



# Курс “Екологія лісових екосистем”

Спеціальність 101 Екологія  
Інститут екології Карпат НАН України  
Викладач к.б.н., с.н.с. Шпаківська Ірина



### **Лекція 3.**

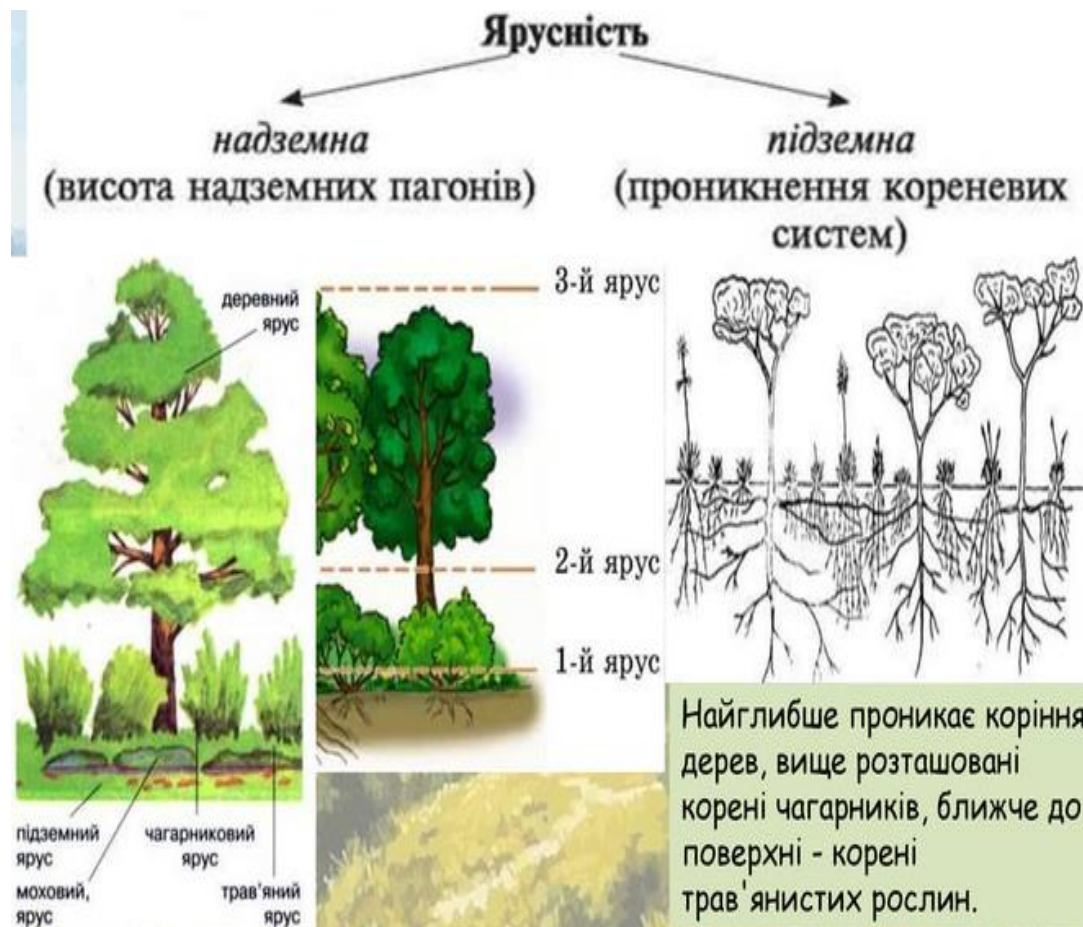
#### **Питання для самоперевірки**

1. Що таке дискретний опис онтогенезу рослин? Яке його екологічне значення?
2. Назвіть основні етапи онтогенезу деревних рослин і дайте їм характеристику.
3. Опишіть екологічні особливості сосни звичайної.
4. Опишіть екологічні особливості ялини звичайної.
5. У чому полягає специфічність екології дуба звичайного?
6. У чому полягає специфічність екології липи?
7. Опишіть екологічні особливості ясена звичайного.
8. Опишіть екологічні особливості клена гостролистого.
9. У чому полягає специфічність екології в'яза голого?
10. У чому полягає специфічність екології берези повислої?
11. У чому полягає специфічність екології вільхи клейкої?



Лекція 4.  
**Екологія рослин нижніх  
ярусів лісових екосистем**

# Згадаємо...Вертикальна структура (надземна та підземна)



# Чагарниковий ярус

Розвиток ярусу чагарників в лісі залежить від його породного складу і зімкнутості крон.

Залежно від ярусної структури лісової екосистеми вони формують 2 або 3-й ярус.

Загальна екологічна риса всіх лісових чагарників – їх більша або менша **тіньовитривалість**.

Оскільки чагарники знаходяться під наметом деревних рослин, де сила вітру різко знижена, запилюються вони зазвичай за допомогою комах. З цієї самої причини в них **відсутня анемохорія**, плоди разносять різні групи тварин.

Більшість лісових чагарників розмножуються **в генеративний спосіб** – насінням. Проростання насіння надземного типу. Вегетативне розмноження в цієї групи лісових рослин майже відсутнє.

# Екологія та онтогенез ялівцю звичайного – *Juniperus communis* L.



Багатостовбурний чагарник з вузькою кроною з групи **хвойних**. Іноді формується як одноствольне дерево. Хвоїнки плоскі, мають восковий наліт, що оберігає рослину від підвищеної транспірації. У фазу розмноження в ялівцю формуються чоловічі й жіночі шишки. Розміщуються вони на різних особинах, оскільки ялівець – рослина одностатева.

