

ТЕОРЕТИЧНІ АСПЕКТИ ОЦІНКИ РЕЗИСТЕНТНОСТІ РОСЛИН ЗА УМОВ УРБАНІЗОВАНОГО СЕРЕДОВИЩА (БІОМОРФОЛОГІЧНИЙ ПІДХІД)

О. Щербакова¹, О. Литвиненко², В. Новосад¹, К. Новосад¹

¹Національний науково-природничий музей НАН України
вул. Б.Хмельницького, 15, Київ 01601, Україна
e-mail: botmuseum@ukr.net

²КВНЗ «Херсонська академія неперервної освіти»
вул. Покришева, 41, Херсон 73034, Україна
e-mail: suitti.ks@mail.com

Резистентність видів рослин зумовлена високим рівнем їхньої пластичності щодо факторів довкілля і проявляється через здатність зберігати й відновлювати основні риси структури за умов впливу стрес-факторів, при цьому будь-які зміни параметрів відбуваються у межах норми реакції. Оцінка рекреаційної складової довкілля як реакційної константи щодо видів рослин урбанізованих територій дає змогу використовувати похідний термін «рекреаційна резистентність» для позначення диференційованої стійкості рослин до різного роду порушень, викликаних факторами рекреації. На засадах біоморфологічного аналізу в рамках популяційно-онтоморфогенетичного напрямку досліджень запропоновано алгоритм диференціації рекреаційної резистентності рослин на різних організаційних рівнях. Резистентність автономної особини, яка проявляється фізіономічно в ознаках основної біоморфи розглядаємо як аутирезистентність; демрезистентність – стійкість елементарних популяційних структур у певних умовах місцевиростання; син-, флорорезистентність – стійкість фітоценотичних позицій, конкурентоспроможність у різновидових саморегульованих природних фітосистемах (флорокомплексах, фітоценозах) за різних еколого-ценотичних і антропогенних умов. Показана можливість і пріоритетність використання біоморфологічних (популяційно-онтоморфогенетичних) ознак як маркерних в оцінці рекреаційної резистентності на кожному з організаційних рівнів. За запропонованою методикою оцінки рекреаційної резистентності означені та попередньо охарактеризовані 4 категорії резистентних груп видів рослин: рекреатофіли, мезо-, оліго- та рекреатофоби. Характеристики резистентних груп інтегруються за результатами аналізу диференціальних ознак резистентності різних рівнів. Поглиблений біоморфологічний аналіз видів рослин дає можливість обґрунтувати припущення щодо причин їхнього критичного стану та перспектив виживання за умов рекреатопресії в урбанізованому середовищі.

Ключові слова: біоморфологічний аналіз рослин, рекреаційна резистентність, урбанізоване середовище

Аналіз стійкості й можливостей виживання рослин у трансформованих урбоекосистемах і прилеглих напівтрансформованих екотонах створює нові перспективи розширення знань біології видів та оцінки їхнього адаптивного потенціалу в умовах ландшафтно-деградації й надмірної рекреації. Такий напрям активно розвивається в рамках популяційно-онтогенетичних, фітоценотичних і флористичних досліджень. Особливої уваги потребує розробка питання методології комплексної оцінки структурно-функціональної організації рослинних систем за умов еколого-ценотичного оптимуму, а також помірної та сильної антропопресії [24].

Виходячи із загальної теорії про адаптацію, встановлення закономірностей адаптивних процесів рослин і їхньої результуючої – резистентності (стійкості), необхідно проводити на різних організаційних рівнях: організмівому, популяційному, фітоценотичному (флорокомплексному) із виділенням ключових для кожного рівня комплексу ознак, які би слугували маркерами стійкості. На сьогодні найбільш теоретично розробленим і апробованим залишається тільки популяційний рівень дослідження.

На організмівому рівні досліджень ґрунтується біоморфологічний (онторморфогенетичний) аналіз. У широкому колі публікацій показано адаптивні характеристики фітобіоморф. На практиці комплексна оцінка адаптаційних властивостей рослин одночасно на організмівому й популяційному рівнях частіше використовується лише під час аналізу їхніх життєвих стратегій [26, 28, 34, 35, 41 та ін.]. Інформативність результатів такого аналізу стосовно можливості їхньої інтерпретації для оцінки рівня стійкості та прогнозування динаміки популяцій зумовлена застосуванням широкого спектра саме біоморфологічних ознак і фітоценотично значущих популяційних характеристик [9, 33, 34 та ін.].

У широкій практиці популяційних досліджень частіше застосовують підхід визначення стану та прогнозування стійкості популяцій за допомогою інтегральної оцінки їхніх демографічних характеристик із використанням низки математично обчислених показників та індексів [1, 5, 8, 18, 36, 43, 53 та ін.]. На підставі аналізу вікової структури запропоновано різні класифікації популяцій, що відображають її стійкість [5, 37 та ін.].

Демографічні характеристики популяцій є відображенням їхнього реального стану в конкретних умовах місцевиростань, проте лише їхній аналіз є недостатнім для оцінки резистентних потенцій рослин щодо забезпечення формування компенсаційної відповіді на зміну зовнішніх факторів окремого елемента популяції чи популяції загалом.

У зарубіжній літературі широко висвітлюються теоретичні аспекти і практичні результати застосування методології математико-статистичної моделі комплексного аналізу життєздатності окремих особин та популяцій загалом (PVA – «population viability analysis») [46, 48, 49, 51, 52 та ін.]. Аналіз життєздатності популяцій застосовується для оцінки стійкості або визначення загрози повного вимирання видів і потребує проведення багаторічного моніторингу за динамікою демографічних, просторових, фенологічних, репродуктивних і багатьох інших характеристик популяцій з урахуванням комплексу еколого-фітоценотичних факторів середовища. Ґрунтовний літературний огляд і оцінка методології PVA проведени Г.О. Клименко, Ю.А. Злобіним [17].

Мало розробленим у теоретичному та практичному аспектах залишається напрям досліджень стійкості популяцій до впливу антропічних факторів [2, 4, 12, 17, 19, 21, 45, 47 та ін.]. Частіше висновки про стан і рівень стійкості популяцій рослин щодо антропічних факторів ґрунтуються лише на порівнянні популяційних демографічних показників, життєвості, еколого-ценотичної стратегії видів за умов антропопресії та еколого-ценотичного оптимуму. Питання відбору критеріїв оцінки стійкості популяцій до антропопресії, зокрема, рекреації, залишається актуальним.

Популяційно-ценотичний (біоценотичний) рівень дослідження [4, 9, 40, 49 та ін.] окреслено лише в загальних рисах. Він передбачає вивчення характеру, напрямку та швидкості зміни структури ценозу у зв'язку зі змінами у структурі популяцій окремих видів, стратегій їхньої поведінки, фітоценотичної ролі, зокрема, залежно від ступеня рекреації [4]. На цьому рівні пропонується оцінка фітоценотичної значущості й активності видів [4], спряженості з певними типами фітоценозів і відповідність фенологічного розвитку термінам вегетаційного періоду.

