

ТАКСОНОМІЧНІ ЄМКІСТЬ ТА СПЕКТРИ ЕКОМОРФ РОСЛИННИХ УГРУПОВАНЬ

*Шанда В.І., Маленко Я.В.,
Шанда Л.В., Нікіфорова В.Г.*

Таксономічно рослинні угруповання характеризуються певними наборами, кількостями видів (видовий об'єм), родів, родин і їх співвідношеннями (таксономічні спектри різних ступенів).

В теоретичному та в прикладному відношеннях цілком логічним є визначення таксономічної ємкості та спектрів тих екоморф, які складають рослинні угруповання на різних стадіях (і фазах) сингенезу.

Екоморфа є терміном, який лежить в спряженому ряді таких понять як біоморфа, біотип, життєва форма, екада, екобіоморфа, ековид, екодим, екологічна група, клин, модифікація, раса, екоелемент, екофен, епіморфа, пластодим, фенотип. Всі ці поняття: 1) неоднозначно, неальтернативно, з повтореннями та доповненнями тлумачаться різними авторами на основі певних довільності та відносності принципів і критеріїв визначення; 2) мають деяку міру тотожності через обов'язкове визначення формотвірного, селективного, здебільшого спадкового закріпленого, впливу середовища та окремих його факторів на рослинні організми, котрий виявляється фізіономічно, в морфології (і, в цілому, в габітусі) їх, в анатомії, фізіології, біохімії та інших пристосувальних ознаках, властивостях, функціях, реакціях, які забезпечують їм існування.

Екоморфи, за Бельгардом О.Л. (1950), - це такі життєві форми рослин, які характеризують їх пристосування до всього біогеоценозу в цілому (ценоморфи) або до окремих його структурних компонентів: до кліматопу – клімаморфи, термотопу – термоморфи, геліотопу – геліоморфи, трофотопу – трофоморфи, гідрологічних умов – гідроморфи. З позицій загальнонаукової методології екологічної науки доцільно, на наш погляд, розширити уявлення про компоненти біогеоценозів, включивши в їх число простір і час. Тоді, життєві форми, котрим властиві різні пристосувальні ознаки та властивості в заселенні та утриманні простору угруповання, можна назвати топоекоморфами та хороекоморфами, а ті, котрі характеризуються різними рухами в часові – хроноекоморфами. До цього слід додати, що Дж.Симпсон (1951, за Северцовим А., 1987) мав достатньо підстав включити час в число параметрів екологічної ніші.

Екологічна характеристика складу рослинного угруповання за основними екоморфами значно звужує поле його екологічного аналізу, проте, на наш погляд, дає цілком надійну відносну, порівняльну картину стану угруповання у відповідний момент його існування. Розгорнутий екологічний опис складу рослинного угруповання можна реалізувати на

основі використання різних систем життєвих форм.

Побудова деталізованих схем та визначення спектрів різнотипних життєвих форм рослинного угруповання є об'єктивно складним, багатосмким завданням, але таким, яке поглиблює та розширює уявлення про екологічний склад рослинних угруповань та перспективи їх регулювання людиною.

Вчення про життєві форми відзначається тривалою, періодизованою історією, різними напрямками, складною розбіжністю принципів і критеріїв їх визначення (Шенников, 1950, 1964; Зозулін, 1961, 1968; Марков, 1962; Серебряков, 1962; Работнов, 1976).

У вивченні, осмисленні та класифікації життєвих форм І.Г.Серебряков (1962) виділяв два аспекти – еколого-морфологічний і екологоценотичний. Відповідно до цього є два підходи до визначення життєвих форм. Еколого-морфологічно життєва форма у вищих рослин є своєрідний зовнішній вигляд (габітус) певної групи рослин, який формується в їх онтогенезі, в процесі росту і розвитку, в певних умовах середовища. З екологоценотичних позицій життєві форми історично виникли як пристосування до найбільш повного використання всього комплексу умов місцевиростання та є виразом здатності певних груп рослин до розселення та закріплення на різних територіях. Екологічна група у рослин відображає пристосування до певної групи факторів, а не до всього середовища.

