

УДК: 581.9:504.73

Дєдов О.В., Дєдов О.О.

Вінницький державний педагогічний університет імені Михайла Коцюбинського

До питання безлісся степів та лук

Розглянуто питання причин безлісся степів, заплавлених, материкових низинних та суходільних лук. Підкреслено необхідність при дослідженні рослинного покриву кожного ландшафтного комплексу звертати увагу не тільки комплексний вплив на неї абіотичних чинників, а й відповідну реакцію на нього рослинних організмів. Встановлено великий вплив (крім особливостей клімату, ґрунтів, їх гранулометричного і хімічного складу, рельєфу тощо) на склад рослинності типу водного режиму ґрунтів та фізіологічних особливостей рослин, які при тотожності інших чинників, можуть бути визначальними у формуванні фітопокриву окремих територій. Розкрито одну із причин відсутності деревної рослинності на заплавлених та низинних материкових луках складовими якої є: близьке до поверхні залягання та застій ґрунтових вод і накопичення внаслідок цього в них великої кількості токсичних для рослин оксидів Fe(II) та Al(III), перемогу в боротьбі за виживання в цих умовах злакових трав (рослин стратегії II) завдяки їх пристосуванню засвоювати нетоксичні іони Fe(III) у хелатній формі над рослинами стратегії II (дводольні та однодольні злакові) які поглинають іони Fe²⁺, що також слугує поясненням домінування трав і на суходільних остепнених луках при дефіциті Fe(II). Доведено переваги рослин стратегії II над представниками стратегії I у стійкості до токсичної дії іонів Al(III). Перші з них, завдяки своїм фізіологічним пристосуванням, знешкоджують їх перетворенням у нетоксичні хелатні комплекси, “консервацією” у клітинних стінках, внутрішнім зв’язуванням тощо, що актуально в умовах перезволоження та підвищення кислотності ґрунтового розчину.

Ключові слова: застійні ґрунтові води, токсичні та хелатні форми заліза й алюмінію, степи, луки, рослинність, рослини стратегій I та II.

Дедов А. В., Дедов А. А. К вопросу безлесья степей и лугов. Рассмотрен вопрос причин безлесья степей, пойменных, материковых низинных и суходольных лугов. Подчеркнута необходимость при изучении растительного покрова каждого ландшафтного комплекса обращать внимание не только на комплексное действие на нее абиотических факторов, но и ответную реакцию на них растительных организмов. Установлено большое влияние (кроме особенностей климата, почв, их гранулометрического и химического состава, рельефа и др.) на состав растительности типа водного режима почв и физиологических особенностей растений, которые, при равности других факторов, могут быть определяющими в формировании растительного покрова отдельных территорий. Раскрыто одну из причин отсутствия древесной растительности на пойменных и низинных материковых лугах составляющими которой есть: близкое к поверхности залегание и застой почвенных вод с накоплением вследствие этого в них огромного количества токсических для растений оксидов Fe(II) и Al(III)), победа в борьбе за выживание в этих условиях злаковых трав (растений стратегии II) вследствие их приспособленности усваивать не токсические ионы Fe(III) в хелатной форме над растениями стратегии I (двудольные и однодольные злаковые) поглощающих ионы Fe²⁺, что также служит объяснением доминирования трав и на материковых суходольных остепненных лугах при дефиците Fe(II). Доказано преимущество растений стратеги II над представителями стратеги I в устойчивости к токсическому влиянию ионов Al(III). Первые из них, вследствие физиологической приспособленности, обезвреживают их путем превращения в нетоксические хелатные формы, “консервированием” в стенках клеток, внутренним связыванием и пр., что актуально в условиях переувлажнения и повышении кислотности почвенного раствора.

Ключевые слова: застойные почвенные воды, токсические и хелатные формы железа и алюминия, степи, луга, растительность, растения стратегий I и II.