Можливості оцінки рівня резистентності видів одночасно на організмовому, популяційному та ценотичному (флорокомплексному) рівнях розширює аналіз біоморфологічних і пов'язаних із ними популяційно-онтоморфогенетичних характеристик рослин. Біоморфологічний аналіз із властивою для нього натуралістичною основою – характеристикою фізіономічної організації тіла рослин у просторі та часі, яка відображає пристосованість виду до умов середовища, створює підґрунтя для розробки методологічних основ алгоритму виявлення взаємозв'язків між структурно-ритмологічною складовою фенотипу виду та резистентністю – мірою його стійкості щодо негативних факторів, зокрема, антропопресії.

Мета даної статті – визначити теоретичні аспекти диференціації резистентності видів рослин на основі сучасних біоморфологічних знань у рамках популяційно-онтоморфогенетичного напрямку досліджень, для вирішення завдань екології рослин і проблем соціології.

Пріоритетне завдання – встановити маркерні структурні та динамічні ознаки біоморф рослин і пов'язані з ними популяційно-онтоморфогенетичні характеристики, які забезпечують їхню рекреаційну резистентність на організмовому, популяційному та ценотичному (флорокомплексному) рівнях.

Матеріали та методи

Дослідження базувалися на аналізі широкого спектра наукових публікацій, що, в першу чергу, стосуються діагностики стану та стійкості природних популяцій рослин. Під час відбору біоморфологічних маркерів рекреаційної резистентності враховано методики оцінки адаптаційних механізмів формування життєвих стратегій [15, 29, 32 та ін.], онтогенетичних тактик [14] і онтогенетичних стратегій [15]. Запропонований підхід до оцінки рекреаційної резистентності апробований на раритетних видах Київського мегаполісу [22, 42].

Із усього комплексу рекреаційних навантажень враховували передусім фактори прямого впливу на окремі особини, елементарні популяційні структури, ценози або флористичні комплекси, які призводять до різного роду порушень у їхній організації та функціонуванні.

Результати і їхнє обговорення

Термін «резистентність» ми розуміємо в контексті власне біологічного поняття адаптації, яке на сьогодні не має у науці однозначного тлумачення, трактується як процес і як результат в онтогенетичному та філогенетичному аспектах. Розробка цього поняття здійснюється переважно шляхом збагачення його емпіричним матеріалом.

Загалом, резистентність (стійкість) розглядається як властивість біологічної системи підтримувати рівновагу та зберігати основні риси структури й функціонування у відповідь на дію стресових факторів і відновлюватися до вихідного стану після незначних порушень і навантаження [10, 13, 27 та ін.]. Поняття резистентність і адаптація тісно пов'язані між собою, але не тотожні.

Адаптація – генетично детермінований механізм формування стійкості за рахунок фенотипічної та генетичної мінливості, за допомогою перебудови комплексу структурних ознак і функціональних зв'язків рослин, що забезпечує відновлення гомеостазу в змінених умовах середовища [3, 20, 31 та ін.]. Резистентність рослин – результат адаптації.

Резистентність проявляється через здатність зберігати й відновлювати основні риси структури за умов впливу стрес-факторів (короткочасних і несуттєвих), при цьому будь-які зміни параметрів відбуваються у межах норми реакції. Водночас адаптація проявляється через здатність перебудовувати структуру в сильно змінених умовах існування з утворен-

ням нових норм реакцій [13, 24 та ін.]. Різні адаптаційні способи досягнення та підтримання стабільності популяцій, а також формування певних фітоценотичних позицій розглядаються як життєві стратегії (стратегії поведінки, еколого-ценотичні стратегії) рослин [25, 29, 30, 32, 45, 51 та ін.].

Загальноновизнаним є положення про те, що резистентність фітосистем на різних організаційних рівнях забезпечується поліморфізмом і пов'язаними із ним гетерогенністю (внутрішнє структурне та функціональне різноманіття) і пластичністю (здатність змінювати співвідношення структурно-функціональних параметрів) [6, 13, 19, 24 та ін.]. Найвищу резистентність проявляють фітосистеми з високим рівнем гетерогенності та пластичності. Зокрема, Л.Б. Заугольовою [9] сформульовано основний принцип стійкості природних популяцій, що визначається як неоднорідність їхньої демографічної структури у просторі й асинхронність розвитку в часі.

Гетерогенність і пластичність можливі, зокрема, завдяки таким універсальним біоморфологічним характеристикам рослин як необмежений ріст, мультипотенційність меристем, модульна організація, динамічна та структурна поліваріантність [11, 39 та ін.]. За проявами біоморфологічної гетерогенності та пластичності рослин у різних умовах місцевиростань стає можливим оцінити рівень їхньої резистентності.

Ми конкретизуємо поняття «резистентність» у контексті характеристики життєздатності різнорівневих фітосистем у комплексі антропоічних чинників довкілля. Для раритетних видів рослин у межах субурбанзони міста таким комплексом є багатофакторний антропоічний вплив. До корінної трансформації або знищення природних фітосистем за умов урбанізації призводять: інтенсивна забудова, прокладання комунікацій, вирубвання лісових масивів, різні види хімічного, механічного та біологічного забруднення, зміна гідрологічної системи за рахунок регулювання водотоків і осушення боліт та ін.

Одним із провідних чинників урбанопресії, які зумовлюють деградацію фітосистем, є рекреаційна діяльність. Оцінка рекреаційної складової довкілля як реакційної константи щодо видів рослин урбанізованих територій дає змогу використовувати похідний термін **рекреаційна** резистентність для позначення диференційованої стійкості рослин до різного роду порушень, викликаних факторами рекреації.

Під час диференціації резистентності в аспекті характеристики взаємодії рослин і середовища на різних рівнях їхньої структури та функціонування відповідний підхід був означений похідними термінами [22, 42]. Так, резистентність індивідуума як генетично зумовлена стійкість до факторів зовнішнього впливу, що порушують гомеостаз організму, розглядаємо як **аутрезистентність** – резистентність автономної особини, яка проявляється фізіологічно в ознаках основної біоморфи;

демрезистентність – стійкість елементарних популяційних структур у певних умовах місцевиростання, яка проявляється на рівні будови та функціонування внутрішньопопуляційних морфологічно однотипних груп особин – онтобіоморф [23], фенобіоморф [38], одновікових статевих і вегетативних генерацій;

син-, флорорезистентність – стійкість фітоценотичних позицій, конкурентоспроможність («*фітосоціальна інтеграція*») у різновидових саморегульованих природних фітосистемах (флорокомплексах, фітоценозах), яка визначається за проявом структурної та динамічної поліваріантності просторово-часової організації морфогенезу дембіоморф [7, 32] за різних еколого-ценотичних і антропоічних умов.

Важливими причинами флуктуацій (випадкових відхилень) названих рівнів організації виступають фактори рекреації, які характеризуються спонтанністю,

різноплановістю і комплексністю, мають безпосередній або опосередкований вплив, тому їх можна вважати комплексно негативними.