# Екологія та онтогенез ялівцю звичайного – *Juniperus communis* L.

**Анемофілія.** Насіння з соковитим придатком, ягодоподібні – «шишкоягоди», але справжніх плодів ялівець не утворює, адже **належить до відділу голонасінних рослин.**

Насіння розноситься переважно птахами – **орнітохорія.**

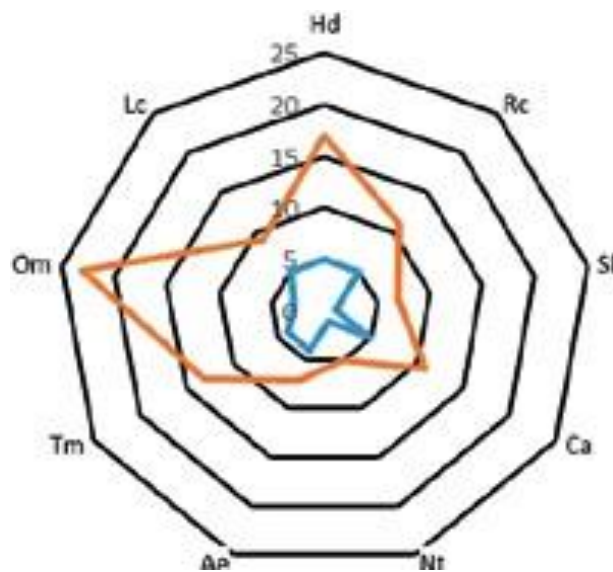
Онтогенез ялівцю поділяється на звичайні етапи від проростків до сенільних рослин.



# Екологія та онтогенез ялівцю звичайного – *Juniperus communis* L.

У своєму поширенні ялівець частіше за все приурочений до хвойних лісів і до їх вирубок.

Це пов'язано з його підвищеною світлолюбністю. До ґрунтів не вимогливий. Виростає на піщаних, глинистих і торф'яних ґрунтах. Уникає ґрунтів перезвожених, з низькою аерацією. Морозостійкий.



Екологічні амплітуди  
*Juniperus communis*.

Позначення осей: Hd – водний режим; Rc – кислотність ґрунту; Sl – сольовий режим ґрунту; Ca – кількість карбонатів у ґрунті; Nt – вміст азоту в ґрунті; Ae – аерація ґрунту; Tm – термоклімат; Om – вологість; Lc – освітленість

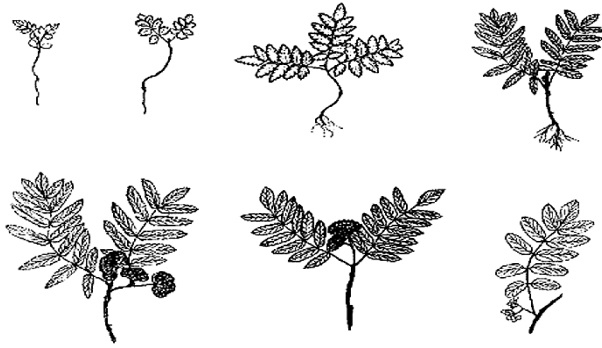
# Екологія та онтогенез горобини звичайної – *Sorbus aucuparia* L.

Горобина звичайна – це дерево або великий чагарник родини Rosaceae, підродини Maloideae, висотою до 20 м, з діаметром стовбурів до 30–40 см, з яйцеподібною або кулястою короною.

Пагони моноподіально наростаючі, двох типів – подовжені вегетативні і укорочені генеративні. Молоді пагони червоно-бурі, часто опушені, покриті зверху блискучою сіруватою перидермою. Листки чергові, непарнопірчасто- складні, у загальному контурі довгасто-еліптичні.

Квітки з п'ятичленною оцвітиною, чашечка й віночок незрощені, мають різкий неприємний запах, зібрані в щиткоподібні суцвіття.

# Екологія та онтогенез горобини звичайної – *Sorbus aucuparia* L.



*Онтогенез горобини звичайної (за Тищенко, 2004)*

**Проростки** мають один пагін із двома сім'ядольними і двома асимілюючими листками.

**Ювенільні** рослини теж мають один пагін, але без сім'ядольних листків. Висота рослин 4–6 см.

**Іматурні** особини відрізняються від ювенільних початком розгалуження. Висота рослин 3–23 см.

**Віргінільні** особини зазвичай висотою до 0,5 м. Вони відрізняються від ювенільних рослин наявністю листків дорослого типу – чергових, непарнопірчастоскладних, завдовжки 8–12 см з 9–15 еліптичними листочками.

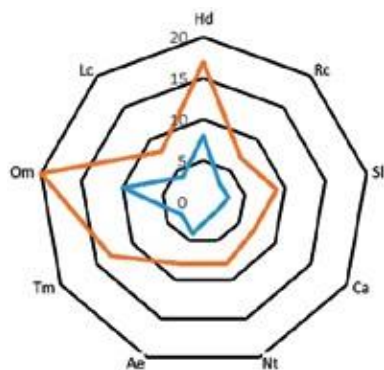
**Молоді генеративні** рослини мають гостровершинну крону. Починається цвітіння й плодоношення.

**Середньовікові** генеративні особини – це рясно квітучі плодові рослини з еліптичною або яйцеподібною кроною. Поверхня стовбура в нижній частині (приблизно 1/4 від висоти рослини) покрита тріщинуватою темно-сірою кіркою.

**Старі генеративні** особини мають широкоокруглу (кулясту) крону. Починається всихання великих скелетних гілок і верхівки крони. Стовбур із тріщинами на висоті до 1/3 від висоти дерева. Цвітіння й плодоношення не рясне.