Життєва форма за Серебряковим І.Г. (1962) – нероз'ємно пов'язана з біологією розвитку та внутрішньою структурою органів рослин, які історично сформувались в певних ґрунтово-кліматичних умовах і засвідчують пристосування рослин до цих умов середовища, своєрідність тих або інших рослин і виражаються в специфіці їх сезонного розвитку, в способах щорічного наростання, відновлення. Життєва форма рослин змінюється в онтогенезі і набуває характерних, властивих виду особливостей тільки в дорослому стані в певних умовах виростання. Є широке та вузьке розуміння поняття “життєва форма”: від уявлень про неї, як сукупості популяцій чи видів до визнання її як форми тіла, котра властива тільки певному виду, або, рідше, роду, рослин, з відповідними типами, класами, підкласами, групами життєвих форм в їх межах. Наприклад, в типові напівчагарники, в класі прямостоячі, в підкласі безрозеточні, в групі стрижнекореневі. Зиман С.М. (1976) виділяє форми: перстач східний, чебрець Маршалла, полин повзучий, остудник Бессера та інші. Життєва форма переважно визначається як: 1) результат тривалої пристосованості рослин до місцевих умов існування, виражений в їх зовнішньому вигляді (Алехин, 1944); 2) пристосування, що відбиваються у зовнішньому вигляді рослин (Бельгард, 1950); 3) рослин, схожі за їх пристосуванням до всього комплексу їх середовища життя (Щенников, 1950); 4) організм, пристосований до певної амплітуди умов (Раменський, 1971); 5) зовнішній

вигляд рослин (габітус), який відображає їх пристосованість до умов середовища (Миркин, Розенберг, 1983); 6) групи видів рослин, схожі за своїми формами та ритмами розвитку; 7) тип пристосованості видів до схожих умов середовища (Реймерс, 1990). Одже, життєва форма розглядається як група рослин, що має схожі габітус і особливості пристосування до всього комплексу умов середовища.

Біоморфа та її синоніми – епіморфа, феноїд (Быков, 1988) це: 1) синонім життєвої форми (Миркин, Розенберг, 1983; Реймерс, 1991); 2) життєва форма, що виражається систематичним положенням видів, їх формами росту та біологічними ритмами (Быков, 1988).

Біотип є: 1) елементарна одиниця генетичної структури популяції, тобто група організмів, які мають майже тотожні генотипи та фенотипічно відрізняються від інших в популяції (Завадский, 1968); 2) сукупність фенотипів, які належать до певного генотипу (елементарний вид за Г.де Фрізом, генотип за К.Раункієром, гомогенний сингамеон за Дж.Лотсі (Ригер, Михаэлис, 1967); 3) сукупністю особин в популяції, котрі близькі генотипічно та фенотипічно (Шмитхьюзен, 1966, Реймерс, 1991); 4) синонім життєвої форми (Реймерс, 1991).

Екада є: 1) пристосована до екологічних умов форма, що виникла в результаті селективного впливу зовнішнього середовища (Ригер, Михаэлис, 1967); 2) група адаптивних модифікантів (Завадский, 1968). Поняття “екада” є близьким до терміну “аккомодат”, яке вживається до характеристики неспадкової морфологічної реакції виду в межах його фенотипічної пластичності. Такі прояви неспадкової мінливості характеризують норму реакції генотипу, тобто видоспецифічну здатність формувати фенотип відповідно конкретним умовам середовища. Це проявляється в анатомо-морфологічних та фізіолого-біохімічних модифікаціях.

Норма реакції за Северцовим О.С. (1987) визначає межі в котрих може змінюватися фенотип без зміни генотипу, тобто це адаптивне реагування генотипу, а морфози (що імітують мутації) є неадаптивними неспадковими реакціями.

Екобіоморфа як єдність біоморфи та екоморфи (Быков, 1988) являє собою певну сукупність видів, які мають схожі форми росту, біологічні ритми, а також еколого-фізіологічні та середовищеві особливості, котрі виникли в процесі природного добору і в певних умовах зовнішнього середовища.

Ековид (Ригер, Михаэлис, 1967) є групою екотопів, які генетично близькі між собою, проте в певних умовах середовищ, можуть виділятися як окремий вид.

Екодим (Ригер, Михаэлис, 1967) – це група певної таксономічної категорії, зв'язана з певним специфічним середовищем.