Рекреаційний вплив можна розрізнити за його тривалістю: короткочасної та пролонгованої дії; за площею: локальної або суцільної дії. Інтегральною є оцінка його інтенсивності: *значний* рекреаційний вплив призводить до суттєвих порушень фітосистем на усіх рівнях їхньої організації (від рівня конкретних особин до ценотичного або флорокомплексного); *помірний* – спричинює відхилення у структурі та функціонуванні окремих особин і популяційних структур без втрати їхніх фітоценотичних (флорокомплексних) позицій; *незначний* – призводить до порушень на рівні окремих особин без зміни структури на популяційному, ценотичному (флорокомплексному) рівнях.

У відповідності до методології логістики різнорівневого аналізу біоморфологічні маркери рекреаційної резистентності розподілено за рангами, спектрами та значущістю (див. таблицю). Так, *ранги* відображають рівень диференціації об'єктів біоморфологічного аналізу; *спектри* – відповідають предметові біоморфологічного аналізу; *значущість* – визначена за аспектом зв'язку «функція-форма» за комплексом ознак. Основні біоморфологічні (популяційно-онтотоморфогенетичні) маркерні ознаки названі в аспекті зв'язку «форма-функція» у межах рекреаційної резистентності.

Ранги біоморфологічних маркерних ознак, по суті, конкретизують об'єкт аналізу на певних структурних рівнях. Так, для встановлення **маркерних ознак аутрезистентності** аналізують основну біоморфу як статичний (для певних умов місцевиростань) тип зрілих особин репродуктивного віку. Рангові ознаки біоморф визначаються, залежно від ступеня структурно-просторової інтеграції основної біоморфи, на рівнях: генети; окремої відносно або повністю автономної парцїали (рамети); ізольованого клону тощо.

На рівні окремих особин прямий рекреаційний вплив пов'язаний із пошкодженнями, які знижують їхню життєвість унаслідок часткового або повного відчуження наземної та неглибокої трансформації підземної сфер (витоптування, випалювання), що зумовлює зменшення резервів меристематичних центрів. Тому резистентно значущими будуть такі ознаки організації біоморф, які визначають можливості відновлення втраченої структури та життєвого потенціалу конкретної особини; ознаки, що в цілому забезпечують стійкість окремого рослинного організму (значущість ознак).

Конкретними прикладами біоморфологічних маркерних ознак рекреаційної резистентності на рівні особини (аутрівні) є:

- *ступінь морфологічної дезінтеграції, просторова орієнтація та потужність розвитку вегетативної бази рослини* – визначаються за проявами морфологічної дезінтеграції, напрямком та інтенсивністю росту її скелетних осей (зі збільшенням ступеня морфологічної дезінтеграції особини зростає відносна автономність окремих частин; зі збільшенням потужності й маси вегетативного тіла рослини ймовірність її знищення, часткового відчуження та ступінь ушкоджень знижується);
- *характер просторового розподілу, ступінь захищеності й потужність резерву латентних меристем* – забезпечують можливість і успішність регенерації особини після часткового пошкодження або відчуження окремих органів і систем надземної та підземної сфер;
- *різноманітність бруньок поновлення за структурою та ритмікою розвитку* – визначає багаторічну та сезонну динаміку наростання і галуження осьової пагонової системи й забезпечує її посттравматичне відновлення упродовж поточного або наступного сезону вегетації;

Біоморфологічні (популяційно-онтотоморфогенетичні) маркери рекреаційної резистентності рослин

АУТРЕЗИСТЕНТНІСТЬ	ДЕМРЕЗИСТЕНТНІСТЬ	СИН-, ФІОРОРЕЗИСТЕНТНІСТЬ
<p>Прямий вплив (випиткування, випалювання, рідчуження частини, пошкодження), що призводить до змін на рівні рослинного індивідуума</p>	<p>Характер впливу рекреаційних факторів Прямий або опосередкований вплив на популяційні структури, що призводить до зміни їхніх демографічних показників</p>	<p>Прямий або опосередкований вплив на структуру фітоценозів, флористичних комплексів, що спричинює зміну фітоценотичних позицій виду</p>
<p>Ранг маркерних ознак Ознаки основної біоморфи конкретного рослинного індивідуума (генети, автономні парціальні структури – рамети, ізольовані компактні клони)</p>	<p>Ранг маркерних ознак Ознаки біоморфологічно однотипних внутрішньо - популяційних груп особин (фенобіоморф, онтобіоморф, статевих і вегетативних генерацій тощо)</p>	<p>Біоморфологічного аналізу Ознаки дембіоморф [7, 32] (одиниць структури фітосистем фітоценотичного або флорокомплексного рівнів)</p>
<p>Спектр маркерних ознак Статичні морфоструктурні ознаки в конкретних умовах місцевиростання</p>	<p>Предмету біоморфологічного аналізу Морфоструктурні, ритмологічні й онтогенетичні ознаки, реалізовані у певних умовах місцевиростання</p>	<p>Аналізу Просторово-часові ознаки морфогенезу, прояви структурної та динамічної поліваріантності за різних еколого-ценотичних і рекреаційних умов</p>
<p>Значущість маркерних ознак Ознаки, що забезпечують стійкість, можливість і успішність регенерації окремого рослинного індивідуума</p>	<p>Функція-форма Ознаки, що забезпечують самоорганізацію, самопідтримання та стійкість конкретної популяції у рекреаційному середовищі</p>	<p>Комплекс ознак Ознаки, що забезпечують успішність інтеграції та конкурентоспроможність популяцій виду в багатовидових фітосистемах, а також збереження фітоценотичних позицій під впливом рекреації</p>
<p>Приклади маркерних ознак рекреаційної резистентності • Ступінь морфологічної дезінтеграції, просторова орієнтація та потужність розвитку вегетативної бази рослини; характер просторового розподілу, ступінь захищеності й потужність резерву латентних меристем; різноманітність бруньок поновлення за структурою та ритмікою розвитку; ступінь морфологічної спеціалізації зони поновлення пагона; ступінь лігніфікації осьових пагонових систем</p>	<p>Резистентності • Онтотенетична стратегія щодо формування репродуктивного резерву популяції; мультипотенційність меристем, що визначають сезонну та багаторічну динаміку формування репродуктивних потенцій популяції; морфоструктурні ознаки потужності та якості репродуктивного резерву популяції</p>	<p>Функції • Поліваріантність репродуктивної стратегії; поліваріантність онтогенетичної стратегії; просторово-часової структури на рівні інтегрованості у фітосистему; поліваріантність комплексу диференціальних біоморфологічних ознак, що визначають поведінку виду</p>

- *ступінь морфологічної спеціалізації зони поновлення пагона* (зміна довжини метамерів, розростання осьової частини, здатність до коренетворення, захисна спеціалізація покривних листків для захисту аксиллярних бруньок) – визначає певну її автономність і захищеність від прямого впливу рекреаційних факторів (випалювання, витоптування, часткове відчуження та пошкодження вегетативної сфери);
- *ступінь лігніфікації осьових пагонових систем, наявність вторинних захисних покривних тканин* (передбачається, що лігнозні біоморфи більш стійкі до травматичних рекреаційних факторів: зламування, зривання, випалювання, витоптування та ін.).