**Сенільні рослини** представлені особинами з тріщинуватою кіркою майже по всьому стовбуру. Розгалуження можливе тільки у верхній частині дерева.

# Екологія та онтогенез горобини звичайної – *Sorbus aucuparia* L.



Екологічні амплітуди *Sorbus aucuparia*. Позначення осей: Hd – водний режим; Rc – кислотність ґрунту; Sl – сольовий режим ґрунту; Ca – кількість карбонатів у ґрунті; Nt – вміст азоту в ґрунті; Ae – аерація ґрунту; Tm – термоклімат; Om – вологість; Lc – освітленість

*Sorbus aucuparia* відрізняється широкою екологічною амплітудою, зустрічається в найрізноманітніших місцезростаннях. Ростає в підліску хвойних і змішаних лісів окремими деревами або групами (виходячи іноді в другий ярус), по лісових узліссях, галявинах, вирубках і згарищах, ярах, по берегах річок і струмків.

# Екологія та онтогенез рокитника російського *Chamaecytisus ruthenicus* (Fisch. Ex Woloszcz.) Klaskova.



Це невеликий, висотою 0,5–1,5 м (до 2), багаторічний **літньозелений листопадний чагарник** з прямими гіллястими ортотропними пагонами.

Листя чергове, трійчастоскладне з довгими притиснутоволосистими черешками. Черешки ледь помітні, довжиною до 1–2 см. Усі частини рослини отруйні.

Токсичною речовиною є алкалоїд **цитизин**.

Коренева система рокитника російського складається з головного кореня і системи додаткових коренів.

Осі відновлення послідовно змінюють одна одну в онтогенезі чагарника. Рослина може розмножуватися **вегетативно-кореневими нащадками**.

# Екологія та онтогенез рокитника російського *Chamaecytisus ruthenicus* (Fisch. Ex Woloszcz.) Klaskova.

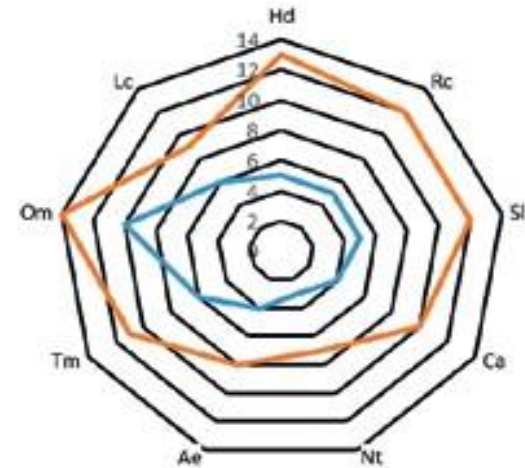
У результаті вивчення онтогенезу рокитника російського визначені особини восьми онтогенетичних станів (Гаврилова, 2007).

Рокитник російський поширений у лісостеповій та степовій зонах. Він характерний для сухих світлих соснових лісів і дібров. Рясно розростається по схилах пагорбів і на узліссях лісів.

Рокитник російський **маловибагливий** до ґрунту, посухостійкий, світлолюбний, морозостійкий, мезоксерофіт.

Відносно зволоження і сольового режиму ґрунту – **гемістенотоп**, за шкалами багатства ґрунтів на азот і освітленість – **геміевристенотоп**.

До кислотності ґрунтів рокитник російський менш вибагливий і має за цим фактором широкую екологічну амплітуду.



Екологічна амплітуда рокитника російського Свідчить про **широкую екологічну амплітуду** рокитника щодо режиму зволоження, кислотності ґрунту і сольового режиму.

# Екологія лісових трав і чагарничків

*Трав'яно-чагарничковий* ярус у лісових екосистемах є важливою структурною і функціональною частиною. У лісах помірної зони високе видове різноманіття лісових трав і широке варіювання їх життєвих форм та екологічних властивостей становить один із цікавих природних феноменів.

Хоча в цьому ярусі зосереджено лише трохи більше 1% біомаси екосистем лісу, з ним пов'язано 90% видового біорізноманіття лісових екосистем.

Концентрація азоту і фосфору в листках лісових трав на 30% вища, ніж у листі дерев, концентрація магнію у 2 рази вища, а калію в 3 рази вища, ніж у листі дерев. Більше 20% біомаси і значний запас поживних речовин знаходяться в ярусі лісової підстилки, яка найбільш органічно пов'язана з ярусом лісових трав.

# Екологія лісових трав і чагарничків

Трав'яно-чагарничковий ярус виступає є ареною напружених конкурентних відносин, більш того, він **фактично визначає успіх перших фаз репродукції лісотвірних деревних порід**, оскільки фаза проростків і дрібного підросту в дерев структурно повністю входить до складу живого надґрунтового покриву лісових екосистем.

У зв'язку з цим ключова роль трав'яно-чагарничкового ярусу і рослин, які його складають, неодноразово відзначалася фахівцями – екологами, геоботаніками і лісівниками.

**Оптимізація популяційних процесів, які відбуваються в трав'яно-чагарничковому ярусі, є важливим інструментом з підтримки екологічної цілісності та стійкості лісових екосистем.**

# Екологія лісових трав і чагарничків



Рослини, що входять до складу трав'яно-чагарничкового ярусу лісових екосистем, відрізняються своєрідними і часто високоспецифічними біологічними особливостями. У них особливі екологічні вимоги до умов зростання. Від їх реалізації залежить стійкість трав'яно-чагарничкового ярусу, а через **механізм контролю природного відновлення деревних порід і стійкість лісової екосистеми в цілому.**

Живий надґрунтовий покрив лісів є **важливим індикатором стану екосистеми** як біологічної цілісності та її сприйнятливості до різноманітних природних і антропогенних навантажень.

