinka M., Marvan P.* Bemerkungen zu neuen Methoden der saprobiologischen Wasserbeurteilung // Verhandlung Int. Vereinigung Theor. Angew. Limnologie. — 1966. — **16**. — S. 817—822.
- Zlatník A.* Die Vegetationsstufen und deren Indikation durch Pflanzenarten am Beispiel der Wälder der ČSSR // Preslia. — 1963. — **35**, N 1. — S. 31—51.
- Zólyomi B., Précsényi I.* Methode zur ökologischen Charakterisierung der Vegetationseinheiten und Vergleich der Standorte // Acta bot., Acad. Sci. Hung. — 1964. — **10**. — S. 377—416.
- Zólyomi B., Baráth Z., Fekete G. et al.* Einreihung von 1400 Arten der ungarischen Flora in ökologische Gruppen nach TWR-Zahlen // Fragm. bot. Musei Hist. — Natur. Hung. 1966. — **4**, fasc. 1—4. — S. 101—142.

З М І С Т

ПЕРЕДМОВА	5
Розділ 1. ОСНОВИ ТА МЕТОДИ БІОІНДИКАЦІЇ	7
1.1. Уявлення про біоіндикацію та її розвиток	7
1.1.1. Значення біоіндикації	7
1.1.2. Визначення й основні положення біоіндикації: біоіндикація та фітоіндикація	9
1.1.3. Сучасні напрями розвитку фітоіндикації	12
1.2. Екологічні основи біоіндикації	22
1.2.1. Індикатор та індикат	22
1.2.2. Проблема стресу та біоіндикація	29
1.2.3. Рівні організації та біоіндикація	31
1.3. Методи і шкали біоіндикації	33
1.3.1. Основні методи біоіндикації	33
1.3.2. Поняття про шкали та їх типи	35
1.3.3. Порівняння шкал та їх уніфікація	40
1.3.4. Методика синфітоіндикації	54
1.3.5. Дендроіндикація	62
1.3.6. Дистанційна біоіндикація	71
Розділ 2. ІНДИКАЦІЯ СТАНУ ЕКОСИСТЕМ ТА ЇХ ЗАБРУДНЕННЯ	80
2.1. Біоіндикація стану атмосфери	80
2.1.1. Хімічний склад повітря і характер його забруднення	80
2.1.2. Реакція рослин як індикаторів на забруднення атмосфери	85
2.1.3. Ліхеноіндикація	95
2.1.4. Бріоіндикація	106
2.2. Біоіндикація гідросфери	110
2.2.1. Гідросфера та її хімічний склад	110
2.2.2. Фітоіндикація поверхневих і підземних вод	111
2.2.3. Альгоіндикація забруднення вод	124
2.2.4. Зооіндикація забруднення вод	128
2.2.5. Оцінка стану та забруднення морських екосистем	133
2.3. Біоіндикація педосфери	138
2.3.1. Ґрунт, його фізичні, хімічні властивості й родючість	138
2.3.2. Фітоіндикація гідрорежиму, його зміни та аерація ґрунту	142
2.3.3. Фітоіндикація хімічних властивостей і трофності ґрунту	152
2.3.4. Фітоіндикація типів лісу та едафічна сітка Воробйова—Погребняка	162
2.3.5. Діагностика ґрунтів на основі альгологічних даних	171
2.4. Індикація геологічних порід	179
2.4.1. Пошук корисних копалин з використанням фітоіндикації	179
2.4.2. Зоологічні підходи до пошуку корисних копалин	190
2.4.3. Фітоіндикація покладів нафти і газу	191

Зміст

Розділ 3. ІНДИКАЦІЯ ЗМІН ЕКОСИСТЕМ У ПРОСТОРІ Й ЧАСІ	201
3.1. Індикація клімату	201
3.1.1. Індикація палеоклімату і стратиграфії геологічних відкладів	201
3.1.2. Методичні аспекти індикації клімату на основі спорово-пилкового аналізу	233
3.1.3. Синфітоіндикація клімату на основі структури ареалів рослин	241
3.1.4. Фенологічні аспекти індикації клімату	246
3.2. Ландшафтна біоіндикація	256
3.2.1. Синфітоіндикація висотно-територіальних змін показників екологічних факторів	256
3.2.2. Синфітоіндикація часових змін показників екологічних факторів	267
3.3. Індикація динаміки та стійкості екосистем	273
3.3.1. Поняття динаміки екосистем	273
3.3.2. Індикація динаміки екосистем	276
3.3.3. Індикація геоморфологічних процесів	282
3.3.4. Поняття про стійкість екосистем	288
3.3.5. Синфітоіндикаційна оцінка стійкості екосистем	297
3.4. Сталий розвиток і проблеми біоіндикації	302
СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ	312