В умовах рекреаційного впливу на популяцію, що призводить до дестабілізації її демографічної структури, важливо визначити такі ознаки біоморфологічно однотипних груп особин, які би забезпечували на популяційному рівні (демрівні) внутрішнє самопідтримання, поновлення та стійкість. Дестабілізаційні процеси, спричинені рекрецією, в популяціях передусім проявляються: у змінах (спалахах або згасаннях) показників чисельності особин в окремих вікових фракціях і у популяції загалом; у порушенні балансу співвідношення різновікових груп (зміна вікового спектра нормального типу); у зменшенні репродуктивного потенціалу та ін. Відповідні резистентні ознаки визначають структурно-функціональну гетерогенність особин популяції, завдяки якій забезпечується можливість відновлення та стабілізації порушеної структури.

Для встановлення рівня **демрезистентності** рослин необхідний аналіз структурних і динамічних ознак, внутрішньопопуляційних груп особин, більш-менш однорідних з точки зору будови та функціонування:

- онтобіоморф (дорепродуктивних, репродуктивних і пострепродуктивних типів) [23];
- фенобіоморф (із прихованими ростовими, репродуктивними, факультативними та ін. проявами експресії ознак конкретної онтобіоморфи упродовж сезону вегетації) [38];
- окремих генерацій (статевих і вегетативних).

Ознаки структури та ритміки розвитку наведених груп особин, реалізовані у певних умовах місцезростання, можуть слугувати маркерними ознаками резистентності на популяційному рівні (див. таблицю):

- *онтогенетична стратегія щодо формування репродуктивного резерву популяції:*
 - *онтогенетична стратегія щодо формування резерву репродуктивних особин у популяції* оцінюється за співвідношенням в онтогенезі тривалості дорепродуктивного та репродуктивного періодів, що визначає характер вікової структури популяції; накопичення у популяціях зрілих репродуктивних особин (які зазвичай щодо факторів рекреції є більш стійкими) потенційно збільшує резерв генеративних зачатків; швидкий обіг репродуктивних поколінь популяції забезпечує швидкі темпи відновлення її чисельності й репродуктивного потенціалу;
 - *онтогенетична стратегія щодо формування резерву нащадків вегетативного походження* у популяції оцінюється за проявом вегетативного розмноження (відновлення) у різновікових онтобіоморф упродовж онтоморфогенезу, глибиною омолодження рамет; рання спеціалізація онтобіоморф щодо вегетативного розмноження та розростання, яке супроводжується омолодженням нащадків,

збільшує можливості ефективного та швидкого відновлення популяції вегетативним шляхом;

• *мультипотенційність меристем, які визначають сезонну та багаторічну динаміку формування репродуктивних потенцій популяції:*

- *поліваріантність шляхів формування резерву зачатків вегетативного походження* – визначається за проявом спеціалізації до вегетативного розмноження на різних етапах онтогенезу; поєднання різних способів вегетативного розмноження визначає можливість їхньої компенсації та доповнення, сприяє зростанню продукції зачатків вегетативного походження;
- *багаторічна динаміка репродуктивних потенцій* – регулярність (щорічно, періодично) формування органів генеративного та вегетативного розмноження різновікових особин популяції; визначає можливість відновлення втраченої частини популяції за рахунок поповнення популяції новими генераціями особин (вегетативного або генеративного походження);
- *сезонна динаміка репродуктивних потенцій* – розтягнуті терміни або поліхронність репродукції окремих особин забезпечується безперервним або квантованим утворенням репродуктивних пагонів (ітеративне, силептичне галузнення), вторинним утворенням репродуктивних органів; на популяційному рівні пролонгація репродукції забезпечується ще й різними строками проходження фенофаз особин; мультипотенційність сезонної репродукції визначає можливість відновлення втраченого репродуктивного потенціалу популяції уже в поточному вегетаційному сезоні;

• *морфоструктурні ознаки потужності та якості репродуктивного резерву популяції:*

- *здатність до резервації репродуктивних потенцій* – визначається термінами збереження схожості насіння та/або життєздатності вегетативних діаспор (що може залежати від тривалості латентного періоду, типу спокою); на популяційному рівні характеризується величиною ґрунтового запасу діаспор; визначає перспективи швидкого поновлення популяції новими генераціями після небагато- або багаторічної перерви, викликаній пролонгованою дією (або післядією) факторів рекреації;
- *потужність і якість репродуктивного резерву* – оцінюється за фактичною продукцією діаспор (насінневих та/або вегетативних), доброякісністю діаспор (високий коефіцієнт зав'язування насіння), енергією їхнього проростання; на рівні популяції – за наявністю у її складі нових генерацій молодих особин (рамет, генет); визначає ефективність (кількість і якість) поновлення популяції за умов рекреації.

На рівні **син-, флорорезистентності** для багатокомпонентних саморегульованих природних фітосистем (фітоценозів, флористичних комплексів) найбільш вагомими наслідками впливу факторів рекреації на їхню структурну та функціональну організацію є такі зміни:

- фізіономічні (видового різноманіття; співвідношень біоморф, екоценоморф, гігроморф, клімаморф, геліоморф та ін.; характеру просторової структури (регулярність, мозаїчність і фрагментарність); видового складу домінантів і асектаторів; рівня екотопологічної активності аборигенних і адвентивних видів; співвідношення природної та синантропної фракцій);

- кількісні (видової насиченості, щільності, чисельності, рясності та ін.);
- динамічні (експресивності, ритміки розвитку та ін.).

В умовах рекреаційної дестабілізації фітосистеми у окремих видів виникають додаткові можливості реалізації зарезервованого адаптивного потенціалу, ступінь прояву якого і визначає рівень син-, флорорезистентності. Саме на цьому рівні резистентно значущими стають ознаки, які й визначають структурну та динамічну поліваріантність, що забезпечує успішність інтеграції та конкурентоспроможність особин або популяцій виду в природних ценозах або флорокомплексах. Оцінити син-, флорорезистентність виду можна за умов аналізу сукупності його популяцій у різних еколого-ценотичних умовах та з різним рівнем антропопресії. Серед основних біоморфологічних (популяційно-онтотоморфогенетичних) маркерів резистентності на цьому рівні першочергового значення набувають просторово-часові ознаки морфогенезу дембіоморф і прояви їхньої структурної та динамічної поліваріантності за різних еколого-ценотичних і рекреаційних умов:

- *поліваріантність репродуктивної стратегії* (оцінюється за регулярністю, ефективністю й можливістю за різних еколого-ценотичних та антропічних умов компенсації генеративного поновлення популяції вегетативним (і навпаки));
- *поліваріантність онтоморфогенетичної стратегії* (визначається за проявами динамічної та структурної поліваріантності онтогенезу за різних еколого-ценотичних і рекреаційних умов; враховується повна тривалість простого (без зміни вегетативних поколінь у аклональних біоморф) та складного (зі зміною вегетативних поколінь у клональних біоморф) онтогенезів, а також співвідношення та лабільність догенеративного і генеративного періодів);
- *поліваріантність стратегії формування просторово-часової структури дембіоморф на рівні інтегрованості у фітосистему* (оцінюється за характером просторового розміщення структурних частин рослин (основних модулів) і ступенем їхньої автономності, з урахуванням інтенсивності та швидкості розростання вегетативного тіла (розміри фітогенного поля), рівня поліваріантності просторової структури залежно від еколого-ценотичних умов місцевиростань);
- *поліваріантність комплексу диференціальних біоморфологічних ознак, що визначають поведінку виду* (оцінюється на підставі узагальнювального аналізу диференціальних біоморфологічних ознак виду [29, 33], що визначають можливість реалізації певної стратегії його поведінки в конкретних умовах місцевиростання).