Diedov O.V., Diedov O.O. To the question of treeless steppes and meadows. The question under consideration is the causes of treeless steppe, meadows, mainland low-lying meadows and mainland highland meadows. The importance to study each natural and landscape complex is emphasized in terms of effects of abiotic factors as well as the reaction of plant organisms on them. The impact of water regime, (except the features of climate, soil, its grain size and chemical composition, topography and others) on the composition of the vegetation types is revealed. The physiological characteristics of the

plants is equally crucial in shaping the vegetation of certain areas. There has been found the reasons of the lack of trees on the floodplain and lowland mainland meadows. The components on the latter are the approximate of the surface of the bedding and the stagnation of soil water. As a result of it a huge amount of toxic for plants is accumulated oxides of Fe (II) and Al (III). The survivors are grasses (plant strategy II) due to their adaptability to assimilate to non-toxic ions Fe (III) in the chelated form of plants strategy I (dicotyledonous and monocots non-cereal), absorbing ions Fe^{2+} . That also accounts for the dominance of grasses on the continental dry valley with the deficit of Fe(II). The advantages of plant II strategies over those strategy I in the resistance to the toxic effects of ions Al (III) is proven. The first of these, due to physiological adaptation, neutralize them by becoming a non-toxic chelated form, “conservation” in the walls of cells, internal linking, and so on., which is important in the conditions of water logging and increase the acidity of the soil solution.

Keywords: stagnation of soil water, toxic and chelated forms of iron and aluminum, steppe, meadow, plants, plants of strategy I and II.

Наявність проблеми. Питання безлісся степів та лук, дослідження їх унікальної і багатой флори тощо привертати увагу науковців упродовж тривалого часового періоду, проте механізми її існування залишаються ще не зовсім з'ясованими. Сьогодні, при переході до нової моделі сталого розвитку, яка забезпечує збалансоване економічне сходження при збереженні природно-ресурсного потенціалу та екологічну безпеку як окремих людей, так і суспільства загалом, для їх збереження та забезпечення відновного розвитку вони стали ще більш злободенними. У дослідженнях природи все більшого розмаху набуває міжнародна співпраця та обмін інформацією з питань охорони флори і фауни, прийняття міжнародних програм з охорони довкілля. Надто важливим для науковців, у т. ч. і географів, стало прийняття Бернської Конвенції про охорону дикої флори та фауни і природних середовищ існування в Європі (1979), **Конвенції** про біологічне різноманіття на конференції в Ріо-де-Жанейро (1992) та інших нормативних документів які ратифікувала й Україна. Виконання взятих зобов'язань неможливе без поглиблення дослідження феномену степів і лук.

Аналіз попередніх досліджень та виявлення невирішених сторін проблеми. На сьогоднішній день існує багато праць у яких розкриваються причини безлісся степів (їх аналіз міг би зайняти не одну сторінку). У кожній з них автори вбачають різні з них – гранулометричний складу ґрунту та його погану водопроникність (П.А. Костичев), хімічний склад ґрунту, зокрема високий вміст у ньому шкідливо діючого на деревну рослинність вапна (Г.І. Танфільєв), особливості клімату, насамперед недостатнє для дерев вологозабезпечення (Г.М. Висоцький) та інші. Досить повно цю проблему пророаналізовано у працях Є.М. Лавренка “Степи ССРСР” [5] та “Вопросы о взаимоотношениях леса и степи на новом этапе” [4]. У другій з них він робить висновки про те, що кожна з версій феномена степу має право на існування і містить зерно істини, проте, як і більшість дослідників (прибічників теорії Г.М. Висоцького), головною причиною домінування в степу трав'янистої рослинності на його переконання є мала кількість опадів при значному випаровуванні (в байрачних лісах степу це співвідношення інше?).

Пояснень безлісся лук у науковій літературі зустрічається мало. Аналізуючи стан вивчення цього питання В.В. Альохін, відзначає що: “Некоторые авторы полагали что такие факторы как ледоход, обусловили безлесье пойм (Гребнер), другие связывают безлесье пойм с продолжительным заливанием их поймой водой, что вредно сказывается на росте древесных пород. Но можно считать достаточно установленным, что все эти факторы не могут иметь

решающего значения. Лишь в отдельных случаях в низовьях некоторых рек весеннее затопление настолько продолжительно, что несомненно, препятствует росту деревьев” [1, с. 269]. “Покос, несомненно оказывает определенное отбирающее действие” [Там само, с. 270].