CONTENTS

PREFACE	5
Chapter 1. FUNDAMENTALS AND METHODS OF BIOINDICATION	7
1.1. Idea of bioindication and its development	7
1.1.1. Use of bioindication	7
1.1.2. Definitions and major concepts of bioindication: bioindication and phytoindication	9
1.1.3. Modern trends of phytoindication	12
1.2. Ecological basis of bioindication	22
1.2.1. Indicator and indicant	22
1.2.2. Problem of stress and bioindication	29
1.2.3. Levels of organization and bioindication	31
1.3. Methods and scales of bioindication	33
1.3.1. Main methods of bioindication	33
1.3.2. Scales and their types	35
1.3.3. Comparison and unification of scales	40
1.3.4. Methodology of synphytoindication	54
1.3.5. Dendroindication	62
1.3.6. Remote bioindication	71
Chapter 2. INDICATION OF STATE AND POLLUTION OF ECOSYSTEMS	80
2.1. Atmosphere bioindication	80
2.1.1. Chemical state of air and nature of its pollution	80
2.1.2. Plant reaction as an indicator of atmosphere pollution	85
2.1.3. Lichenoindication	95
2.1.4. Bryoindication	106
2.2. Hydrosphere bioindication	110
2.2.1. Hydrosphere and its chemical content	110
2.2.2. Phytoindication of surface and ground water	111
2.2.3. Algoindication of water contamination	124
2.2.4. Zooindication of water contamination	128
2.2.5. Assessment of state and pollution of marine ecosystems	133
2.3. Pedosphere bioindication	138
2.3.1. Soil, its physical, chemical characteristics and fertility	138
2.3.2. Phytoindication of hydroregime, its change and soil aeration	142
2.3.3. Phytoindication of chemical properties and salinity of soil	152
2.3.4. Phytoindication of forest type and Vorobjov-Pogrebniak edaphic grid	162
2.3.5. Algological diagnostics of soil	171
2.4. Indication of rock type	179
2.4.1. Search for mineral resources using phytoindication	179
2.4.2. Zoological methods to finding of mineral resources	190
2.4.3. Phytoindication of oil and gas resources	191

Contents

Chapter 3. INDICATION OF ECOSYSTEM CHANGES IN PLACE AND TIME	201
3.1. Climate bioindication	201
3.1.1. Bioindication of paleoclimate and stratigraphy of geological deposits	201
3.1.2. Methodological aspects of climate indication on the basis of sporo- pollen analysis	233
3.1.3. Synphytoindication of climate on the basis of plant species areas	241
3.1.4. Phenological aspects of climate indication	246
3.2. Landscape bioindication	256
3.2.1. Synphytoindication of altitudinal and spatial changes of ecological factors	256
3.2.2. Synphytoindication of temporal changes of ecological factors	267
3.3. Indication of dynamics and state of ecosystems	273
3.3.1. Ecosystem dynamics	273
3.3.2. Ecosystem dynamics indication	276
3.3.3. Indication of geomorphological processes	282
3.3.4. Ecosystem stability	288
3.3.5. Synphytoindicative assessment of ecosystem stability	297
3.4. Sustainable development and issues of bioindication	302
REFERENCES	312

Наукове видання

НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ
ІНСТИТУТ БОТАНІКИ ім. М.Г. ХОЛОДНОГО

ДІДУХ Яків Петрович

ОСНОВИ БІОІНДИКАЦІЇ

Київ, Науково-виробниче підприємство
«Видавництво “Наукова думка” НАН України», 2012

Художнє оформлення Н.М. КОВАЛЕНКО
Художній редактор І.П. САВИЦЬКА
Технічний редактор Г.М. КОВАЛЬОВА
Коректор Л.Г. БУЗІАШВІЛІ
Оператори О.О. ІЩЕНКО, В.Г. КАМЕНЬКОВИЧ
Комп'ютерна верстка О.І. ФУЖЕНКО

Підп. до друку 22.10.2012. Формат 70×100/16. Папір № 1.
Гарн. Таймс. Друк офс. Фіз.-друк. арк. 21,5 + 1 вкл. на крейд. пап.
Ум. друк. арк. 29,25. Ум. фарбо-відб. 33,15. Обл.-вид. арк. 30,5.
Наклад 300 прим. Зам. № 12—383

НВП «Видавництво “Наукова думка” НАН України»
Свідоцтво про внесення суб'єкта видавничої справи
до Державного реєстру видавців, виготівників
і розповсюджувачів видавничої продукції
ДК № 2440 від 15.03.2006 р.
01601 Київ 1, вул. Терещенківська, 3

ПП «Видавництво “Фенікс”»
03680 Київ 680, вул. Шутова, 13б