Оцінка біоморфологічних ознак резистентності лише на рівні особин і конкретних популяцій у певних умовах місцевиростань дає можливість визначити їхні потенційні можливості й передбачити характер формування відповідної реакції на дію факторів рекреації. Конкретні прояви резистентних потенцій і реальні позиції виду встановлюються лише під час аналізу поліваріантності просторово-часової структури дембіоморф за різних еколого-ценотичних і рекреаційних умов.

Технологія аналізу інтегральних властивостей резистентності включає поетапну оцінку конкретних проявів її диференціальних ознак на різних організаційних рівнях [42]. Ступінь резистентності на кожному організаційному рівні визначається за співвідношенням біоморфологічних (популяційно-онтотоморфогенетичних) маркерів умовно високої, середньої та низької резистентності у проаналізованому комплексі ознак. Прояви біоморфологічної, популяційно-онтотоморфогенетичної та пов'язаної з ними еколого-ценотичної

пластичності, що зумовлюють максимальну швидкість і високу ефективність відповіді на фактори рекреації виступають як маркери найвищого ступеня резистентності. За низької резистентності потенцій для формування відповіді на фактори рекреації на біоморфологічному рівні недостатньо.

Інтегральні характеристики резистентних груп видів рослин (мезо-, оліго-, рекреатофоби та рекреатофіли) складаються синергетично із результатів оцінки ступеня резистентності на різних організаційних рівнях (аут-, дем-, син-, флорорезистентність). Зауважимо, що наведені нижче характеристики резистентних груп не претендують на вичерпність, оскільки під час їх укладання враховано лише біоморфологічні та пов'язані з ними популяційно-онтогенетичні маркери. Залучення до аналізу ширшого кола показників (фенологічних, віталітетних, різноманітних демографічних індексів, класифікаційних схем популяційної структури й активності видів та ін.), безумовно, дасть можливість доповнити й відкоригувати наведені характеристики резистентних груп.

Рекреатофіли – мають найвищий ступінь рекреаційної резистентності; за умов рекреації здатні не тільки ефективно та швидко відновлювати втрачену структуру (на різних організаційних рівнях), а й підвищувати структурне різноманіття особин і життєвість, покращувати свої демографічні показники, зміцнювати (покращувати) центичні позиції у трансформованих фітосистемах.

Прикладами біоморфологічних маркерів високої резистентності на організмовому рівні є дифузний тип біоморфи із розгалуженою багаторічною пагоновою та пагоново-кореневою системою. У надземній сфері ці види сильногалузисті, розпростерті, сильнорослі, що забезпечує їм можливість займати значний простір. У підземній сфері висока резистентність зарезервована за наявності спеціалізованих органів розростання та вегетативного розмноження. Латентні меристеми наявні одночасно у підземній і надземній сферах.

Сезонна активність брунькових меристем суворо не детермінована, характерне галузнення і наростання пагонової системи упродовж усієї вегетації. Латентні брунькові меристеми пробуджуються щорічно, поновлення вегетативної сфери регулярне.

Висока резистентність популяційних структур у певних умовах місцевиростання забезпечується такою онтогенетичною стратегією формування репродуктивного резерву популяції, яка забезпечує накопичення генеративних (репродуктивних) особин за рахунок більш тривалого їхнього життя порівняно з дорепродуктивними.

Також маркером високої резистентності є здатність особин різних онтобіоморф (починаючи з догенеративних) до вегетативного розростання та розмноження, що часто супроводжується глибоким омолодженням вегетативних нащадків.

Репродукція популяцій регулярна (щорічна), їхній репродуктивний потенціал стабільно високий. Насінневі та вегетативні діаспори зберігають життєздатність від 1 до 10 і більше років; ґрунтовий запас потужний.

Маркерами високої резистентності на центичному та флорокомплексному рівнях є поновлення популяцій генеративними й вегетативними генераціями, що більш-менш регулярно та ефективно відбувається у різних еколого-центичних умовах і за різних рівнів антропопресії. За умов послаблення одного із шляхів поновлення відбувається доповнення його іншим. Дорепродуктивний період онтогенезу найбільш лабільний (структурна, динамічна поліваріантність), що визначає повільні або швидкі темпи освоєння нових площ; репродуктивний період завжди довготривалий, що забезпечує тривалу зарезервованість за популяційними елементами фітоцентичної площі. Біоморфи часто поліцентичних типів, просторова структура певною мірою незалежна від еколого-центичних умов,

фітоценотичний простір стабільно довгостроково зарезервованій за елементами популяцій, є потенції до його поступового розширення (розростання); онтогенетична стратегія спрямована на збільшення площі фітогенного поля окремого індивідуума (активне вегетативне розростання). Такі ознаки біоморфи визначають дифузну просторову структуру більшості популяцій і їхні порівняно великі площі. Фітоценотична стратегія лабільна, проте домінують риси конкурентності й толерантності.

Виокремлення рекреатофілів серед раритетної компоненти флори Київського мегаполісу, яка була об'єктом дослідження, – малоімовірне. Прогнозуємо, що найбільше їхніх представників буде траплятися лише в когорті інвазійного елемента.

Мезорекреатофоби, на відміну від рекреатофілів, характеризуються комплексом ознак достатньо високого рівня резистентності, які певною мірою нівелюються ознаками зниженої резистентності. Це в цілому визначає середній (іноді достатньо високий) ступінь рекреаційної резистентності мезорекреатофобів одночасно на різних організаційних рівнях. За умов помірної рекреації ці види повністю відновлюють і надалі зберігають втрачену структуру та ценотичні позиції.