Першу причину можна вважати недостатньо аргументовано внаслідок того, що крига чомусь шкодить деревам лише у центральній частині заплави залишаючи неушкодженими вербняки у приуслівій, друга і третя, що свідчать самі за себе, є також не зовсім переконливими, адже існують (і досить тривалий час) луки які не заливаються й не “бачили” коси.

Метою статті є аналіз причин безлісся степів та пояснення цього феномену на заплавах, материкових низинних і суходільних луках.

Методи дослідження. Методологічною основою дослідження слугували загальнонаукові принципи історизму та наступності (для виявлення розвитку степів і лук), об’єктивності, всебічності (при встановленні причин, що впливають на рослинність біомів). У ній були також використані методи системного аналізу, синтезу, структурно-логічного узагальнення.

Результати досліджень. На нашу думку, однією з причин відсутності деревної рослинності на заплавах, а також на низинних материкових луках зумовлена комплексним поєднанням двох чинників – абіотичного (наявності застійних ґрунтових вод) та біотичного (морфологічні та фізіологічні пристосування трав’янистих рослин до існування у таких умовах біотопу). Саме це сприяло заселенню лук травами (як найбільш пристосованих до їх умов) і витіснення з них менш пристосованих до них дерев.

До такого висновку дуже близько підійшов при поясненні живлення деревної та трав’янистої рослинності В.Р. Вільямс (1955), але зосередившись на поживних речовинах, він цього не зробив. Приймавши за основу: “...исследование лугов, как особой группы природных образований, во всей совокупности их свойств и отношений к тем природным явлениям, которые определяют существование на них природных комплексов живых растительных организмов – природных луговых растительных сообществ [2, с. 10] він довів, що: “При условии создавшегося обилия воды в верхних, переполненных органическим веществом, горизонтах почвы и при наличии богатой содержанием золы и азота массы органического вещества симбиотрофная травянистая растительность достигает чрезвычайной роскоши своего развития... Чрезвычайная густота этой флоры ставит сильнейшее препятствие развитию новых поколений деревянистых растений, особенно лесных деревьев, возобновляющихся при посредстве семян... и, деревянистая флора окончательно покидает территорию, и наступает период травянистой флоры, составляющей основной фон сообщества, и в этом основном фоне вкраплены представители деревянистой микотрофно питающейся растительности, размножающейся побегами от корней или от корневой шейки, и представители степной растительной формации...” [Там само, с. 84].

Не так кількість, як застій ґрунтових вод зумовлює накопиченню у них (і в ґрунтовому розчині) розчинних гідроксидів феруму ($\text{Fe}(\text{OH})_2$) та алюмінію ($\text{Al}(\text{OH})_3$). Залізо (Fe) приймає участь у синтезі складових хлорофілових зерен і позитивно впливає на синтез хлорофілу, що має велике значення для процесу фотосинтезу, входить до складу багатьох ферментів тощо. Його нестача призводить до зниження інтенсивності фотосинтезу, зменшення кількості

хлорофілу розвитку хлорозу, відмирання листя, порушення азотного, фосфатного та інших обмінів, що може призвести до загибелі рослин [6, 7]. Вони засвоюють цей елемент у хелатній (сполуки, в яких іони Fe^{3+} утворюють нестійкі комплекси з органічними молекулами), а також у формі оксидів Fe (III) і Fe (II). У формі (Fe^{2+}) цей елемент засвоюють рослини стратегії I (дводольні та однодольні незлакові) у яких він для транспорту по симпласту окиснюється до Fe^{3+} (саме лише у такій формі можливий та відбувається його транспорт по рослині). У формі Fe^{3+} (здебільшого у складі фітосидеротрофного комплексу) його засвоюють рослини стратегії II (злакові) [10, 14].