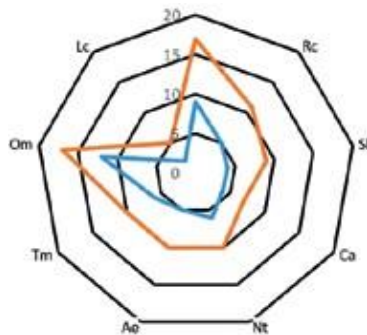
# Екологія лісових трав і чагарничків

**Яглиця звичайна – *Aegopodium podagraria* L.**

Це довгокореневищна багаторічна рослина. Полікарпик. Кореневище горизонтальне, повзуче. За літературними даними швидкість приросту кореневища сягає 25–30 см/рік і може утворювати 3–8 нових рамет.



**Гемікриптофіт. Мезофіт, евтроф.** Росте на свіжих (у нижніх шарах зволжених), слабокислих, гумусних, багатих, піщаних, щербнистих, глинистих або мулистих ґрунтах. Узлісно-лісовий вид, що віддає перевагу як напівзатіненим, так і відкритим сонячним місцезростанням.



# Екологія лісових трав і чагарничків

**Горлянка повзуча – *Ajuga reptans* L.**  
Багаторічна трав'яниста рослина зі сланкими пагонами, що вкорінюються. Кореневище коротке.



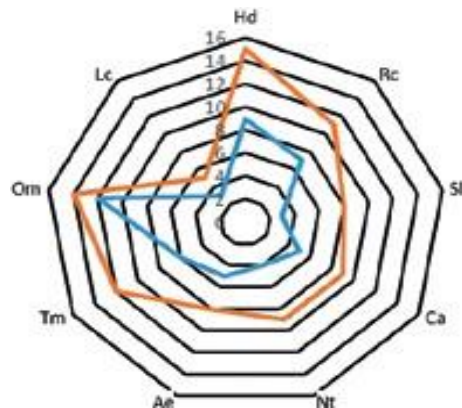
Розмножується, як правило **вегетативно**. Кожен дочірній пагін росте спочатку як надземний горизонтальний, подовжений; до середини липня його верхівка вкорінюється, а термінальна точка росту набуває вертикального положення. Протягом липня і серпня на вертикальній частині стебла утворюється розетка зеленого листя, а у верхівковій відкритій бруньці закладається суцвіття майбутнього року. До осені горизонтальне стебло відмирає, розеткові листки зберігаються зеленими до весни.

**Мезофіт, мезотроф. Світлолюбна рослина.**

В Естонській Республіці і деяких областях Росії занесений до **Червоної книги**

# Екологія лісових трав і чагарничків

**Копитняк європейський** – *Asarum europaeum* L. Трав'янистий розетковий полікарпик, гемікриптофіт. Різними авторами оцінюється як довгокореневищний або як короткокореневищний. Швидкість вегетативного розростання особин копитняка європейського становить **2–5 см на рік**.

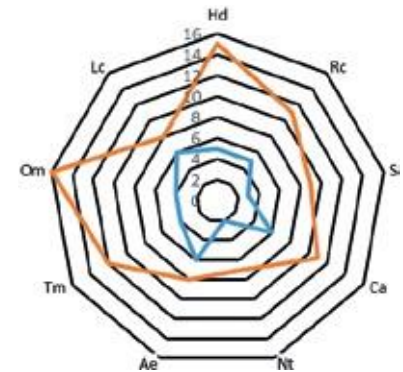


Надає перевагу **свіжим, вологим**, помірно гумусованим, нейтральним або слабколужним ґрунтам. Переважає вегетативне розмноження. Одна генеративна особина продукує до 100 насінин на рік. Рослині властиві різні форми **зоохорії**. Основні розповсюджувачі насіння – мурахи і мишоподібні гризуни. Поширений у фітоценозах *Quercus-Fagetum*, *Fagetalia sylvaticae*, *Convallario majalis-Quercion robori*

# Екологія лісових трав і чагарничків



**Буквиця лікарська –**  
*Betonica officinalis* L.  
Багаторічна трав'яниста,  
полікарпічна,  
літньозелена рослина з  
великим періодом  
вегетації



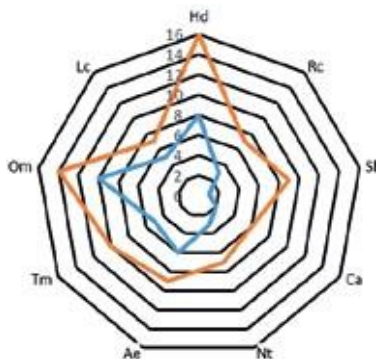
Розмноження насіннєве. **Ксеромезофіт. Мезотроф.** Світлолюбна рослина. За Граймом оцінюється як **S-стратег**.

Європейсько-західноазіатський узлісно-лісовий вид. Поширений майже по всій Європі, по всій Європейській Росії, на Кавказі, у Західному Сибіру та Уралі.

Росте на сухих, слабокислих, гумусних, піщаних або глинистих, навіть мулистих ґрунтах: на пасовищах, узліссях, галявинах, у чагарниках, на вогких луках, у світлих лісах

# Екологія лісових трав і чагарничків

**Куничник очеретяний** – *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth. Багаторічний злак з нещільною дерниною Рослина **зимозелена**. В ювенільних особин стрижнева коренева система, яка пізніше змінюється на типову для злаків мичкувату. За настання несприятливих умов можливе існування (переживання) рослини у вигляді кореневищ (до 5–6 років). Має кілька стебел висотою до 1–1,5 м.