Серед об'єктів дослідження це види деревних біоморф: одно-, малостовбурні вегетативно нерухомі дерева (*Betula obscura* A.Kotula); куртиноутворюючі сланкі кущі (*Juniperus communis* L. та ін.), ксилоризомні кущики (*Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Spreng та ін.), коренепаросткові дерева (*Alnus incana* (L.) Moench) та кущі (*Cerasus fruticosa* Pall. та ін.); а також види різних трав'яних біоморф зі структурними ознаками активного вегетативного розростання: столоноутворюючі (*Allium ursinum* L., *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod. та ін.); довгокореневищні (*Equisetum telmateia* Ehrh., *Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newman, *Urtica kioviensis* Rogow., *Convallaria majalis* L., *Thalictrella thalictroides* (L.) Nardi та ін.), короткокореневищні (*Primula veris* L., *Iris sibirica* L., *I. pseudacorus* L., *Anemone sylvestris* L.), дифузнокущові каудексові з довгими резидами (*Gypsophila ucrainica* Kleorow), сильнорозгалужені водні вегетативні одно-, малорічники (включаючи столоноутворюючі, колоніальні види) (*Hottonia palustris* L., *Stratiotes aloides* L., *Salvinia natans* (L.) All. та ін.) та ін.

Основні причини регресії рекреатофілів і мезорекреатофобів за умов урбанопресії полягають, головним чином, у істотній трансформації середовищ їхнього існування (зміна гідрологічного режиму, забудова, розорювання, вирубування лісів і т.д.).

Олігорекреатофоби – мають загалом низький ступінь рекреаційної резистентності; у рекреаційному середовищі не здатні повністю відновлювати структуру на різних рівнях організації та надалі зберігати її; на фоні переважаючого зниження життєвості, демографічних показників і втрати вихідних ценотичних позицій у деяких видів можливі тимчасові прояви експлерентності. Олігорекреатофоби часто малостійкі до прямих факторів рекреаційного впливу (витоптування, зривання, випалювання). Експлерентні властивості проявляються тимчасово на порушених унаслідок рекреації ділянках («вікнах») із незначною фітоценотичною конкуренцією; згодом вони швидко витісняються більш конкурентними видами.

Маркерами низької резистентності є ознаки моноцентричних біоморф, особливо із мало- або нерозгалуженою пагоновою та пагоново-кореневою базою, при цьому ймовірність повного відчуження та ступінь пошкодження рослин зростають.

Серед об'єктів дослідження прикладами видів моноцентричних біоморф є: одно-, малорічні монокарпіки (*Atocion lithuanicum* (Zapał.) Tzvelev, *Corispermum insulare* Klokov та ін.); тубероїдні вегетативні однорічники (*Dactylorhiza maculata* (L.) Soó s.l., *D. fuchsii* (Druce) Soó, *D. incarnata* (L.) Soó s.l. та ін.); компактно клоноутворюючі бульбокаудексові (*Corydalis cava* (L.) Schweigg. et Koerte, *C. marschalliana* (Pall. ex Willd.) Pers.), цибу-

линні та цибулиннокореневищні (*Galanthus nivalis* L., *Scilla bifolia* L., *Lilium martagon* L., *Veratrum lobelianum* L.) та бульбоцибулинні (**Crocus reticulatus* Steven ex Adams); короткокореневищні дернинні малорічні полікарпіки (**Carex bohémica* Schreber) та щільнокущові (**Adonis vernalis* L., *Listera ovata* (L.) R.Br. та ін.); компактно каудексові (*Pulsatilla bohémica* (Skalicky) Tzvelev, *Pulsatilla pratensis* (L.) Mill. та ін.).¹

Переважає більшість олігорекреатофобів моноцентричні; у багатьох із них факультативно може проявлятися поліцентричність (виразна або невиразна), зокрема, на порушених місцевиростаннях (*Listera ovata*, *Dactylorhiza maculata*, *D. fuchsii*, *Lilium martagon* та ін.).

Популяційна структура олігорекреатофобів, порівняно з мезорекреатофобами, частіше більш динамічна. Лабільність популяційних структур на біоморфологічному рівні пов'язана зі скороченням темпів розвитку (онтогенезу – одно-, малорічність; сезонного розвитку – ефемероїдність, ефемерність); прискоренням швидкості обігу генерацій завдяки скороченням тривалості догенеративного періоду; швидкими темпами освоєння нових площ за рахунок високих показників насінневої продуктивності та високої енергії проростання; незначними термінами життя особин і, відповідно, утримання площі елементами популяцій.

На ценотичному рівні у олігорекреатофобів домінують риси толерантності, проте часто можливий прояв рис експлерентної стратегії.

Рекреатофоби – мають найнижчий ступінь рекреаційної резистентності; види рекреаційно малостійкі на всіх організаційних рівнях; за умов навіть слабкої рекреації швидко зникають і згодом часто вже не відновлюються.

Це переважно види моноцентричних біоморф, для яких вегетативне розмноження не характерне або не супроводжується омолодженням нащадків та ідентифікується як старечий розпад: одновісні короткокореневищні (*Dryopteris lanceolatocristata* (Hoffm.) Alston, *Polystichum braunii* (Spencer) Fee, *P. aculeatum* (L.) Roth, **Drosera anglica* Huds, **D. intermedia* Hayne, **D. rotundifolia* L. та ін.); однорічні монокарпіки (**Pedicularis palustris* L.), тубероїдні вегетативні однорічники (*Anacamptis palustris* (Jacq.) R.M. Bateman, Pridgeon et M.W. Chase, **Hammarbya paludosa* (L.) O.Kuntze, **Neottianthe cucullata* (L.) Schlechter, **Malaxis monophyllos* (L.) Sw. та ін.); компактно каудексові (*Dianthus pseudosquarossus* (Novák) Klokov, **Carlina cirsiooides* Klokov, *Scorzonera purpurea* L., **Pulsatilla grandis* Wender. та ін.); компактно клоноутворюючі короткокореневищні (*Dracocephalum ruyschiana* L., **Cypripedium calceolus* L., *Parnassia palustris* L. та ін.) та ін.

Для значної частини рекреатофобів характерна висока біоморфологічна спеціалізація, пов'язана з вузькою еколого-ценотичною пластичністю. Остання часто зумовлена і вимогливістю до умов освітлення, зволоження, температурного режиму, трофності ґрунтів, облігатною або факультативною мікогетеротрофністю тощо. Стенотопність рекреатофобів корелює з низьким рівнем онтогенетичної, структурної, ритмологічної пластичності (консервативністю).

Маркерами низької резистентності на популяційному рівні є: повільна зміна репродуктивних поколінь із тривалим дорепродуктивним (5–10 і більше років) та короткочасним репродуктивним (1–5 років) періодами; вегетативне поновлення не відбувається або не є ефективним (проявляється переважно у старих генеративних і постгенеративних особин із незначним омолодженням нащадків); утворення репродуктивних особин із багаторічними перервами або вкрай рідко; стислі строки репродукції, відсутність будь-яких пристосувань до її пролонгації; низька якість і низька енергія проростання діаспор, низька життєвість догенеративної фракції, в цілому неефективне оновлення популяцій новими генераціями.

¹ Зірочкою позначені види, які, ймовірно, зникли з флори Київського мегаполісу.

За умов зміни еколого-ценотичних умов для збереження фітоценотичних позицій часто недостатньо внутрішніх потенцій, що призводить до елімінації популяцій або ж їхнього переходу до латентного стану. Просторова структура популяцій також консервативна, їхні площі малі. Фітоценотична стратегія переважно толерантна, лише іноді тимчасово проявляється експлерентність.