При підвищенні кислотності ґрунту вміст розчинних форм неорганічних сполук заліза Fe^{2+} підвищується та може досягати токсичних концентрацій для рослин, а у нейтральних чи основних – знижуватися [11].

В умовах перезволоження і застою ґрунтових вод (капілярно підпертих) на луках, не тільки заплавних, а і часто на слабодренованих материкових низинних (наприклад, “Панталіха” та ін. у Тернопільській області) зумовлених близьким до поверхні заляганням водотривких порід, виникає дефіцит кисню. Це призводить до інактивації в апопласті епідермальних тканин кореня внаслідок окиснення феруму, послаблення його транспорту у пагін і хлорозу рослин стратегії I. Цей процес (інтенсифікація якого спостерігається при зниженні значення рН (підвищенні кислотності ґрунтового розчину)), послаблюється і навіть призупиняється також при підвищенні рН в апопласті зумовленому збільшенням у ґрунтовому розчині карбонатів [13]. У такому випадку, внаслідок дефіциту іонів (Fe^{2+}), рослини стратегії I також потерпають від хлорозу.

Рослини стратегії II, завдяки своїм фізіологічним особливостям, а саме здатності засвоювати залізо у формі Fe^{3+} , мають перевагу в боротьбі за виживання перед рослинами стратегії I у обох випадках. Адже застійні ґрунтові води містять багато (або принаймні більше від протічних гравітаційних) хелатних форм Fe^{3+} , а в посушливих умовах вони також не страждають від його дефіциту.

Шкодочинний вплив на рослини має також алюміній (Al). При перезволоженні та підкисленні ґрунту він переходить у форму токсичну для рослин – $[\text{Al}(\text{H}_2\text{O})_6]^{3+}$ або $\text{Al}(\text{OH})_3$. Його токсична дія проявляється у сповільненні росту коренів, їх ослизненні, втраті корневих волосків, активності симбіонтів на корінні, різкому зменшенні поглинання іонів тощо [3, 8, 9, 12].

Однак рослини стратегії II (загартованих у боротьбі за виживання) і в цій ситуації виявляються “кмітливішими” від представників стратегії I. Їх відповіддю на присутність алюмінію стало виділення коренями органічних кислот (лимонної, щавелевої, винної та ін.) які утворюють з його іонами нетоксичні хелатні сполуки, накопичення і свого роду консервацію цього елемента у клітинних стінках, внутрішнє його зв’язування тощо. Це також надало їм переваги перед деревною рослинністю у виживанні.

Ці висновки підтверджуються відсутність деревної рослинності на луках, в центральній частині заплав з застійним типом водного режиму ґрунту та існування гігрофільної деревної рослинності (вільх, верб) у притерасній і прирусловій їх частинах. У притерасній заплаві, хоч вона у класичному випадку і є перезволоженою, токсичні сполуки феруму та алюмінію не накопичуються внаслідок промивання їх стікаючими з прилеглих схилів терас талими і дощовими водами, а також водою традиційних для підніжжя прирічкових схилів джерел та розміщеними близько до поверхні протічними ґрунтовими водами. У прирусловій

заплаві та на берегах річок (озер) можливість зростання дерев забезпечується вимиванням цих сполук при коливанні рівня води під час водопілля та межені. На користь цього свідчить і заростання лісом заплав високого рівня, де ґрунтові води не застоюються, а протікають під дією гравітаційних сил у напрямку річки або прилеглих знижених ділянок.