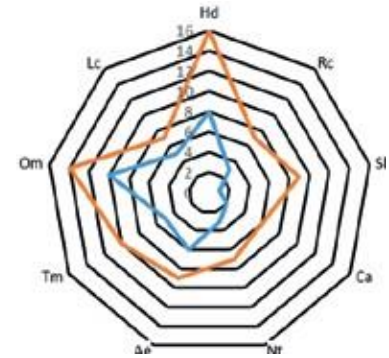


Бореальний вид. Ростає в дрібнолистих і світлохвойних лісах. **Мезофіт. Мезотроф. Тіньовитривалий.** Віддає перевагу легким ґрунтам, оскільки має потребу в добрій аерації в зоні розташування кореневища

# Екологія лісових трав і чагарничків



**Куничник наземний** – *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth. Багаторічна трав'яниста рослина заввишки 80–150 см з довгим повзучим кореневищем



Вегетативне розмноження за рахунок кореневищ. Кінцева брунька кореневища загинається вгору і формує вузол кущіння, у який входять кореневища і надземні пагони. Зимуючі бруньки залягають на невеликій глибині. **Загальна довжина живих кореневищ**, що зв'язують між собою надземні пагони кущів, може досягати за сприятливих умов **20 м**. **Мезофіт. Мезо або евтроф. Екологічна амплітуда широка**, але рослина досить світлолюбна і погано переносить посуху. Характерний для хвойних і листяних лісів. Листя блакитне або сірувато-зелене.

# Екологія лісових трав і чагарничків



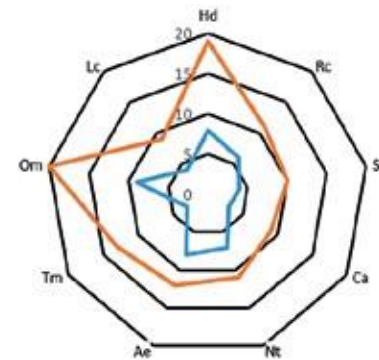
**Конвалія травнева** – *Convallaria majalis* L. Багаторічна довгокореневищна рослина  
Геофіт, тобто на зиму всі надземні частини рослини відмирають. Швидкість вегетативного розростання конвалії звичайної становить 10–40 см на рік. Середній річний приріст кореневищ у різних типах лісу варіює від 10 до 23 см. Швидкість розростання молодого клону досягає максимуму до 10 років, а в більш сприятливих умовах – до 30 років, а потім починає зменшуватися. Щільність рамет у клонах може досягати 143 шт./м<sup>2</sup>. Середня тривалість прегенеративного періоду в конвалії травневої становить 7 років.

**Мезотроф і мезофіт.** Тіньовитривала рослина.

Конвалія росте в листяних і соснових, а також змішаних лісах, на узліссях і галявинах. Особливо добре розвивається в заплавах дібрових, на багатому нейтральному ґрунті за гарного зволоження. Розростається дуже широко, створюючи значні куртини – **клони**.

# Екологія лісових трав і чагарничків

**Кропива дводомна** – *Urtica dioica* L. Трав'янистий багаторічний полікарпик, гемікриптофіт. Кореневища довгі, горизонтальні, гіллясті. Рослини досягають у висоту 60–200 см. Літньозелений вид. Розмноження вегетативне і генеративне.



Анемофілія. Цвіте з червня до осені. Плоди – сім'янки.

**Одна рослина утворює до 22 000 насінин.**

Поширена повсюди в помірній зоні.

Віддає перевагу свіжим і вологим ґрунтам, багатим на нітрати і фосфор.

**Нейтрофіл. Гемісциофіт.**

Росте в різних типах фітоценозів, переважно в Robinietaea, Querco- Fagetea, Fagetalia sylvaticae, Tilio-Acerion та ін.

# Екологія лісових трав і чагарничків

**Брусниця** – *Vaccinium vitis-idaea* L. **Багаторічний зимово-зелений чагарничок** із горизонтальним кореневищем і гіллястими пагонами, що піднімаються, висотою 15–20 см Цвіте рослина з другої половини травня до червня. Плоди – червоні ягоди. Плоди дозрівають у серпні і тримаються під снігом до весни.

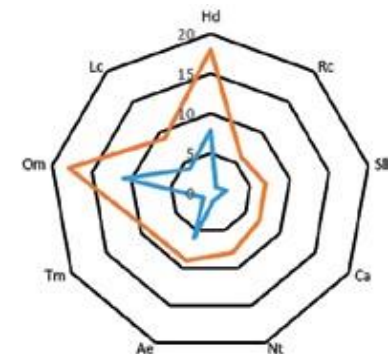
Брусниця має великий голарктичний ареал з переважним поширенням в північній частині Євразії.



Росте по сухих і сирих хвойних лісах і листяних лісах, чагарниках, іноді на торф'яних болотах.

Рослина світлолюбна, морозостійка.

**Мезофіт. Оліготроф.**

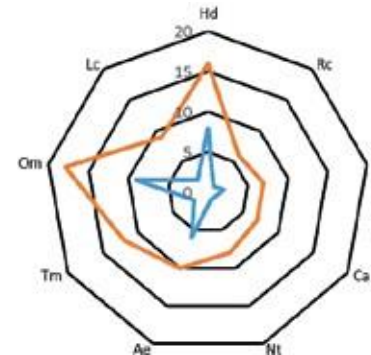


# Екологія лісових трав і чагарничків

**Чорниця** – *Vaccinium myrtillus* L. Багаторічний літньо-зелений чагарничок висотою 10–50 см. Рослина має повзуче кореневище, що дає велику кількість пагонів. Розмножується рослина переважно кореневищами, вегетативно.