У міському середовищі раритетні види представлені переважно олігорекреатофобами та рекреатофобами, серед останніх найбільша кількість зниклих і ймовірно зниклих видів. Цей факт підтверджує значення рекреаційних факторів як одних із провідних, що спричинюють елімінацію раритетних видів в урбоекосистемах [22, 42].

У межах загальнобіологічного поняття «адаптація» для диференціації й оцінки адаптивних ознак раритетних видів рослин доцільно використовувати поняття «**рекреаційна резистентність**», підкреслюючи комплексно негативний вплив рекреаційних факторів.

Для оцінки рекреаційної резистентності в теоретичному і практичному аспектах нами визначено та використано біоморфологічні й пов'язані з ними популяційно-онтоморфогенетичні маркери як структурні ознаки функціональної стійкості виду рослин на організмовому, популяційному і ценотичному (флорокомплексному) рівнях.

Рекреаційна резистентність – інтеграційне поняття: як життєвий потенціал і конкурентоспроможність формується на трьох організаційних рівнях, що відповідають аут-, дем- і синрезистентності (флорорезистентності).

Показано можливість і пріоритетність використання біоморфологічних (популяційно-онтоморфогенетичних) ознак як маркерних в оцінці рівня рекреаційної резистентності.

Біоморфологічні маркери для кожного рівня рекреаційної резистентності розподілені за рангами, спектрами та значущістю.

За запропонованою методикою оцінки рекреаційної резистентності нами означено та попередньо охарактеризовано 4 категорії резистентних груп видів рослин: рекреатофіли, мезо-, оліго- та рекреатофоби.

Впровадження біоморфологічного аналізу рослин є перспективним для ценотичних, флористичних і флоросозологічних досліджень спонтанних регіональних та урбанofлор, а також популяцій раритетних видів в умовах посиленої антропопресії.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Глотов Н. В. Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений // Жизнь популяций в гетерогенной среде. 1998. Ч. 1. С. 146–149.
2. Глухов А. З., Хархота А. И., Прохорова С. И., Агурова И. В. Стратегии популяций растений в техногенных экосистемах // Промышленная ботаника. 2011. Вып. 11. С. 3–13.
3. Горизонтов П. Д. Гомеостаз. М.: Медицина, 1981. 576 с.
4. Дідух Я. П. Методологічні підходи до вивчення динаміки рослинного покриву під впливом рекреації на основі аналізу ценопопуляцій // Укр. ботан. журн. 1984. Т. 41. № 6. С. 90–93.
5. Животовский Л. А. Онтогенетическое состояние, эффективная плотность и классификация популяций // Экология. 2001. № 1. С. 3–7.
6. Жуйкова Т. В., Безель В. С. Адаптации растительных систем к химическому стрессу: популяционный аспект // Вестн. Удмурт. ун-та. Биология. Науки о Земле. 2009. Вып. 1. С. 31–42.
7. Жукова Л. А., Заугольнова Л. Б., Мичурин В. Г. та ін. Программа и методические подходы к популяционному мониторингу растений // Биол. науки. 1989. № 12. С. 65–75.

8. Жукова Л. А. Онтогенез и циклы воспроизведения растений // Журн. общей биологии. 1987. Т. 44. № 3. С. 361–374.
9. Заугольнова Л. Б. Структура популяций семенных растений и проблемы их мониторинга: автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 03.00.05. СПб., 1994. 70 с.
10. Заугольнова Л. Б., Денисова Л. В., Никитина С. В. Типы функционирования популяций редких видов растений // Бюллетень МОИП. 1992. Т. 97. № 3. С. 80–91.
11. Заугольнова Л. Б., Жукова Л. А., Шорина Н. И. Основные закономерности популяционной жизни растений // Популяционные проблемы в биогеоценологии (VI чтения памяти В.Н. Сукачева). М.: Наука, 1988. С. 24–59.
12. Заугольнова Л. Б. Анализ ценопопуляций как метод изучения антропогенных воздействий на фитоценоз // Ботан. журнал. 1977. Т. 62. № 12. С. 1767–1779.
13. Злобин Ю. А. Популяционная экология растений: современное состояние, точки роста. Сумы: Университетская книга, 2009. 263 с.
14. Злобин Ю. А. Принципы и методы изучения ценологических популяций растений. Казань, 1989. 147 с.
15. Ишибирдин А. Р., Ишмуратова М. М. Адаптивный морфогенез и эколого-ценотические стратегии выживания травянистых растений // Методы популяционной биологии: сб. материалов VII Всерос. популяц. семинара (Сыктывкар, 16–21 февраля 2004 г.). Сыктывкар, 2004. Ч. 2. С. 113–120.
16. Ишмуратова М. М., Ишибирдин А. Р. Об онтогенетических аспектах эколого-ценотических стратегий травянистых растений // Методы популяционной биологии: сб. материалов VII Всерос. популяц. семинара (Сыктывкар, 16–21 февраля 2004 г.). Сыктывкар, 2004. Ч. 1. С. 98–99.
17. Клименко А. А., Злобин Ю. А. Устойчивость и динамика популяций редких видов растений на охраняемых природных территориях // Успехи современной биологии. 2014. Т. 134. № 2. С. 181–191.
18. Коваленко І. М. Структура популяцій домінантів трав'яно-чагарничкового ярусу в лісових фітоценозах Деснянсько-Старогутського національного природного парку. Онтогенетична структура // Укр. ботан. журнал. 2005. Т. 62. № 5. С. 707–714.
19. Коцюбинська Н. П. Загальні механізми адаптації рослин до негативних чинників різного походження // Фізіологія рослин в Україні на межі тисячоліть. Т. 2. К.: Логос 2, 2001. С. 60–67.
20. Лежачичус Э. Элементы общей теории адаптации. Вильнюс: Мокслас, 1986. 273 с.
21. Лепешкина Л. А., Михеева М. А. Устойчивость травянистых растений региональной флоры в условиях городской среды // Вестн. ВГУ. Сер. Географ. Геоэкол. 2012. № 1. С. 103–108.
22. Литвиненко О. И., Щербакова О. Ф., Новосад В. В., Новосад Е. В. Биоморфологическая парадигма рекреационной резистентности раритетных видов растений // Современные концепции экологии биосистем и их роль в решении проблем сохранения природы и природопользования: материалы Всерос. (с междунар. участием) науч. шк.-конф. Пенза: ПГУ, 2016. С. 248–251.
23. Мазуренко М. Т. Рододендроны Дальнего Востока. Структура и морфогенез. М.: Наука, 1980. 231 с.
24. Малиновський А. К. Адаптації біосистем: проблеми методології досліджень // Наук. зап. Держ. природозн. музею. 2012. Вип. 28. С. 25–40.
25. Миркин Б. М. О типах эколого-ценотических стратегий у растений // Журн. общей биологии. 1983. Т. 44. № 5. С. 603–613.