Екоклін (Ригер, Михаэлис, 1967) – це внутрішньовидові варіації, що

виникають в результаті реакцій на різні умови екологічних зон, які входять в арсал виду. Клини (Клини) є: 1) збільшенням або зменшенням частоти фенотипів (або відповідних алелів) у вигляді градієнту якоїсь географічної лінії (Ригер, Михаєліс, 1967); 2) вся гама переходів від одного крайнього варіанту ознаки до іншого (Майр, 1968); 3) поступова зміна ценооекосистем, ценопопуляцій або видів у зв'язку із градієнтами екологічних факторів, до екоклінів відносяться також екологічні ряди (Быков, 1988); 4) поступові морфологічні зміни, що відповідають екологічному градієнту; топокліни характеризують варіації, залежні від кліматичних чи локальних умов ареалу виду (Леме, 1976). Кількість клінів популяції рівне числу мінливих ознак.

Екологічна раса є групою особин одних популяцій або виду, котрі характеризуються щільними пристосувальними особливостями анатомо-морфологічного чи фізіологічно біохімічного характеру. Грант В. (1980) вважає екологічну расу одним із типів внутрішньовидової екологічної диференціації, котрий характеризує генотипічно та фенотипічно різні сукупності особин, які пристосовані до різних осередків ареалу того чи іншого виду. Быков Б.А. (1988) ототожнює екологічну расу з екотипом. Майр Э. (1974) відмічає, що поліморфні варіанти (морфи) є генетично обумовлені зміни в межах популяції, а термін "раса" характеризує міжпопуляційні відмінності всередині одного виду. Разом з тим, на його думку, екологічною расою може бути названа локальна популяція, котра помітно адаптована для певного біотопу.

Екоелемент за Завадским К.М. (1968) це – внутрішньопопуляційна форма, котра має певний генетичний комплекс і здатна визначатись в якості самостійного екотипу, тобто він є зачатком екотипу. Урослин екоелемент відзначається: 1) морфологічно (будова і розміри тіла, тип гілкування); 2) фізіологічно (відношення до субстратів, ґрунтів, ритмами життєдіяльності); 3) особливостями росту і розвитку. Поняття екоелемент характеризує морфобіологічні групи організмів, подібно реагуючих на середовище. Воно близьке до терміну ізореагент Раункієра К. (Завадский, 1968).

Екотип у рослин характеризується як: 1) генетично і фізіологічно відмежовані екологічні біотици в межах ековиду, пристосовані до певних умов середовища (Ригер, Михаєліс, 1967); 2) елементарна одиниця генетичної структури популяції або локальна екологічна раса (Завадский, 1968); 3) екологічна форма виду (Шмальгаузен, 1969); 4) адаптивна раса (Грант, 1980); 5) сукупність особин будь-якого виду організмів, пристосована до певних умов середовища, котра має успадковані екологічно обумовлені ознаки; морфологічно різні екотипи можуть виділятися як підвиди (Реймерс, 1990); 5) об'єднання близьких життєвих форм або екологічна раса чи особини одного виду, що пристосовані до певних умов і мають подібні, екологічно обумовлені спадкові ознаки

(Реймерс, 1991). Завадский К.М. (1968) ототожнює екологічну расу та екотип. Екотип в його розумінні це популяція або група популяцій із спадково закріпленими пристосуваннями до умов певного місцевиростання. Пристосованість до днакових умов існування виражається в наявності у них специфічних успадкованих морфо- фізіологічних особливостей. Екотили формуються при заселенні нових, раніше недоступних місцевиростань.

Екофени (Ригер, Михаэлис, 1967) є рядами фенотипів, які характерні для генотипу певного виду в середині його природного ареалу. Екофени виражають норми реакції генотипу на ті або інші зміни певного екологічного фактору чи всього середовища в цілому.

Екофенотип (Майр, 1974) окреслює сукупність ознак і властивостей рослинних організмів, котра формується на фоні екологічних умов. В такому розумінні термін "екофенотип" близький до поняття "екодим", "топодим", "пластогин" (Ригер, Михаэлис, 1967) котрі характеризують групу фенотипічно відмінних особин одного таксону в конкретному середовищі.

В цілому спорідненість паралелізм визначень формотвірного впливу екологічних факторів або всього середовища виявляються здебільшого пристосувальними, адаптивними змінами анатомо-морфологічного та фізіолого-біохімічного характеру.

Быков Б.А. (1988) процес формування екобіоморф у загальному процесі біотопогенезу називає екобіоморфозом, проте поняття морфоз широко вживається в генетиці (Шмальгаузен, 1948) для позначення індуцьованих, неспадкових, але подібних мутаціям змін в організмах.