Плід – ягода. У поширенні насіння чорниці велику роль відіграють різні птахи.

**Мезофіт, мезотроф.** Чорниця чутлива до пізніх весняних заморозків, особливо в період цвітіння.



# Екологія лісових трав і чагарничків

У видів рослин нижнього ярусу лісових екосистем багато спільних рис адаптивного характеру.

Це – наявність вегетативного розмноження, здатність формувати клони, зоохорія, тіньовитривалість, відсутня анемохорія і інші.

# Фенологічні ритми – індикатори екологічних умов

Однією з важливих форм екологічної адаптації рослин до зростання в умовах лісових фітоценозів є пристосовність періодів активного росту вегетативних органів, термінів цвітіння і плодоношення до еколого-ценотичного середовища. Такі адаптації дозволяють уникати конкуренції з сусідніми видами за екологічні ресурси, за агентів по перенесенню пилку і поширенню насіння та плодів.

**Фенологічна фаза** – це етап у річному циклі розвитку рослини або його окремих органів, виражений зовнішніми морфологічними змінами (набухання і розпускання бруньок, розгортання листків, початок росту пагонів, цвітіння, дозрівання плодів, опадання листків та ін.), а **фенологічна дата** – це календарний час настання тієї чи іншої фенофази. Інтервал між певними фенодатами становить **міжфазовий період (фенологічний цикл)**.

Одночасно фенологічні ритми є **індикатором умов екологічних ніш**, які займає даний вид рослини.

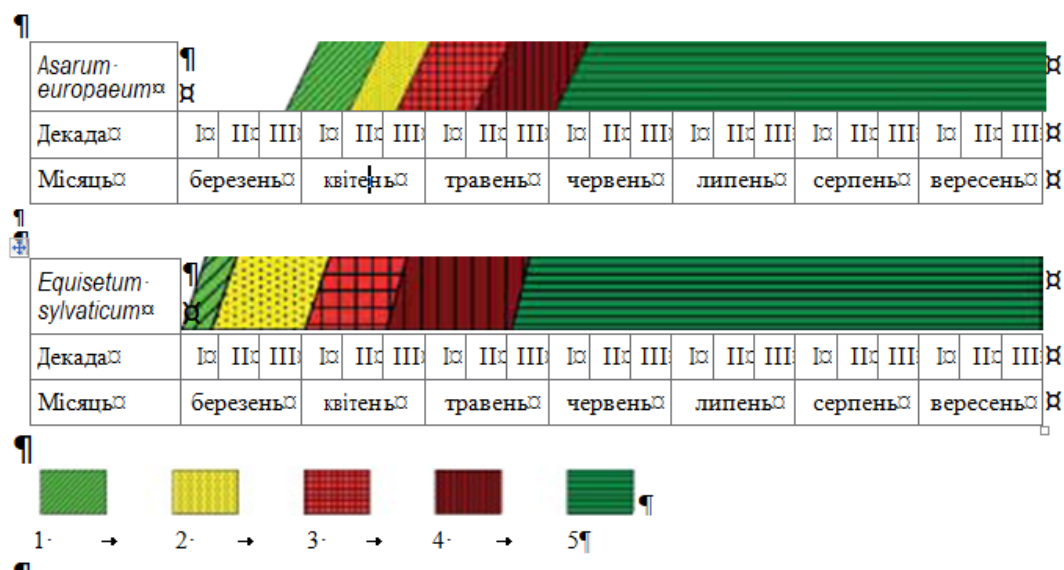
# Фенологічні ритми – індикатори екологічних умов

Види трав'яно-чагарничкового ярусу поділені за періодами цвітіння на чотири групи:

- 1) **ранньовесняні** – *Asarum europaeum*, *Equisetum sylvaticum*;
- 2) **весняно-літні** – *Aegopodium podagraria*, *Calamagrostis arundinacea*, *Geranium sylvaticum*, *Glechoma hederacea*, *Rubus saxatilis*, *Stellaria holostea*;
- 3) **літні** – *Actaea spicata*, *Ajuga reptans*, *Calamagrostis epigeios*, *Carex pilosa*, *Convallaria majalis*, *Fragaria vesca*, *Galeobdolon luteum*, *Lathyrus vernus* (= *Orobus vernus*), *Maianthemum bifolium*, *Melica nutans*, *Mercurialis perennis*, *Oxalis acetosella*, *Paris quadrifolia*, *Polygonatum multiflorum*, *Pulmonaria obscura*, *Trientalis europaea*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Vaccinium myrtillus*;
- 4) **літньо-осінні** – *Betonica officinalis*, *Calluna vulgaris*, *Orthilia secunda* (= *Pyrola secunda*), *Solidago virgaurea* (= *S. vulgaris*), *Stachys sylvatica*, *Urtica dioica*.

# Фенологічні ритми – індикатори екологічних умов

**Ранньовесняні види.** Характерним представником є *A. europaicum*. Початок цвітіння цього виду за роками спостережень припадав на квітень (як виняток – травень) і порівняно з двома іншими групами субформацій наставав на три дні раніше в групі субформації *Querceta roboris*. Період цвітіння в *A. europaicum* триває  $20 \pm 3$  дні, при цьому в перші вісім днів мала місце маточкова фаза цвітіння, а на 9–15-й день – тичинкова фаза.