Окремо варто зупинитися і на причинах домінування трав'янистої рослинності на материкових суходільних луках які поширені на привододільних та прирічкових схилових типах місцевостей, балках тощо. Вони, на відміну від попередніх, зволожуються виключно атмосферними опадами. Відсутність притоку ґрунтових вод при доповненні екстремальними умовами: особливостями зволоження (більша частина талих і дощових вод тут не затримується і з поверхневим стоком втрачається, а та що просочилася в ґрунт, стікає під дією гравітаційної сили по його порах у нижні частини схилу або, у випадку підстилання карбонатними породами, ще й “провалюється” у його тріщини, а також меншою товщиною або відсутністю, внаслідок здування вітром, снігового покриву навітряних схилів), значно більшим у порівнянні з рівнинними ділянками нагріванням (особливо схилів східної та південної експозицій) тощо. Але і в цих умовах, внаслідок розташованої ближче до поверхні кореневої системи, що дає можливість ефективніше використовувати вологу верхніх горизонтів ґрунту, а також, що важливо, здатності використовувати хелатні форми феруму в формі Fe^{3+} , рослини стратегії II отримують перевагу перед своїми конкурентами – представниками стратегії I, які засвоюють цей елемент у відновленій формі, якої за таких обставин у ґрунті явно недостатньо для задоволення ним своїх потреб. Цим аргументом можна також доповнити і причини безлісся степів.

Висновки. Зважаючи на наведене вище, безлісся заплавних і материкових низинних лук не можна пояснити тільки абіотичними умовами їх біотопів (“вихідна” функція будь-якого ландшафтного комплексу) ще один важливий чинник – біотичний, зокрема еволюційно сформовані морфофізіологічні особливості рослин що виникли в них у результаті пристосування до певних умов середовища існування та їх відповідну реакцію на них (“вихідна” функція). Саме біологічні особливості трав (при тотожних абіотичних чинниках) дають їм переваги перед деревною та чагарниковою рослинністю в біотопах зі застійним типом водного режиму ґрунту (заплавні та низинні материкові луки), а також й з недостатнім зволоженням (суходільні материкові луки), де вони формують найбільш відповідний їм трав'янистий тип рослинності.

1. Алехин В.В. География растений / В.В. Алехин. – М. : Советская наука, 1944. – 463 с.
2. Вильямс В.Р. Избранные сочинения / В.Р. Вильямс ; под. ред. В.П. Бушинского – М. : Изд-во АН СССР, 1955. – Т. 3. – С. 10-84.
3. Довгалюк А.И. Оценка фито- и цитотоксической активности соединений тяжелых металлов и алюминия с помощью корневой апикальной меристемы лука / А.И. Довгалюк, Т.Б. Калиняк, Я.Б. Блюм // Цитология и генетика. – 2001. – Т. 35, № 1. – С. 3-9.
4. Лавренко Е.М. Вопросы о взаимоотношениях леса и степи на новом этапе / Е.М. Лавренко // Проблемы ботаники. – М.-Л. : Изд-во АН СССР, 1954. – Т. 1. – С. 54.
5. Лавренко Е.М. Степи СССР / Е.М. Лавренко. – М.-Л. : Изд-во АН СССР, 1940. – С. 32-33.
6. Макрушин М.М. Фізіологія рослин / М.М. Макрушин, С.М. Макрушина, Н.В. Петерсон та ін. ; за ред. М. М. Макрушина. – Вінниця: Нова Книга, 2006. – С. 249-250
7. Мусієнко М.М. Фізіологія рослин / М.М. Мусієнко. – К.: Фітосоціоцентр, 2001. – 392 с.
8. Пухальская Н.В. Проблемные вопросы алюминиевой токсичности / Н. В. Пухальская // Агрохимия : Ежемес. научн. журнал. – 2005. – № 8. – С. 70-82.
9. Смірнов О.Є. Фітотоксичні ефекти алюмінію та механізми алюморезистентності вищих рослин /