Таксономічна складність екоморф характеризується числом (ємкістю, фондом) видів, родів, родин та їх співвідношеннями (спектрами). Таксономічні ємкість, різноманіття чи багатство екоморф багатоаспектно визначається відповідно принципів їх опису та визначення. Одні і тіж та різні види можуть вписуватися в таксономічну характеристику тієї чи іншої екоморфи. Разом з тим різні екоморфи екологічно характеризують види на основі їх генетичної гетерогенності та екологічного потенціалу.

Сенс виявлення таксономічних ємкості та спектрів рослинних екоморф в сингенезі в тому, що вони, в першому наближенні, окреслюють поглиблення уявлень про розвиток екологічного складу рослинного угруповання, встановлення екологічних можливостей різних видів. В розвитку угруповання таксономічні ємкість і спектри екоморф можуть спрощуватись, збагачуватись, стабілізуватись. Еволюція таксономічної ємкості екоморф іде в напрямку зонального типу. Об'єктивним є те, що характерні для зони екоморфи мають найбільшу таксономічну ємкість. В рослинних угрупованнях інтразонального типу та в деяких локусах зональних угруповань таксономічна ємкість екоморф може мати

відхилення від зонального характеру.

Широкий набір принципів і підходів в екологічній класифікації рослин дозволяє постулювати входження багатьох родин, родів і видів у таксономічну характеристику різних екоморф.

Таксономічна ємкість екоморф різних типів в цілому відповідає видовому об'єму угруповання, вона об'єктивно залежить від екологічних потенцій і суб'єктивно від принципів, підходів визначення екоморф і життєвих форм.

Різні екоморфи мають різні таксономічні ємкості і спектри, проте характерні для зони екоморфи можуть мати в цьому певну спорідненість.

На різних етапах розвитку угруповання організмів таксономічна ємкість екоморф змінюється. Екологічна спорідненість екоморф визначає спряженість їх таксономічних ємкостей і спектрів. Кожна стадія сингенезу якісно та кількісно характеризує екоморфи. В процесі сингенезу типи екоморф можуть не змінюватися, але змінюється їх таксономічний склад (ємкість).

В загальній теорії сингенезу ряди серійних угруповань можна розглядати як ряди чисел (спектрів і ємкостей) життєвих форм таксонів.

ЛІТЕРАТУРА:

1. Алехин В.В. *Теоретические проблемы фитоценологии и степоведения*. М.: МГУ, 1986, с. 213
2. Быков Б.А. *Экологический словарь*. Алма-Ата: Наука, 1988, с.212
3. Грант В. *Эволюция организмов*. М.Мир, 1980 с.407
4. Зиман С.Н. *Жизненные формы и биология степных растений Донбаса*. К.: Наук.думка, 1976 с.190
5. Завадский К.М. *Вид и видообразование*. Л.: Наука, 1968, с.396
6. Зозулин Г.М. *Аспекты учения о жизненных формах растений в биосферном плане. //Пробл.экол.морфологии, Тр. МОИП, т.42 – М.: Наука, 1976, с.44-45*
7. Леме Ж. *Основы биогеографии*. М.: Прогресс, 1976, с.309
8. Майр Э. *Популяции, виды, эволюция*. – М.: Мир, 1974, с.460
9. Марков М.В. *Общая геоботаника*. М.: Высш.школа, 1962, с.450
10. Раменский Л.Г. *Избр.работы*. Л.: Наука, 1971, с.334
11. Реймерс Н.Ф. *Популярный биологич. словарь*. М.: Наука, 1991, с.544
12. Реймерс Н.Ф. *Природопользование*. М.: Мысль, 1990, с.637
13. Ригер Р.,
Михалис А. *Генетический и цитогенетический словарь*. М.: Колос, 1967, с.607
14. Северцов А.С. *Основы теории эволюции*. М.: МГУ, 1987, с.320
15. Серебряков И.Г. *Экологическая морфология растений*. М.: Высш.школа, 1969, с.378

16. Тимофеев-Ресовский Н.В., Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука, 1969, с. 470
Воронцов Н.Н., Яблоков А.Э.
17. Шенников А.П. Экология растений. М.: Сов.наука, 1950, с.375
18. Шенников А.П. Введение в геоботанику. Л.: ЛГУ, 1964, с.447
19. Шмитхьюзен И. Общая география растительности. М.: Прогрес, 1966, с.309
20. Юрцев Б.А. Жизненные формы: один из узловых объектов ботаники //Пробл. эколог.морфологии. Тр. МОИП т.42. – М.: Наука, 1976, с.9-44