**Фенофази ранньовесняних видів:** 1 – догенеративна вегетація; 2 – бутонізація; 3 – цвітіння/утворення спороносних пагонів; 4 – плодоношення / спороношення; 5 – постфлоральна вегетація

# Фенологічні ритми – індикатори екологічних умов

**Весняно-літні види.** Найбільш показовими модельними видами є *A. podagraria*. Середній термін початку цвітіння *A. podagraria* залежно від погодних умов року припадав на останню декаду червня і в субформації *Pineta sylvestris* мав місце на 1–2 доби раніше порівняно з субформацією *Acereto (platanoiditis) – Querceta (roboris)*.



П

# Фенологічні ритми – індикатори екологічних умов

**Літні види.** Характерними представниками є *C. pilosa* та *V. myrtillus*. У *C. pilosa*, залежно від типу фітоценозу, цвітіння розпочиналося на 2–3 дні раніше і тривало на 5–6 днів менше в субформації *Betuleta pendulae*. Навіть у цій субформації цвітіння починалося раніше в групах особин, пристосованих до «вікон» у деревостані. Загальна тривалість цвітіння становила в середньому 20 діб. Для *V. myrtillus* фіксували початок і закінчення цвітіння на 2–5 днів раніше в групі асоціацій *Pineta (sylvestris) vacciniosa (myrtilli)*, що також було пов'язане з кращим освітленням та прогріванням на рівні ґрунту порівняно з іншими лісовими фітоценозами.



# Фенологічні ритми – індикатори екологічних умов

**Літньо-осінні види.** Типовим представником є *C. vulgaris*. Це пізньоквітучий вид. В умовах Північного Сходу України його цвітіння починається в липні і в окремі роки навіть на початку серпня. У субформації Querceto (roboris) – Pineta (sylvestris) початок цвітіння в середньому за роки спостережень на 2–3 дні настає раніше порівняно з фітоценозами з суто сосновими або сосново-березовими деревостанами.






# Фенологічні ритми – індикатори екологічних умов

Початок цвітіння модельних видів лісових трав і чагарничків, з одного боку, **закріплений генетично**, а з іншого – **визначається погодними умовами поточного року і пов'язаний з термінами прогрівання лісового фітоценозу як цілісної екосистеми**.

Залежно від видового складу деревного пологу, його зімкнутості, а також наявності підліску та його щільності в різних типах фітоценозів **початок цвітіння в середньому зміщується на термін від 2 до 4–5 днів**.

Це свідчить про специфічність ритмики розвитку рослин нижніх ярусів лісу залежно від типу фітоценозу і всіх структурних компонентів, які входять до його складу. **Онтогенетично більш старіші парціальні кущі лісових чагарничків мають тенденцію зацвітати раніше**, ніж парціальні кущі онтогенетичних станів g1 і g2 .




# Вегетативно-рухомі рослини – структурно-функціональна основа трав'яно-чагарничкового ярусу

Важлива спільна особливість репродукції переважної більшості лісових трав полягає в **здатності до вегетативного розмноження і формування клонів**.

Ця здатність **компенсує** можливу низьку ефективність генеративного розмноження в лісових екосистемах з високою видовою насиченістю і жорсткими конкурентними відносинами.

Має вегетативне розмноження і суто **генетичні переваги**, зберігаючи в цілості вихідний генотип тієї форми рослин, які в умовах лісової екосистеми виявилися найбільш пристосованими й ефективними.

У середньому серед рослин нижніх ярусів лісів вегетативне розмноження **засвідчується в 45% видів**. Його форми надзвичайно різноманітні. Це кореневища, столони, вуса, бульби, цибулини, фрагментація особин та ін.



# Вегетативно-рухомі рослини – структурно-функціональна основа трав'яно-чагарничкового ярусу

Для всіх видів вегетативно-рухомих рослин характерними є **формування клонів**, які становлять собою **сукупність рамет** – нащадків одного генета.


Завдяки формуванню клонів такі рослини виявляються **конкурентно більш стійкими, здатними захоплювати територію і надовго її утримувати, не допускаючи потрапляння на територію клонів інших видів рослин.**

Можливість формувати клони дає переваги і при **сукцесійних** змінах лісових фітоценозів. Стійкість клонів значною мірою залежить від того, що на перших етапах формування рамети отримують необхідні органічні речовини від генетів і тому є стійкими за звичайні сходи і проростки.

# Вегетативно-рухомі рослини – структурно-функціональна основа трав'яно-чагарничкового ярусу

Згідно з Ю.А. Злобіним (1997) клони поділяються на такі основні типи

1. **Клон-особина**. У цьому випадку рамети формуються як результат особливого типу розгалуження, пов'язаного з утворенням не тільки структури пагонів з бічних гілок, а й кореневої системи разом із самостійними органами репродукції. Наявність власної кореневої системи основна відмінність раметів від гілок. У клонів-особин рамети концентруються в **безпосередній близькості від материнської особини та фізіологічно складають з нею одне ціле**.
1. **Клон-група** формується при вегетативному розмноженні материнської особини в разі розміщення дочірніх рослин у безпосередній близькості від неї. Клони-групи характерні для нещільнокущових злаків і короткочореневищних видів. У результаті процесів партикуляції в таких клонах **може мали місце повна самостійність рамет**, найбільш характерна для пізніх етапів їх великого життєвого циклу.
2. **Клон-поле** – це вершина вираженості клонової полімеризації й дезінтеграції. У цьому випадку рамети утворюються в ході вегетативного розмноження шляхом формування довгих кореневищ, корневих нащадків, вусів або інших подібних структур, для яких в англійській літературі запропонований спеціальний термін «spracer» – **загарбник простору**, у російськомовній – «пагін розселення» (Злобін, 1961). **Зв'язок рамет із материнською особиною в цьому разі має тимчасовий характер**, вони досить швидко набувають повної самостійності.