26. Мінарченко В. М. Життєва стратегія сировинно значущих видів лікарських рослин України та її реалізація в умовах трансформованого навколишнього середовища // Укр. ботан. журнал. 2007. Т. 64. № 5. 667–675.
27. Одум Ю. Екологія. Т. 1. М.: Мир, 1986. 328 с.
28. Проконів А. Підходи до структурного аналізу адаптаційної стратегії рослин // Вісн. Київ. ун-ту. Інтродукція та збереження рослинного різноманіття. 2010. Вип. 28. С. 34–36.
29. Работнов Т. А. Изучение ценологических популяций в целях выяснения «стратегии жизни» видов растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1975. Т. 80. № 2. С. 5–17.
30. Раменский Л. Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М.: Сельхозгиз, 1938. 620 с.
31. Селье Г. Стресс без стресса. М.: Прогресс, 1982. 128 с.
32. Смирнова О. В., Заугольнова Л. Б., Торопова Н. А., Фаликов Л. Д. Критерии выделения возрастных состояний и особенности хода онтогенеза у растений разных биоморф // Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М.: Наука, 1976. С. 14–43.
33. Смирнова О. В. Структура травяного покрова широколиственных лесов. М.: Наука, 1987. 207 с.
34. Структура популяцій рідкісних видів флори Карпат / за ред. К.А. Малиновського. К.: Наук. думка, 1998. 176 с.
35. Суюндуков И. В. Стратегии жизни некоторых видов сем. *Orchidaceae* (Juss.) и вопросы охраны орхидей на Южном Урале: автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 03.02.01. Уфа, 2014. 43 с.
36. Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–34.
37. Уранов А. А., Смирнова О. В. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1969. Т. 74. № 1. С. 119–134.
38. Хохряков А. П. Фенобиоморфологическая классификация жизненных форм и специализация репродуктивного цикла высших растений // Современные подходы к описанию структуры растения. Киров, 2008. С. 14–26.
39. Шафранова Л. М. Растение как жизненная форма // Журн. общей биологии. 1990. Т. 51. № 1. С. 72–88.
40. Шкорбатова Г. Л. К построению общей теории адаптации // Журн. общей биологии. 1982. Т. 43. № 6. С. 775–787.
41. Щербакова О. Ф. Оцінка стратегій поведінки модельних раритетних видів рослин Кодимо-Єланецького Побужжя // Вісн. нац. науково-природн. музею. 2010. № 8. С. 129–134.
42. Щербакова О. Ф., Литвиненко О. И., Новосад В. В. Диференціальні маркери рекреаційної аут-, дем- та синрезистентності раритетних видів урбанofлори Київського мегаполісу // Охорона, збереження та відтворення біорізноманіття в умовах мегаполісу: матеріали Міжнар. наук-практ. конф., присв. 10-річчю створення нац. природного парку «Голосіївський» (7–8 вересня 2017 р., м. Київ). Харків: Діса Плюс, 2017. С. 30–39.
43. Garcia M. B. Demographic viability of a relict population of the critically endangered plant *Barderea chouardii* // Conserv. Biol. 2003. Vol. 17. N 6. P. 1672–1680.
44. Grime J. P. Plant strategies and vegetation processes. Chichester: J. Wiley and Sons, 1979. 222 p.
45. Maschinski J., Fraye R., Rutman S. Demography and population viability of an endangered plant species before and after protection from trampling // Conserv. Biol. 1997. Vol. 11. N 4. P. 990–999.

46. Menges E. S. Application of population viability analyses in plant conservation // *Ecol. Bulletins*. 2000. Vol. 48. P. 73–84.
47. Menges E. S., Ascencio P. F., Weekley C. W. et al. Population viability analysis and fire return intervals for an endemic Florida scrub mint // *Biol. Conserv.* 2006. Vol. 127. P. 115–127.
48. Morris W. F., Bloch P. L., Hudgenes B. R. Population viability analysis in endangered species recovery plans: past use and future improvements // *Ecol. Appl.* 2002. Vol. 12. N 3. P. 708–712.
49. Noon B. R., Lamberson R. H., Boyce M. S. et al. Population viability analysis: a primer on its principal technical concepts // *Ecological stewardship*. Oxford: Elsevier Sci., 1999. P. 87–134.
50. Pianka E. R. On r- and K-selection // *Amer. Nat.* 1970. Vol. 104. N 940. P. 592–597.
51. Population viability analysis / Eds. Beissinger S.R., McCullough D.R. Chicago: Univ. Chicago Press, 2002. 593 p.
52. Population viability in plants conservation, management and modeling of rare plants / Eds. Brigham C.A., Schwartz M.W. N.Y.: Springer Verlag, 2003. 362 p.
53. Rai U. K. Minimum size for viable population and conservation biology // *Our Nature*. 2003. N 1. P. 3–9.

Стаття: надійшла до редакції 12.04.18

доопрацьована 26.09.18

прийнята до друку 17.10.18

THEORETICAL ASPECTS OF EVALUATION OF RESISTANCE OF PLANTS UNDER CONDITIONS OF URBANIZED ENVIRONMENT (BIOMORPHOLOGICAL APPROACH)

O. Scherbakova¹, O. Lytvynenko², V. Novosad¹, K. Novosad¹

¹*The National Museum of Natural History, NAS of Ukraine
15, Khmelnytskyi St., Kyiv 01601, Ukraine
e-mail: botmuseum@ukr.net*

²*MIHE «Kherson Academy of Continuous Education»
41, Pokrysheva St., Kherson 73034, Ukraine
e-mail: suitti.ks@mail.com*

The resistance of plant species is due to the high level of their plasticity in relation to environmental factors and is manifested in the ability to preserve and restore the basic features of the structure under stress factors. Resistance of plants is associated with any changes in their structure that occur within the normal range of the reaction. Assessment of environmental recreation factors as permanent for plant species in urban areas allows the term recreational resistance to be used. Thus, the concept of recreational resistance is applied to various types of disturbances caused by recreational factors. On the basis of biomorphological analysis within the framework of the population-ontomorphogenetic direction of research, an algorithm for differentiating the recreational resistance of plants at different organizational levels is proposed. The resistance of an autonomous plant individual, which manifests itself physiognomically in the signs of the main biomorph, is considered as auteresistance; demeresistance is the stability of elementary population structures in certain ecological and cenotic conditions of growth; syn-, flora-resistance is the stability of phytocenoses, competitiveness in various types of self-regulating natural phytosystems (floris-

tic complexes, phytocenoses) in different ecologo-cenotic conditions, with different effects of anthropogenic factors. The possibilities and priorities of the use of biomorphological (population-ontomorphic-genetic) traits as markers for assessing recreational resistance at each of the organizational levels are shown. 4 categories of resistant groups of plant species have been identified and pre-characterized: recreatophiles, meso-, oligo-, and recoatophobes. Characteristics of resistant groups are integrated based on the analysis distinctive features on resistance of different levels. Biomorphological depth analysis of species plants makes it possible to justify assumptions on the reasons for the critical state and prospects for survival in conditions of recreational pressure in the urban environment.

Keywords: biomorphological analysis of plants, recreational resistance, urban environment