- О.Є. Смірнов, Н.Ю. Таран // Физиология растений и генетика. – 2013. – Т. 45, № 4. – С. 281-289.
10. Hell R., Stephan U.W. Iron uptake, trafficking and homeostasis in plants // *Planta*, vol. 216, 2003. – P. 541-551.
 11. Justafsson J.P., Persson J., Kleja D.B., Van Schaik J.W. Binding of iron (III) to organic soils: EXAFS spectroscopy and chemical equilibrium modeling // *Environ. Technol.* – 2007. – V. 41. – P. 1232-1237.
 12. Kochian L.V., Piceros M.A., Hoekenga O.A. The hysiology, genetics and molecular biology of plant aluminum resistance and toxicity // *Plant Soil.* – 2005. – 274. – P. 175-195.
 13. Kosegarten H., Koyro H.W. Apoplastic accumulation of iron in the epidermis of maize (*Zea mays*) roots grown in calcareous soil // *Physiologia plantarum* – 2001. – Vol. 113, (4). – P. 515-522.
 14. Morrissey J., Guerinot M.L. Iron uptake and transport in plants: The good, the bad, and the ionome // *Chem. Rev.* – 2009. – 109. – P. 4553-4567.
-
1. Alekhin V.V. Geografiya rastenij / V.V. Alekhin. – M. : Sovetskaya nauka, 1944. – 463 s.
 2. Vil'yams V.R. Izbrannye sochineniya / V.R. Vil'yams ; pod. red. V.P. Bushinskogo – M. : Izdatel'stvo AN SSSR, 1955. – T. 3. – S. 10-84.
 3. Dovgalyuk A.I. Ocenka fito- i citotoksicheskoy aktivnosti soedinenij tyazhelyh metallov i alyuminiya s pomoshch'yu kornevoj apikal'noj meristemy luka / A.I. Dovgalyuk, T.B. Kalinyak, YA.B. Blyum // *Citologiya i genetika.* – 2001. – T. 35, № 1. – S. 3-9.
 4. Lavrenko E.M. Voprosy o vzaimootnosheniyah lesa i stepi na novom eh tape / E.M. Lavrenko // *Problemy botaniki.* – M.-L. : Izd-vo AN SSSR, 1954. – T. 1. – S. 54.
 5. Lavrenko E. M. Stepі SSSR / E.M. Lavrenko. – M.-L. : Izd-vo AN CSSR, 1940. – S. 32-33.
 6. Makrushyn M. M. Fiziologhiia roslyn / M.M. Makrushyn, Ie. M. Makrushyna, N.V. Peterson ta in. ; za red. M.M. Makrushyna. – Vinnytsia: Nova Knyha, 2006. – S. 249-250.
 7. Musiienko M.M. Fiziologhiia roslyn / M.M. Musiienko. – K.: Fitosotsiotsentr, 2001. – 392 s.
 8. Puhalskaya N.V. Problemnye voprosy alyuminievoj toksichnosti / N.V. Puhalskaya // *Agrohimiya : Ezchemes. nauchn. zhurnal.* – 2005. – № 8. – S. 70-82.
 9. Smirnov O.Ye. Fitotoksychni efekty alyuminiyu ta mekhanizmy alyumorezystentnosti vyshchych roslyn / O.Ye. Smirnov, N.Yu. Taran // *Fyzyolohyya rastenyy y henetyka.* – 2013. – Т. 45, № 4. – С. 281-289.
 10. Hell R., Stephan U.W. Iron uptake, trafficking and homeostasis in plants // *Planta*, vol. 216, 2003, – P. 541-551.
 11. Justafsson J.P., Persson J., Kleja D.B., Van Schaik J.W. Binding of iron (III) to organic soils: EXAFS spectroscopy and chemical equilibrium modeling // *Environ. Technol.* – 2007. – V. 41. – P. 1232-1237.
 12. Kochian L.V., Piceros M.A., Hoekenga O.A. The hysiology, genetics and molecular biology of plant aluminum resistance and toxicity // *Plant Soil.* – 2005. – 274. – P. 175-195.
 13. Kosegarten H., Koyro H.W. Apoplastic accumulation of iron in the epidermis of maize (*Zea mays*) roots grown in calcareous soil // *Physiologia plantarum* – 2001. – Vol. 113, (4). – P. 515-522.
 14. Morrissey J., Guerinot M.L. Iron uptake and transport in plants: The good, the bad, and the ionome // *Chem. Rev.* – 2009. – 109. – P. 4553-4567.

Подано до редакції 01.02.2017

Рецензент – кандидат географічних наук О.П. Чиж