# Вегетативно-рухомі рослини – структурно-функціональна основа трав'яно-чагарничкового ярусу

У рослин, які формують клони-поля, розміри клонів бувають великими, і живуть вони досить довго. Так, Кук (Cook, 1983) описував клони *Calamagrostis epigeios* з діаметрів 50 м і терміном існування 400 років і клони *Convallaria majalis* з діаметром 83 м при віці 670 років.

Основними етапами в житті кожного клону в період їх становлення і розвитку є такі:

1. **Ініціальний етап** – на території клону переважають генети, а кількість рамет невелика.
2. **Рівноважний етап** – характеризується збільшенням у клоні кількості самостійних, повністю укорінених і незалежних рамет при скороченні кількості генетів у ході природного самозрідження.
3. **Етап старіння** – у клоні знижується процес новоутворення рамет, і клон поступово відмирає.

# Вегетативно-рухомі рослини – структурно-функціональна основа трав'яно-чагарничкового ярусу

Як приклад можна розглянути закономірності будови клонів **брусниці**. Їх аналіз показав, що формування клону розпочинається з формування навколо первинного куща дочірніх парціальних кущів, які, у свою чергу, утворюють нові підземні пагони розселення, що дають початок іншим парціальним кущам і т.д.

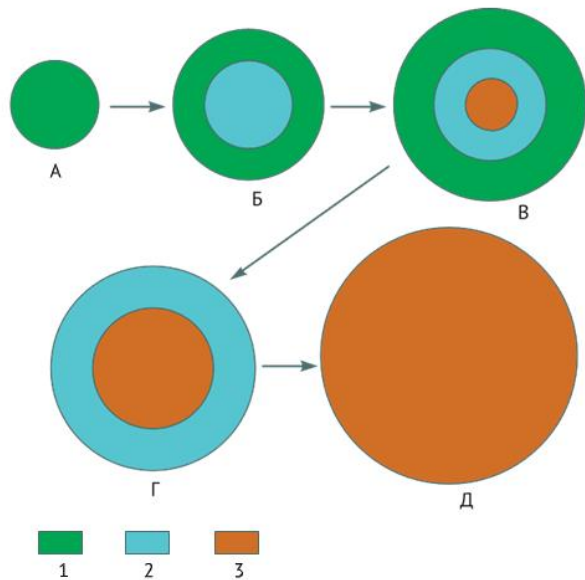
Щільність парціальних кущів у різних клонів дещо відрізняється, але в середньому залишається на рівні 120–180 шт./м<sup>2</sup>.

Парціальні кущі в клонах розміщуються досить закономірно за їх онтогенетичним станом.

За цією ознакою в клонах можна виділити **три зони – центральну, проміжну і периферійну**. У центральній зоні переважають парціальні кущі пізніх онтогенетичних станів, у проміжній – парціальні кущі віргінільного і генеративного станів, а в периферійній – здебільшого парціальні кущі догенеративного стану: проростки, ювенільні, іматурні й віргінільні особини.

# Вегетативно-рухомі рослини – структурно-функціональна основа трав'яно-чагарничкового ярусу

Усього в брусниці в лісових екосистемах можна виділити **п'ять** типів (моделей) клонів (Коваленко, 2015)



## Схема моделей будови клонів

*Vaccinium vitis-idaea* на різних етапах розвитку:

А – клон, у побудові якого беруть участь передгенеративні парціальні кущі;


Б – клон, у побудові якого беруть участь передгенеративні, віргінільні та генеративні парціальні кущі;

В – клон, у побудові якого беруть участь віргінільні, генеративні та післягенеративні парціальні кущі;

Г – клон, у побудові якого беруть участь парціальні кущі віргінільного, генеративного та післягенеративного вікових станів;

Д – клон, у побудові якого беруть участь післягенеративні парціальні кущі.

1 – сукупність парціальних кущів інвазійного типу; 2 – сукупність парціальних кущів нормального типу; 3 – сукупність парціальних кущів регресивного типу



# Вегетативно-рухомі рослини – структурно-функціональна основа трав'яно-чагарничкового ярусу

У цілому, клоноутворення є важливим адаптивним механізмом **виживання** і **конкурентної** боротьби в рослин трав'яно-чагарничкового ярусу лісів.

Завдяки вегетативному розмноженню та розростанню клонів такі рослини **контролюють простір і перешкоджають впровадженню в ліси інвазійних видів рослин.**



### **Питання для самоперевірки**

1. Охарактеризуйте екологічні особливості ялівцю звичайного.
2. Дайте характеристику екологічних особливостей горобини звичайної.
3. Охарактеризуйте особливості структури і видового складу трав'яно- чагарничкового ярусу лісових екосистем.
4. Дайте характеристику екологічних особливостей воронячого ока.
5. Які екологічні особливості має яглиця звичайна?
6. Дайте характеристику екологічних особливостей копитняка європейського.
7. Охарактеризуйте екологічні особливості чини весняної.
8. Дайте характеристику екологічних особливостей брусниці.
9. Які екологічні особливості має чорниця?
10. Охарактеризуйте екологічні особливості конвалії травневої.
11. На які етапи поділяють феноспектри лісових рослин?
12. Як змінюються феноритми лісових рослин залежно від змін екологічного режиму?
13. Які рослини називають вегетативно-рухомими?
14. Назвіть основні зони клонів у вегетативно-рухомих рослин та поясніть, чим вони відрізняються одна від одної.

Наразі все....

